



HAL
open science

Emergence de fonctions sensorimotrices sur un substrat neuronal numérique distribué

Julien Vitay

► **To cite this version:**

Julien Vitay. Emergence de fonctions sensorimotrices sur un substrat neuronal numérique distribué. Modélisation et simulation. Université Henri Poincaré - Nancy I, 2006. Français. NNT: . tel-00096818

HAL Id: tel-00096818

<https://theses.hal.science/tel-00096818>

Submitted on 20 Sep 2006

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.

Emergence de fonctions sensorimotrices sur un substrat neuronal numérique distribué

THÈSE

présentée et soutenue publiquement le 23 juin 2006

pour l'obtention du

Doctorat de l'université Henri Poincaré – Nancy 1
(spécialité informatique)

par

Julien Vitay

Composition du jury

Président : Jean-Marie Pierrel, Professeur, Université Henri-Poincaré Nancy-I

Rapporteurs : Philippe Gaussier, Professeur, Université de Cergy-Pontoise
Thierry Viéville, Directeur de Recherche, INRIA

Examineur : Nicolas Rougier, Chargé de Recherche, INRIA

Directeur : Frédéric Alexandre, Directeur de Recherche, INRIA

Mis en page avec la classe thloria.

Résumé

Cette thèse s'inscrit dans le domaine des neurosciences computationnelles dont le but est de modéliser des fonctions cognitives complexes par le biais de simulations informatiques et numériques en s'inspirant du fonctionnement cérébral. Contrairement à une approche descendante nécessitant de connaître une expression analytique de la fonction à simuler, l'approche ascendante retenue permet d'observer l'émergence d'une fonction grâce à l'interaction de populations de neurones artificiels sans qu'elle soit connue à l'avance. Dans un premier temps, nous présentons un modèle de réseau de neurones particulier, les champs neuronaux, dont les propriétés dynamiques de résistance au bruit et de continuité spatio-temporelle permettent cette émergence. Afin de guider l'émergence de transformations sensorimotrices sur ce substrat, nous présentons ensuite l'architecture des systèmes visuel et moteur pour mettre en évidence le rôle central de l'attention visuelle dans la réalisation de ces fonctions par le cerveau. Nous proposons ensuite un schéma fonctionnel des transformations sensorimotrices dans lequel la préparation d'une saccade oculaire guide l'attention vers une région de l'espace visuel et permet la programmation du mouvement. Nous décrivons enfin un modèle computationnel de déplacement du point d'attention qui, en utilisant une mémoire de travail spatiale dynamique, permet la recherche séquentielle d'une cible dans une scène visuelle grâce au phénomène d'inhibition de retour. Les performances de ce modèle (résistance au bruit, au mouvement des objets et à l'exécution de saccades) sont analysées en simulation et sur une plate-forme robotique.

Mots-clés: neurosciences computationnelles, émergence, champs neuronaux, transformations sensorimotrices, attention visuelle, mémoire de travail spatiale

Abstract

This thesis ascribes in the field of computational neuroscience whose goal is to modelize complex cognitive functions by means of numerical computer simulations while getting inspiration from cerebral functioning. Contrary to a top-down approach necessitating to know an analytic expression of the function to be simulized, the chosen bottom-up approach allows to observe the emergence of a function thanks to the interaction of artificial neural populations without any prior knowledge. We first present a particular neural network type, neural fields, whose properties of robustness to noise and spatio-temporal continuity allow that emergence. In order to guide the emergence of sensorimotor transformations onto this substrate, we then present the architecture of the visual and motor systems to highlight the central role of visual attention in the realization of these functions by the brain. We then propose a functional diagram of sensorimotor transformations where the preparation of an ocular saccade guides attention towards a region of visual space and allow movement preparation. We last describe a computational model of attentional spotlight displacement that, by using a dynamical spatial working memory, allows sequential search of a target in a visual scene thanks to the phenomom of inhibition of return. The performances of this model (robustness to noise, to object movement and to saccade execution) are analysed in simulation and on a robotic platform.

Keywords: computational neuroscience, emergence, neural fields, sensorimotor transformations, visual attention, spatial working memory

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier les membres du jury pour avoir rendu la soutenance de cette thèse plus intéressante que ce à quoi je m'attendais. Je remercie Jean-Marie Pierrel d'avoir accepté de présider ce jury, ainsi que les rapporteurs Philippe Gaussier et Thierry Viéville pour leur patience lors de la lecture du manuscrit et leur capacité à distinguer mes contributions enfouies sous une masse d'informations bibliographiques.

J'ai été heureux de pouvoir effectuer cette thèse sous la direction de Frédéric Alexandre, grâce non seulement à ses capacités scientifiques et son approche toujours pertinente du fonctionnement cérébral, mais aussi à son approche managériale dans laquelle horizontalité et responsabilité sont les maîtres-mots. Je ne saurai jamais le remercier assez de m'avoir laissé explorer les directions qui m'intéressaient le plus tout en me guidant intelligemment pour éviter les pièges classiques.

Pour faire le lien entre les remerciements « professionnels » et ceux amicaux, Nicolas Rougier est le candidat idéal. Tout au long de ma thèse, il a joué à la fois les rôles de guide spirituel, de père fouettard, de nounou, d'ingénieur-système et d'encadrant. C'est grâce à lui (et à Sophie, malgré ses phrases gentilles du genre « c'est ça ou t'avais pas d'amis ») que j'ai pu survivre à la traditionnelle remise en question de milieu de thèse. J'espère que l'expérience de ce boulot à plein-temps ne le découragera pas d'encadrer de nouveaux thésards.

Par rapport à ce que j'ai pu voir dans d'autres équipes, faire sa thèse chez Cortex est une expérience différente : un simple coup d'œil aux permanents permet d'abandonner rapidement toute notion de hiérarchie. Merci à Martine Kuhlmann sans qui rien ne fonctionnerait dans cette maison de fous, Yann Boniface pour ses vannes à deux balles et sa rigueur vestimentaire, Laurent Bougrain pour son œil de recruteur avisé (tu l'as fait exprès, hein?), Bernard Girau pour ses talents de clown-plombier, Hervé Frezza-Buet pour la finesse de son humour et son goût des couleurs, Jean-Charles Lamirel pour sa rigueur et ses chemises, Dominique Martinez pour les bulles mais pas pour l'accent pénible, Thomas Voegtlin pour ses talents de chasseur, Arnaud Tonnelier pour sa présence. Merci également à Bruno Scherrer et Alain Dutech même s'ils sont chez l'ennemi.

En ce qui concerne les précaires, je vais sûrement oublier des noms mais allons-y : merci à Olivier Rochel pour toute l'aide qu'il m'a apportée au début de ma thèse quand je découvrais l'informatique (heureux que tu aies pu quitter le pays des bouffeurs de gelée à la menthe), Maxime Ambard pour tout (trop long à écrire sinon, bonne chance pour Hong-Kong), Jérémy Fix pour l'espoir que je place dans sa réussite et sa prestance, Jean-Christophe Sarrazin pour sa bonne humeur perpétuelle, Claudio Castellano-Sanchez pour les sucettes au piment et la maîtrise des pointeurs, Nizar Kerkeni et Khaled Ben Khalifa pour les parties de baby, Mohammed Attik et Shadi Al-Shehabi pour les discussions théologiques, Z'hor Ramdane-Chérif et Rémi Coulom pour avoir essayé de travailler avec moi.

Parmi toutes les personnes qui ont fait que contre toute attente je me suis beaucoup plu à Nancy, je tiens à remercier mes deux moniteurs préférés, Matthieu Bagard et Manon Didry, pour tous les bons moments qu'on a passés ensemble, Yves Caniou pour ses goûts musicaux, ses bons conseils et pour le fait qu'il s'est moins moqué de moi pendant la rédaction que je ne l'avais fait à l'époque (ah ce concert de PJ...), Yamina Smail pour sa gentillesse (à bientôt, j'aurai du chouchenn, promis!), Florent Jouille pour sa barbe, Seb Blanchin pour sa grande gueule, Sô sensei pour les cours de japonais complètement fous, Evelyne Jacquey pour sa capacité à supporter Yann, Amine Boumaza pour les pauses, les patrons des Brasseurs et du petit monde de Barnabé sans qui rien n'aurait été possible, et tant d'autres.

Cacédédi à mes potes de l'ancien temps, Marinain pour leur amour immodéré du paté et du chou, Tekos pour son courage politique et l'amour du FCNA, Gigo pour ses chansons dunkerquoises, Streuphe pour sa dégaine de hamster, la vieille Becte pour sa passion pour Frank Black, Guitou itou, Antoine pour son accent gallo, les affreux nantois (Corlure, Hervé, JC, Pierrot, etc). On me signale l'existence d'un certain Pierre, mais je n'en ai pas le souvenir. Merci également à Dominique de Villepin de m'avoir permis de me dégourdir les jambes pendant la rédaction. Mais reste pas trop longtemps quand même, hein ?

Je termine évidemment par les personnes les plus importantes dans ma vie, tout d'abord ma famille : mes soeurs, beaufs, nièces, neveux et particulièrement mes parents. J'espère que ça vous a fait plaisir d'assister à la toute dernière étape de mes études, dont finalement le mérite revient à vous seuls. Promis je reviendrai vous voir plus souvent que ces derniers temps.

Et puis que dire de ma choupinette ? Les trois mots classiques ne suffisent pas, alors je me contenterai du chiffre onze afin de me réjouir du long chemin qu'on a à faire ensemble.

A ma soeur Christelle.

Table des matières

Introduction	1
Chapitre 1	
Les réseaux de neurones comme support de calcul numérique distribué	
1.1 Le calcul numérique distribué	7
1.1.1 Principe du calcul numérique	7
1.1.2 Distribution du calcul et émergence	9
1.1.3 Enjeux du calcul numérique distribué	10
1.2 Les réseaux de neurones artificiels	11
1.2.1 Les neurones biologiques	11
1.2.2 Les neurones artificiels	13
1.2.3 Les réseaux de neurones artificiels	14
1.3 Les champs neuronaux	20
1.3.1 Historique des champs neuronaux	20
1.3.2 Discrétisation de la CNFT et résultats expérimentaux	25
Chapitre 2	
Le système moteur	
2.1 La commande des muscles	38
2.1.1 Les muscles	38
2.1.2 La moëlle épinière	40
2.1.3 Le tronc cérébral	42
2.2 Le système moteur cortical	45
2.2.1 Le cortex cérébral	45
2.2.2 L'aire motrice primaire du cortex	49
2.2.3 Le réseau pariéto-frontal	52
2.2.4 Les saccades oculaires	55
2.3 Le cervelet	57
2.3.1 Architecture	58
2.3.2 Fonctions	59
2.4 Les ganglions de la base	61
2.4.1 Architecture	61

2.4.2 Fonctions	63
---------------------------	----

Chapitre 3

Le rôle de l'attention dans les transformations sensorimotrices

3.1 Le système visuel	71
3.1.1 L'œil	71
3.1.2 Le chemin visuel jusqu'au cortex	73
3.1.3 Le cortex visuel primaire	74
3.1.4 Les traitements visuels du cortex cérébral	76
3.2 Les transformations visiomotrices	80
3.2.1 Le modèle de Baraduc	81
3.2.2 Le modèle de Pouget	85
3.2.3 Enjeux et limites des modèles de transformation sensorimotrice	87
3.3 L'attention visuelle	89
3.3.1 Mise en évidence de l'attention visuelle	90
3.3.2 Corrélats neuronaux de l'attention visuelle	92
3.3.3 Modèles utilisant une carte de saillance	93
3.3.4 Théorie prémotrice de l'attention	95

Chapitre 4

Un modèle de contrôle spatial du point d'attention

4.1 L'inhibition de retour	101
4.1.1 Inhibition de retour et recherche visuelle	101
4.1.2 Une vue plus dynamique de l'inhibition de retour	102
4.2 La mémoire de travail spatiale	105
4.2.1 La notion de mémoire de travail	105
4.2.2 Modèle proposé de mémoire de travail spatiale	108
4.3 Le contrôle du déplacement du point d'attention	111
4.3.1 Architecture du modèle de déplacement du point d'attention	111
4.3.2 Résultats en simulation	113
4.3.3 Résultats sur plate-forme robotique	117
4.3.4 Extension au mode <i>overt</i>	119
4.4 Utilisation couplée avec un modèle d'apprentissage de séquences	124
4.4.1 Architecture du modèle	124
4.4.2 Répétition de la séquence ordinale	126

Conclusion et perspectives

Annexe A**Paramètres des modèles**

A.1	Modèle de mémoire de travail spatiale de la section 4.2	154
A.2	Modèle de changement du point d'attention de la section 4.3	154
A.3	Modèle d'apprentissage de séquences de la section 4.4	156

Annexe B**Publications**

B.1	Emergence of attention within a neural population	158
B.1.1	Introduction	158
B.1.2	The model	159
B.1.3	Experiments and results	162
B.1.4	Conclusion	165
B.2	A Distributed Model of Spatial Visual Attention	168
B.2.1	Introduction	168
B.2.2	The Critical Role of Attention in Behaviour	170
B.2.3	Continuum Neural Field Theory	171
B.2.4	A Computational Model of Spatial Visual Attention	173
B.2.5	Conclusion	179
B.3	Towards Teaching a Robot to Count Objects	183
B.3.1	Context	183
B.3.2	Numbering Objects	183
B.3.3	A Spatial Attention-Switching Mechanism	184
B.3.4	A Sequence Learning Mechanism	185
B.3.5	Merging the two Systems	186
B.3.6	Conclusion	187

Introduction

Aristotle was famous for knowing everything. He taught that the brain exists merely to cool the blood and is not involved in the process of thinking. This is true only of certain persons.

Will Cuppy
*The Decline and Fall of Practically
Everybody*, 1950

Le problème de la nature de la pensée et des idées est une des plus anciennes questions que se posent la philosophie et plus récemment la science : comment ce phénomène apparemment si caractéristique de l'Homme apparaît-il alors que le corps humain, cerveau compris, n'est pas fondamentalement différent de celui du reste des animaux ? Cette question du rapport entre la matière et l'esprit a longtemps été vue comme un problème de substance : l'idéalisme prétend par exemple que la pensée et les idées sont d'une substance (ou d'une essence) complètement différente de la matière physique. Platon, avec son mythe de la Caverne, trouva une allégorie censée expliquer cette distinction : il existe un *monde intelligible*, celui des idées immuables, qui crée le *monde sensible*, celui que nous percevons avec nos sens. Si l'Homme peut appréhender avec son intelligence les idées qui créent ce qu'il perçoit, c'est donc que son intelligence est elle-même une idée, composée d'une substance distincte de la matière. Ce dualisme de substance a bien évidemment beaucoup plu aux religieux, pour qui l'âme doit être distincte du corps : cette idée a ainsi prospéré au fil des siècles de façon hégémonique jusqu'à atteindre son apogée avec Descartes. S'il était un des plus grands scientifiques occidentaux et a contribué à développer l'approche rationnelle et mathématique de la science par rapport à l'approche mystique qui prévalait à l'époque, il ne pouvait pas imaginer que la pensée puisse être du même ordre que la matière. Ne pouvant douter de l'existence de l'esprit, c'est donc que celui-ci est ainsi forcément immatériel. Il fut néanmoins gêné lorsqu'il fallu expliquer comment cette chose pensante (*res cogitans*) immatérielle peut interagir avec la matière alors que c'est complètement contraire au principe de causalité qu'il défendait pourtant dans le domaine physique.

Pourtant, depuis Démocrite (qui supposa l'existence des atomes 400 ans avant J.C) et Epicure, le matérialisme continua à survivre, notamment chez les libres-penseurs voulant nier l'existence de Dieu. Dans cette théorie, le *monde intelligible* et le *monde sensible* sont les mêmes : tous phénomènes observables, y compris la pensée, ne s'expliquent que par les propriétés de la matière, sans avoir besoin de recourir à une substance différente.

Au sens philosophique, le matérialisme est d'abord une ontologie, « une théorie de l'être » ou une conception du monde. C'est la doctrine qui affirme qu'il n'y a d'être(s) que matériel(s) : le matérialisme est un monisme physique. A ce titre, il se définit surtout par ce qu'il exclut : être matérialiste, c'est penser qu'il n'existe ni monde intelligible, ni dieu transcendant, ni âme immatérielle. Ce n'est pas pour autant renoncer aux valeurs ou aux biens spirituels. (...) Etre matérialiste, pour les modernes, c'est d'abord reconnaître que c'est le cerveau qui pense, et en tirer toutes les conséquences.
André Comte-Sponville, *Comment peut-on être matérialiste ? Comment peut-on être humaniste ?* 1998

Dans l'hypothèse matérialiste, la pensée n'existe qu'à partir de la seule matière, sans avoir besoin de recourir à toute autre substance. Les conséquences sur la pensée de lésions cérébrales appuient cette idée d'origine matérielle de la pensée. Cela ne signifie pourtant pas nécessairement que la pensée est composée de matière, ni que ses propriétés ne peuvent pas être différentes des lois physiques de la matière comme le pensent les réductionnistes. La pensée pourrait n'être qu'un épiphénomène du fonctionnement de la matière, une *propriété émergente* du système nerveux et de ses composants fondamentaux (les neurones) sans pour autant y être réductible. Les sciences étudiant le fonctionnement du système nerveux (regroupées sous le terme de *neurosciences*) ont ainsi pour objet de décrire rationnellement les propriétés à différentes échelles des constituants physiques du cerveau. Leur but est de construire une théorie valable de la manière dont ces constituants interagissent pour créer les constituants de la pensée : la mémoire, la logique, les émotions, le langage, la décision, etc.

Ces neurosciences réunissent la neurophysiologie (qui étudie le fonctionnement individuel des neurones), la neuroanatomie (qui étudie la structure du système nerveux), la neurologie (qui s'intéresse aux dysfonctionnement et pathologies du système nerveux), la neuroendocrinologie (qui étudie le rapport entre le système nerveux et les hormones), les neurosciences cognitives (qui s'attachent à expliquer d'un point psychologique le lien entre la cognition et le système nerveux) et les neurosciences computationnelles (qui cherchent à modéliser le fonctionnement du système nerveux au moyen de simulations numériques). L'intérêt des neurosciences computationnelles dans lesquelles s'inscrit cette thèse est double : d'un côté, les connaissances apportées par le processus de modélisation peuvent servir aux autres branches des neurosciences de guide ou d'indice pour leurs recherches respectives ; de l'autre, les capacités de traitement de l'information du système nerveux étant très largement supérieures à celles de tout système informatique actuel, on peut espérer en déduire des principes de calcul pouvant améliorer les performances de l'informatique.

Parmi les différentes facettes de la pensée, l'action a paradoxalement un rôle central : d'un point de vue évolutif, seuls les organismes capables d'adapter leurs actions aux contraintes de l'environnement ont pu survivre et se développer. L'Homme a ainsi dû développer des capacités motrices efficaces avant les autres fonctions cognitives qui sont plus traditionnellement associées à la pensée, comme la logique ou le langage. Mieux, ce sont ces facultés motrices qui lui ont permis de communiquer avec ses congénères et d'acquérir le langage : d'après [Rizzolatti et Arbib, 1998], l'évolution du langage comme moyen de communication est liée aux capacités d'imitation motrice. Cette hypothèse repose sur la découverte de *neurones miroir* chez le singe qui ont la propriété d'être actifs à la fois quand le singe exécute une action et quand il regarde quelqu'un d'autre l'exécuter. Ces neurones, supports de l'apprentissage par imitation, se situent chez l'homme dans la même région que l'aire du langage, ce qui laisse penser que les hommes primitifs ont commencé à communiquer en imitant leurs gestes, fournissant ainsi une base neuronale de concepts abstraits qui a été réutilisée lorsque le langage a évolué.

Un des enjeux de cette thèse est d'aider à comprendre comment des capacités cognitives complexes peuvent émerger à partir de processus sensorimoteurs « simples ». Cette notion d'émergence est en effet centrale au connexionisme qui repose sur la modélisation par les réseaux de neurones : ceux-ci sont constitués d'un grand nombre d'unités élémentaires dont le comportement individuel est simple et déterministe mais dont l'interaction génère des comportements complexes à l'échelle globale de la population de neurones. Dans le chapitre 1.1, nous commencerons par décrire un peu plus précisément les enjeux de la modélisation en tant qu'outil scientifique ainsi que l'intérêt du calcul distribué et l'importance de cette notion d'émergence. Nous présenterons ensuite les principaux réseaux de neurones artificiels, en les distinguant par le type d'apprentissage qu'ils sont capables d'effectuer. Nous nous focaliserons finalement sur un type de réseau de neurones particulier, les champs neuronaux, dont les propriétés dynamiques sont très intéressantes dans l'optique de la modélisation de processus sensorimoteurs. Nous présenterons quelques résultats de simulation mettant en évidence ces propriétés.

Une fois présentées les propriétés du calcul numérique distribué sur des populations de neurones artificiels, nous nous attacherons à décrire l'architecture du système moteur cérébral dans le chapitre 2. Le système nerveux ayant été construit au cours de l'évolution par ajouts successifs de structures de

plus en plus complexes et adaptatives, la préparation et le contrôle du mouvement sont distribuées dans plusieurs régions du cerveau, chacune étant impliquée dans un aspect particulier du mouvement mais toutes interagissent et se coordonnent à des degrés divers. Nous décrirons particulièrement l'architecture du cortex cérébral et sa spécialisation fonctionnelle. Les aires corticales impliquées dans l'action seront décrites, avec un intérêt particulier pour celles contrôlant le mouvement des yeux. Enfin, deux structures sous-corticales, le cervelet et les ganglions de la base, seront décrites à la fois anatomiquement et fonctionnellement dans leurs rôles respectifs d'anticipation sensorimotrice et de contrôle temporel.

Le chapitre 3 abordera le problème de la préparation du mouvement à partir d'informations sensorielles, en particulier visuelles. Un des problèmes de cette préparation est en effet de transformer la position d'une cible dans l'espace sensoriel (sa position sur la rétine de l'œil) en une position dans l'espace moteur afin d'exécuter le mouvement avec l'effecteur adéquat. Après avoir présenté les principaux modèles connexionnistes permettant d'effectuer de telles transformations sensorimotrices, nous mettrons en évidence leur principal défaut qui est l'absence de sélection de la cible dans l'espace sensoriel : ils supposent tous implicitement que la cible a déjà été extraite et isolée. À partir des résultats expérimentaux sur la notion d'attention visuelle, nous montrerons qu'un modèle complet de transformation sensorimotrice doit prendre en compte la préparation du mouvement oculaire pour changer la représentation neuronale de la cible visuelle.

Ayant mis en évidence l'importance du contrôle spatial et temporel du point d'attention (considéré comme la cible potentielle d'une saccade oculaire), nous présenterons dans le chapitre 4 un modèle computationnel neuronal utilisant les champs neuronaux présentés au chapitre 1.1. Les propriétés que nous voulons observer dans ce modèle seront spécifiées à partir du phénomène d'inhibition de retour qui est un mécanisme central de la recherche visuelle. Les performances de ce modèle seront présentées à la fois en simulation et sur une plate-forme robotique. L'ajout d'un modèle d'anticipation sensorielle permettra au modèle de fonctionner avec des mouvements oculaires brusques. Le couplage avec un modèle d'apprentissage de séquences créera un comportement global permettant de compter le nombre d'objets saillants dans une scène visuelle.

Les contributions principales de la thèse sont une validation expérimentale des propriétés des champs neuronaux dans la section 1.3.2 ; une proposition de schéma de principe permettant de réaliser des fonctions sensorimotrices en tenant compte des résultats neurobiologiques en conclusion du chapitre 3 ; un modèle computationnel de mémoire de travail spatiale dynamique en section 4.2.2 ; un modèle de déplacement du point d'attention en section 4.3 ; un modèle d'apprentissage de séquences en section 4.4.

Chapitre 1

Les réseaux de neurones comme support de calcul numérique distribué

The model will be a simplification and an idealization, and consequently a falsification. It is to be hoped that the features retained for discussion are those of greatest interest in the present state of knowledge.

Alan M. Turing

The Chemical basis of Morphogenesis, 1952

Introduction

La vision antique de la science reposait sur l'observation de phénomènes naturels suivie de l'élaboration de théories permettant de les expliquer. C'est principalement avec Galilée que la science est entrée dans l'ère expérimentale, où l'homme établit des théories à partir d'hypothèses et crée des expériences permettant d'infirmer ou non les prédictions qui en découlent, forçant alors en quelque sorte la Nature à répondre à ses théories. Cet incessant échange entre théorie et expérience devenant très coûteux dans certains domaines (comme par exemple la physique nucléaire) ou difficile à mettre en oeuvre (comme en météorologie), le développement des outils informatiques depuis la seconde moitié du XXème siècle a permis l'utilisation intensive d'un autre outil scientifique : la modélisation.

La modélisation d'un système consiste à retenir un certain nombre d'hypothèses à partir des théories existantes, à le décrire avec un système formel (le plus souvent un jeu d'équations mathématiques) comportant un certain nombre de paramètres de valeur inconnue, et à simuler le fonctionnement de ce modèle sur un support informatique si les équations ne sont pas solvables directement. Le résultat de ces simulations est ensuite confronté aux expériences connues sur le système pour permettre de statuer sur la validité du modèle dans un domaine considéré. Aucun modèle ne peut bien sûr prétendre à rendre compte exhaustivement d'un système : il est forcément une simplification de ce système, mais qui peut être considérée comme suffisante à l'intérieur de son domaine de validité. Par exemple, la théorie de la gravitation de Newton permet des modèles valides pour la plupart des phénomènes gravitaires terrestres même si elle ne peut rendre compte de phénomènes portant sur des masses énormes ou des vitesses proches de celle de la lumière. La théorie de la relativité générale d'Einstein n'a pas invalidé ou remplacé la théorie de Newton, elle a seulement un domaine de validité plus large.

La modélisation a plusieurs buts : montrer que les hypothèses retenues par la théorie sont suffisantes pour rendre compte des expériences sur le système (choix des paramètres ou des équations) ; simuler la réponse du système à une nouvelle expérience difficile à mettre en oeuvre (comme les tests de résistance de matériaux : mieux vaut simuler la réponse d'un pont au passage d'un convoi de camions plutôt que de constater *a posteriori* qu'effectivement il n'est pas assez solide) ; prédire l'évolution temporelle du système à partir de son état actuel (ce que font par exemple les modèles météorologiques) ; prédire un comportement nouveau du système et inciter ainsi les expérimentateurs à diriger leurs recherches dans une direction qui pourrait modifier la théorie (c'est notamment un des objectifs du neuromimétisme). La modélisation s'insère donc dans un dialogue permanent avec la théorie et l'expérience, ne s'y substituant pas mais fournissant un moyen de dialogue entre théoriciens et expérimentateurs.

Dans la section 1.1 de ce chapitre, nous décrirons les enjeux d'un domaine particulier de la modélisation, le calcul numérique distribué, qui permet de décrire un phénomène macroscopique par l'interaction d'unités locales effectuant des calculs simples. Nous comparerons ensuite ces enjeux avec ceux des réseaux de neurones dans la section 1.2 pour montrer la validité d'une approche neuronale du calcul numérique distribué, puis dans la section 1.3 nous présenterons un cadre computationnel neuronal particulier, les champs neuronaux. Nous décrirons les propriétés les plus intéressantes qu'il propose ainsi que quelques résultats fondamentaux que nous avons obtenus.

1.1 Le calcul numérique distribué

1.1.1 Principe du calcul numérique

La première étape d'un processus de modélisation consiste en la réduction du système physique à un système formel paramétré (en particulier à des équations différentielles). Une fois ce modèle théorique obtenu, il faut pouvoir l'intégrer pour obtenir les résultats expérimentaux désirés. Malheureusement, la plupart des systèmes physiques ne peuvent être décrits que par des systèmes d'équations qui ne sont pas intégrables analytiquement : les outils mathématiques permettant leur résolution n'existent pas ou sont très complexes. La figure 1.1 montre un exemple de systèmes physiques dont la résolution analytique dépend de la géométrie du système. Il s'agit de calculer grâce aux équations de Maxwell le potentiel électrostatique dans un diélectrique confiné entre deux conducteurs à des potentiels différents. La figure 1.1-a montre l'exemple classique du câble coaxial dont la résolution analytique est très facile en utilisant les coordonnées polaires (voir n'importe quel manuel d'électromagnétisme) ; le cas de la figure 1.1-b est un peu plus complexe à résoudre en raison de la dissymétrie du conducteur interne, mais est encore possible ; celui de la figure 1.1-c est impossible à résoudre étant donné l'asymétrie du système et la non-différentiabilité des conditions aux limites.

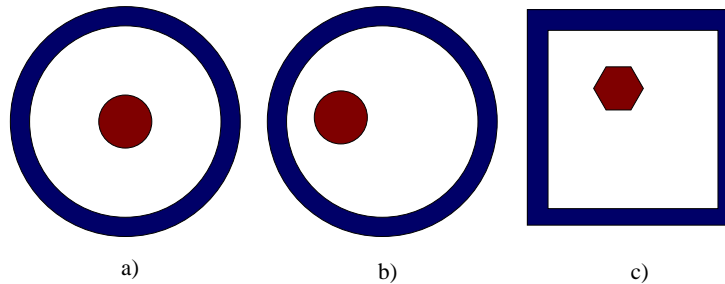


FIG. 1.1 – Calcul de potentiels électrostatiques à partir des équations de Maxwell. a) Résolution analytique facile grâce aux coordonnées polaires. b) Résolution analytique difficile mais possible. c) Résolution impossible par manque d'outils mathématiques adaptés à la géométrie asymétrique et anguleuse du système.

Pour de nombreux problèmes insolubles analytiquement, le calcul numérique peut heureusement être une solution efficace pour obtenir une approximation du résultat de l'intégration du système d'équation. Dans le problème précédent, en régime stationnaire, le potentiel dans le diélectrique est régi par l'équation de Laplace $\nabla V = \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 V}{\partial y^2} = 0$ (aussi appelée équation de la chaleur) et ne dépend que des conditions aux limites imposées par la géométrie des conducteurs et leur potentiel. La solution proposée par le calcul numérique est de discrétiser l'espace du diélectrique (c'est-à-dire ne plus le considérer comme un espace continu, mais comme un maillage de points discrets) et d'approximer l'équation de Laplace en chaque point afin de la rendre linéaire et donc facilement calculable. La figure 1.2-a montre un exemple de maillage régulier de l'exemple de la figure 1.1-b.

Chaque point de ce maillage va être associé à une valeur du potentiel qui sera calculée à partir des points du voisinage de façon à réaliser une version numérique de l'équation de Laplace. Cette numérisation de l'équation peut être plus ou moins complexe, selon le degré de précision désiré : dans l'exemple ci-dessus, seuls les points immédiatement voisins (haut - bas - gauche - droite) sont nécessaires pour calculer la valeur du potentiel (voir la figure 1.2-b). Il faut de plus discrétiser le temps, en considérant que chaque calcul se fera aux instants $t \in \{0, 1, \dots, T\}$. Au début du calcul, tous les potentiels des points du maillage sont mis à la valeur 0, exceptés les points qui définissent les conditions aux limites (sur les conducteurs). Ensuite la valeur de chaque point sera mise à jour selon la version numérique de l'équation de Laplace

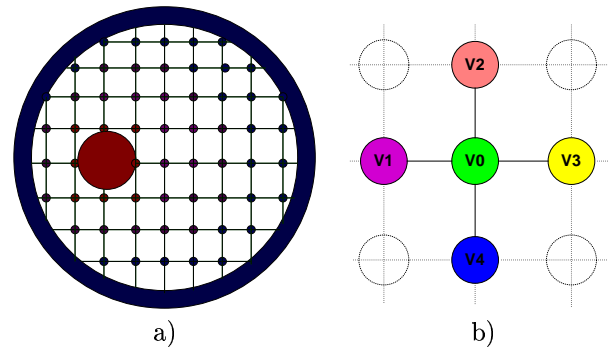


FIG. 1.2 – a) Maillage régulier de l'espace du diélectrique. b) Exemple de voisinage d'un point du maillage pour la résolution numérique de l'équation de Laplace : le potentiel V_0 de ce point est calculé en fonction des potentiels V_1 , V_2 , V_3 et V_4 des voisins.

par la méthode des différences finies :

$$V_0 = \frac{1}{4} \times (V_1 + V_2 + V_3 + V_4)$$

A chaque itération, tous les points du maillage sont évalués et les contraintes fixées par les conditions aux limites se propagent petit à petit dans tout l'espace du diélectrique : la distribution des potentiels se stabilise alors sur une approximation de la solution de l'équation de Laplace. Plus le maillage est fin, plus l'approximation sera bonne, en contrepartie d'un nombre de calculs plus important.

Notons qu'il existe deux manières d'évaluer les potentiels des points du maillage : l'évaluation synchrone consiste à mettre à jour tous les points au même instant t en fonction de la distribution des potentiels à l'instant $t - 1$ tandis que l'évaluation asynchrone consiste à évaluer les points un par un au hasard, de sorte que si le maillage comporte n points, tous les points auront été évalué à l'instant $t + n$). Les avantages de l'évaluation synchrone sont la simplicité de son implémentation et la possibilité de prouver mathématiquement certaines de ses propriétés, mais il peut apparaître des effets indésirables dus au synchronisme des évaluations (voir par exemple la section 1.3). L'évaluation asynchrone est en revanche plus difficile à analyser mais plus intéressante au niveau computationnel pour nos travaux.

Le résultat de ce calcul numérique est donc une approximation de la solution de l'équation dont la précision dépend de la finesse du maillage, de la méthode de numérisation de l'équation et du critère d'arrêt du processus (variation minimale des potentiels en deçà de laquelle on considère que le calcul a atteint une précision suffisante). Certains algorithmes ont des preuves de convergence, montrant formellement qu'ils approximeront la solution avec une certaine précision en un temps fini tandis que d'autres peuvent ne jamais converger ou se stabiliser sur des solutions locales inintéressantes. Le choix entre les différentes méthodes possibles repose donc sur l'évaluation du rapport entre la sûreté de convergence et le gain computationnel (un algorithme non prouvé peut converger plus rapidement qu'un algorithme prouvé, quand il converge...). Les méthodes les plus connues pour numériser une équation différentielle sont la méthode d'Euler et la méthode de Runge-Kutta, ainsi que leur différentes variantes (pas fixe ou variable, ordre, etc.) [Iserles, 1996].

Notons cependant que le calcul numérique ne peut pas être appliqué efficacement à tous les systèmes, même ceux décrits de façon entièrement déterministe. En particulier, les problèmes mal-conditionnés (dont font partie les systèmes chaotiques) présentent une sensibilité aux conditions initiales rendant toute prédiction impossible sur le long-terme : une infime variation dans l'estimation de l'état initial provoque une grande divergence des résultats obtenus. Même en augmentant indéfiniment la finesse du maillage et la précision des variables, aucune prédiction ne pourra être considérée comme valide au-delà d'un certain horizon temporel.

1.1.2 Distribution du calcul et émergence

Un des points les plus intéressants dans l'exemple précédent est la localité du calcul : chaque point du maillage calcule sa valeur associée en fonction uniquement des valeurs des points avoisinants ; il ne nécessite aucune vision globale du problème dans son ensemble. Tous les algorithmes de calcul numérique n'ont pas cette propriété, mais quand elle existe cela permet de *paralléliser* facilement le calcul. Le parallélisme consiste à pouvoir exécuter le même calcul sur plusieurs processeurs différents (soit sur le même ordinateur et on parlera alors de machine parallèle, soit sur plusieurs ordinateurs reliés en réseau et on parlera de grappe de PC). Chaque processeur est alors en charge du calcul d'une zone de l'espace discret et communique aux autres processeurs les résultats obtenus sur ses frontières. Dans l'idéal, le temps de calcul d'un même maillage est inversement proportionnel au nombre de processeurs utilisés ; en pratique il décroît un peu moins vite mais il est tout de même souvent avantageux de paralléliser ce type de calculs [Robert et Legrand, 2003]. Notons également l'existence de circuits parallèles programmables (FPGA *Field Programmable Gate Array*) qui permettent d'effectuer un calcul parallèle sur une unique puce de silicium grâce à la connexion de millions d'unités de calcul élémentaires [Girau, 2000].

En plus de l'intérêt calculatoire qu'apporte la localité des calculs dans l'optique d'une parallélisation, un calcul distribué peut présenter des propriétés fonctionnelles intéressantes. Le domaine des automates cellulaires prend ainsi le contrepied de l'exemple précédent où la difficulté consistait à transformer une équation globale en un ensemble de calculs locaux distribués sur un maillage (approche dite *top-down*). Il s'agit de considérer un ensemble d'unités locales distribuées dans un espace (les automates cellulaires) effectuant des opérations simples en fonction de leur voisinage, et d'observer le comportement global de l'ensemble des unités (approche *bottom-up*). L'exemple d'automate cellulaire le plus connu est celui du *jeu de la vie* inventé par le mathématicien J. H. Conway [Gardner, 1970]. Ce jeu consiste en une grille rectangulaire d'unités ayant deux états - vivante ou morte, 0 ou 1 - et dont l'évolution est régie par des règles très simples en fonction de l'état des 8 cellules avoisinantes. Malgré la simplicité de chaque unité, l'observation de l'ensemble des unités montre des phénomènes relativement complexes, comme des motifs oscillants, des glisseurs (motifs se déplaçant sur la grille), des lanceurs (motifs émettant périodiquement des glisseurs), etc. Une présentation claire des principales propriétés du jeu de la vie est faite dans [Renard, 2002]. Ce simple jeu a immédiatement intéressé nombre de mathématiciens, informaticiens, mais aussi biologistes et philosophes tant les comportements générés par l'interaction d'unités simples et déterministes permettent de poser des questions fondamentales sur les notions de complexité et d'émergence que nous tenterons de définir par la suite.

En augmentant le nombre d'états des cellules d'un automate cellulaire, la dimension de leur voisinage, leurs règles de transition, les chercheurs en vie artificielle ont exhibé plusieurs propriétés intéressantes. Ainsi en 1951 (deux ans avant la découverte de l'ADN) John Von Neumann a construit un automate cellulaire complexe (29 états par cellule) appelé *kinématon* capable de s'auto-répliquer. Il comportait une description de lui-même (équivalent de l'ADN d'une cellule), un constructeur (le ribosome), un copieur de la description (duplication de l'ADN) ainsi qu'un mécanisme de contrôle. L'auto-réplication, mécanisme essentiel à la vie, a donc été observée sur un automate cellulaire qui, bien que compliqué, est complètement déterministe et constitué d'unités relativement simples n'ayant aucune vision du but global. Il est également possible de construire des portes logiques ('et', 'ou', 'non', etc.) à partir de configurations initiales différentes, et ainsi de construire une machine de Turing (pour un nombre infini de cellules) [Rendell, 2002]. Certains automates cellulaires ont la propriété de présenter à la fois des attracteurs périodiques (permettant la mémorisation d'information) et des attracteurs chaotiques (imprévisibles). Cette classe de système dynamique, à la frontière entre ordre et chaos, est considérée comme complexe (au sens où le comportement de l'automate n'est pas prévisible à partir de l'étude du fonctionnement des cellules) et exhibe des propriétés émergentes qui peuvent être intéressantes du point de vue calculatoire.

Les critiques sur la notion d'émergence la considèrent comme un mot-valise permettant de masquer notre ignorance des processus sous-jacents d'un phénomène physique, qui sont nécessairement analysables et expliquables de façon causale pour les réductionnistes. S'il est vrai que ce concept est mal défini à cause des différents usages qui ont pu en être fait par les philosophes (depuis l'antiquité avec le fameux « le

tout est plus que la somme des parties » d'Aristote jusqu'aux holistes inspirés par Emile Durkheim), il est pourtant d'une grande importance dans l'étude des systèmes dynamiques complexes. Si le sociologue Edgar Morin définissait l'émergence comme « *les qualités ou propriétés d'un système qui présentent un caractère de nouveauté par rapport aux qualités ou propriétés des composants considérés isolément ou agencés différemment dans un autre type de système* » [Morin, 1977], Nils Baas a tenté de la formaliser en définissant une famille d'agents $\{S_i^k\}_{i \in I}$ composant les éléments de base du système pour un niveau de description k donné, dont le comportement peut être observé par O^k et interagissant par I^k [Baas et Emmeche, 1997]. Le système de niveau supérieur obtenu par l'interaction de tous ces agents est alors défini par la relation :

$$S^{k+1} = R(S_i^k, O^k, I^k)$$

et peut être observé par O^{k+1} . Une propriété P est alors dite émergente si et seulement si :

$$P \in O^{k+1}(S^{k+1}) \quad \text{et} \quad \forall i \in I, P \notin O^{k+1}(S_i^k)$$

Autrement dit, selon Baas, une propriété émergente n'est observable que pour le système global et en aucun cas pour n'importe lequel de ses composants (ou agents). La notion d'observateur est donc centrale à la question de l'émergence et relativise en quelque sorte les propriétés observées : le glisseur du jeu de la vie n'est émergent que parce quelqu'un l'observe et déclare son existence. Il en est de même de "l'intelligence collective" observée chez les animaux sociaux comme les fourmis ou les abeilles (observer la construction de la fourmilière permet de statuer sur l'intelligence collective des fourmis alors qu'aucune fourmi ne construit réellement la fourmilière : elle ne fait que déplacer des brindilles en suivant des traces de phéromones) ou, d'une certaine manière, des fonctions cognitives supérieures comme l'attention, la mémoire, voire la conscience, qui sont des propriétés émergentes du cerveau, non-observables en tant que telles dans le fonctionnement de ses composants, les neurones.

Baas distingue cependant deux types d'émergence : l'*émergence déductible*, qui peut être prévue par une théorie D à partir de $(\{S_i^1\}_{i \in I}, O^1, I^1)$, et l'*émergence observationnelle*, qui ne le peut pas. Par exemple, le goût d'un gâteau est une propriété émergente déductible : elle n'est observable dans aucun des composants du gâteau (farine, œufs, etc.) mais on sait la prédire à partir de la proportion des ingrédients et leur interaction pendant la cuisson. En revanche, d'après Baas, l'autonomie de la biologie par rapport à la physique ou la chimie s'explique par l'émergence observationnelle des propriétés des systèmes biologiques, comme la duplication d'une cellule : ces propriétés ne peuvent être prédites à partir des constituants physico-chimiques de la cellule. L'émergence déductible est d'un grand intérêt pour la modélisation numérique distribuée : à partir d'une population distribuée d'unités effectuant des calculs simples et locaux complètement caractérisés, nous pouvons espérer guider l'émergence de propriétés complexes et nouvelles que les approches *top-down* échouent à simuler.

1.1.3 Enjeux du calcul numérique distribué

Un des objectifs de cette thèse est d'étudier l'apport du calcul numérique distribué dans la réalisation de fonctions cognitives. D'un point de vue informatique, ce type de calcul a en particulier deux intérêts :

- la parallélisation du code informatique permet d'accélérer la vitesse de calcul, autorisant par exemple des traitements visuels en temps réel.
- l'utilisation de l'approche *bottom-up* du calcul numérique peut permettre l'émergence de fonctions difficiles à modéliser autrement.

En effet, le type de fonctions qui nous intéresse dans les comportements moteurs (par exemple l'attention ou la sélection de l'action) est difficilement exprimable en termes mathématiques : nous recherchons plutôt un comportement qualitatif que des fonctions exactes. Une approche *top-down* de numérisation de ces fonctions est donc difficile.

Notre approche consiste donc à définir un type d'unités élémentaires et leur mode d'interaction afin d'observer le type de comportement global qui nous intéresse. Le choix est vaste, tant au niveau des types d'unités que de leur interaction, c'est pourquoi nous nous fixons comme "contrainte" de s'inspirer

du fonctionnement de la seule machine intelligente connue : le système nerveux. Le neuromimétisme n'est bien sûr pas la seule façon d'espérer obtenir des comportements intelligents pour un système artificiel, mais, contrairement aux autres approches, il permet de se reposer sur la compréhension grandissante du fonctionnement du cerveau pour en extraire des principes généraux afin de guider les choix des modèles. Le parallèle entre les enjeux du calcul numérique distribué et le système nerveux est en effet possible : les comportements d'un organisme doté d'un système nerveux central sont principalement provoqués par l'interaction des milliards de cellules élémentaires, les neurones, même si bien d'autres facteurs physico-chimiques rentrent en jeu. Au prix d'une simplification sans doute excessive, il est possible de considérer le système nerveux central comme une population de neurones élémentaires dont chaque comportement est exprimable en termes mathématiques et dont l'interaction produit les phénomènes émergents qui génèrent le comportement.

Dans la suite de ce chapitre, nous allons présenter les particularités des neurones, la façon dont ils transmettent l'information ainsi que les principales architectures classiques des réseaux de neurones et leurs méthodes d'apprentissage. Nous présenterons ensuite un paradigme neuronal, les champs neuronaux, qui est particulièrement adapté au calcul distribué et dont nous avons pu montrer quelques propriétés émergentes.

1.2 Les réseaux de neurones artificiels

1.2.1 Les neurones biologiques

Le système nerveux central de l'homme est composé d'une centaine de milliards de cellules spécialisées appelées *neurones* et de 10 à 50 fois plus de cellules dites *gliales* dont le principal rôle est de fournir de l'énergie aux neurones. Grâce à leurs propriétés électro-chimiques, les neurones sont généralement considérés comme des cellules permettant de transmettre et de traiter des informations. Bien qu'il existe environ 200 types de neurones différents, ils sont tous constitués de trois parties différentes : le soma, qui contient le noyau de la cellule ; les dendrites (ou arbre dendritique), qui sont des ramifications acheminant de l'information vers le soma ; l'axone, qui est une longue fibre parfois entourée de myéline et transmettant l'information produite par le soma à d'autres neurones, comme le montre la figure 1.3-a.

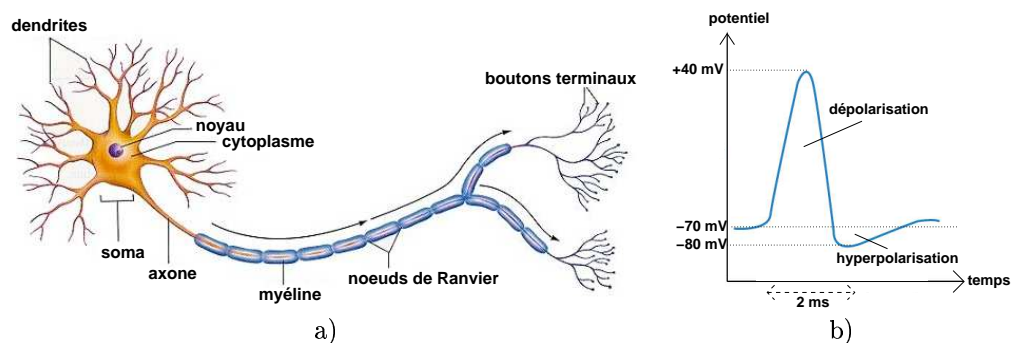


FIG. 1.3 – a) Structure du neurone : le noyau de la cellule est contenu dans le soma qui reçoit des potentiels d'action par ses dendrites, les intègre et transmet son propre potentiel à d'autres neurones par l'intermédiaire de l'axone, qui est entouré de portions de myéline pour améliorer sa conduction. b) Potentiel d'action d'un neurone : si les potentiels dendritiques dépassent un certain seuil, le neurone se dépolarise en passant de son potentiel de repos (-70 mV) à +40 mV en moins d'une milliseconde, puis redescend à -80 mV dans un état d'hyperpolarisation empêchant toute fluctuation du potentiel. L'émission d'un potentiel d'action prend environ deux millisecondes, suivies d'une période de latence (hyperpolarisation) variable.

Quelle est la nature de cette information ? Une particularité des neurones est que leur membrane est polarisée au repos, i.e. le potentiel à l'intérieur de la membrane est négatif (-70 mV). Comme le montre la figure 1.3-b, sous l'effet de courants électriques provenant des dendrites, ce potentiel peut augmenter jusqu'à un certain seuil (qui dépend du type de neurone). Quand ce seuil est atteint, le potentiel se met à augmenter très rapidement jusqu'à atteindre +40 mV (dépolariation), puis à décroître à la même vitesse. Le potentiel atteint alors une valeur inférieure au potentiel de repos (-80 mV) : le neurone est alors hyperpolarisé et insensible aux courants dendritiques. Cette phase, appelée potentiel d'action ou *spike*, dure environ deux millisecondes. Le neurone reste hyperpolarisé pendant un laps de temps qui dépend du type de neurone (plusieurs millisecondes) et qui empêche toute nouvelle émission d'un potentiel d'action : c'est la période réfractaire du neurone. Elle détermine la fréquence maximale d'émission de potentiels d'action du neurone.

Cette information, le potentiel d'action, se propage ensuite le long de l'axone du neurone. Certains neurones ont des axones simples, dans lesquels le potentiel d'action s'atténue avec la distance. D'autres ont des axones entourés de portions de myéline, séparées par des noeuds de Ranvier. La myéline permet une transmission active du potentiel d'action, i.e. sans perte d'amplitude mais plus lente. Les neurones myélinisés peuvent ainsi transmettre sans perte l'information sur des distances allant jusqu'à 1 mètre. A partir d'une certaine distance, l'axone se divise et forme des ramifications appelées boutons terminaux qui forment des contacts appelés *synapses* avec les dendrites d'autres neurones. Une synapse est un espace inter-cellulaire entre deux neurones dont le fonctionnement n'est pas symétrique : lorsqu'un potentiel d'action du neurone présynaptique arrive au niveau de la synapse, il provoque l'émission d'une certaine quantité de molécules appelées *neurotransmetteurs* qui se répandent dans l'espace intrasynaptique et se fixent sur des récepteurs présents au niveau du neurone postsynaptique. Cette fixation permet le passage d'ions positifs à l'intérieur de la cellule réceptrice, ce qui a pour effet d'augmenter localement le potentiel de la membrane de cette cellule. Ce potentiel local provoqué par un potentiel d'action présynaptique est appelé *potentiel postsynaptique*. Les différents potentiels postsynaptiques sont ensuite intégrés au niveau du soma du neurone postsynaptique pour déterminer son potentiel membranaire global.

Si une synapse contient suffisamment de neurotransmetteurs, l'arrivée d'un potentiel d'action peut alors amener le potentiel membranaire du neurone postsynaptique à franchir son seuil d'émission et donc émettre à son tour un potentiel d'action : on dit que c'est une synapse forte. A l'inverse, une synapse faible contenant peu de neurotransmetteurs ne suffira pas à provoquer un potentiel d'action, mais comme chaque neurone comporte en général une dizaine de milliers de dendrites (et donc de synapses), l'arrivée synchronisée de plusieurs potentiels d'action sur des synapses faibles peut provoquer par intégration l'émission d'un potentiel d'action. Cette force des synapses n'est pas figée : elle peut se renforcer ou au contraire décroître. C'est Donald Hebb en 1949 qui a le premier proposé l'idée que la coactivation répétée de deux neurones (i.e. un potentiel d'action émis par le premier neurone est suivi par un potentiel d'action du second) renforce la transmission synaptique entre eux [Hebb, 1949]. Cette affirmation fut ensuite confirmée expérimentalement en 1973 et appelée *potentialisation à long-terme* ou LTP [Bliss et Lomo, 1973]. La relation opposée (diminution de la force de la synapse lorsque les neurones ne sont jamais coactifs) a aussi été observée et est appelée *dépression à long-terme* ou LTD [Ito, 1989].

Le type de neurotransmetteur libéré dans la synapse joue un rôle fondamental dans la transmission de l'information. Il en a été identifié une soixantaine, mais le plus largement présent dans le cerveau est le glutamate, qui a un rôle excitateur. Le GABA (acide γ -aminobutyrique) est lui aussi très répandu, mais a un effet inhibiteur sur la transmission : lorsque du GABA est libéré en quantité suffisante dans la synapse, le neurone post-synaptique ne peut plus produire de potentiel d'action. On verra dans le chapitre 2 le rôle d'autres neurotransmetteurs comme l'acétylcholine (dans les jonctions musculaires) et les monoamines comme la dopamine, la sérotonine ou la noradrénaline. Il est intéressant d'observer que ces molécules peuvent aussi être diffusées en dehors de l'espace synaptique et avoir un effet plus diffus sur les neurones : elles n'agissent alors plus sur la transmission des potentiels d'action mais sur le comportement global des neurones. On les appelle alors des *neuromédiateurs*.

Parmi les termes qui nous seront utilisés par la suite, on appelle neurones *afférents* les neurones dont

l'axone contacte les dendrites du neurone considéré et *a contrario* neurones *efférents* ceux qu'il contacte. L'ensemble de ces neurones constitue respectivement les afférences et les efférences d'un neurone. Les axones sont aussi appelés des fibres et des regroupements d'axones constituent la matière blanche, par opposition à la matière grise constituée par les somas des neurones.

1.2.2 Les neurones artificiels

Les premiers travaux de modélisation des neurones ont été effectués en 1943 par W. McCulloch et W. Pitts [McCulloch et Pitts, 1943]. Le neurone *formel* qu'ils ont proposé était assez simple mais les concepts de base utilisés sont toujours valables dans les différents modèles développés ultérieurement. Un neurone formel est défini par une activité, des afférences et une fonction de transfert. Il réalise une somme des activités des neurones afférents pondérées par des valeurs appelées *poids* qui symbolisent la force de la synapse considérée¹. Cette somme est ensuite utilisée par la fonction de transfert du neurone pour donner une valeur appelée activité. Le neurone formel est en général un neurone ponctuel, convertissant un grand nombre d'entrées en une unique sortie, comme schématisé sur la figure 1.4-a en haut. Il peut alors se décrire par une fonction des activités afférentes :

$$\text{act}_i = f \left(\sum_{j=1}^N w_{ij} \times \text{act}_j \right)$$

Wolfgang Maas a classé les neurones formels en trois générations successives selon le type d'activité et la dimension temporelle utilisés [Mass, 1997]. Elles sont représentées sur la figure 1.4-b. La première génération, celle des premiers neurones formels de McCulloch et Pitts, utilisent une activité binaire et synchrone, définie comme la présence ou l'absence d'un potentiel d'action dans un intervalle temporel donné. La deuxième génération des neurones formels est caractérisée par des activités continues en temps discret : ils sont dits *fréquentiels* car cette activité peut être vue comme le nombre d'émission de potentiels d'action dans une fenêtre temporelle donnée. Même si ce type de neurone néglige l'aspect temporel de l'émission des spikes (ce qui les empêche de rendre compte de certains phénomènes fins comme la synchronisation), ils sont très utilisés dans les réseaux de neurones classiques grâce à leur rapport expressivité / coût calculatoire important. Enfin, grâce à l'augmentation des capacités calculatoires de ces dernières années, la troisième génération des neurones formels est un domaine en pleine expansion : ces neurones ont des activités binaires correspondant à l'émission ou non d'un potentiel d'action, mais dont l'instant d'émission est continu. Ces neurones *impulsionnels* sont beaucoup plus proches du fonctionnement du neurone biologique grâce à l'utilisation explicite du temps, mais la complexité de leur dynamique ainsi que leur coût calculatoire empêche pour l'instant la réalisation de grands réseaux de neurones *impulsionnels* (voir néanmoins [Rochel, 2004] pour une approche événementielle de ces neurones).

Dans cette thèse, nous nous limiterons à l'étude des neurones artificiels de seconde génération, dits neurones à champ continu, dont l'activité continue représente la fréquence "instantanée" d'émission, car leur simplicité permet la simulation d'importantes populations de neurones. Ce choix de modélisation limite évidemment l'analogie possible avec les neurones biologiques car il ne peut rendre compte de beaucoup de phénomènes observés comme la synchronisation des potentiels d'action dans une population (même si des modèles complexes peuvent l'utiliser [Seth et al., 2004]) ou des effets de résonance. Nous espérons en contrepartie que l'interaction de milliers de tels neurones permettra d'obtenir des effets globaux intéressants.

Parmi cette classe de neurones artificiels, plusieurs types existent selon la fonction de transfert caractérisant le neurone, dont quelques exemples sont donnés sur la figure 1.4-a en bas. La plupart appliquent cette fonction à la somme pondérée des activités afférentes, mais certains effectuent un « *typage* » des

¹Certains types de neurones formels n'utilisent pas une somme pondérée, mais la distance entre les entrées et un prototype. C'est le cas par exemple des neurones RBF (*Radial Basis Function*)

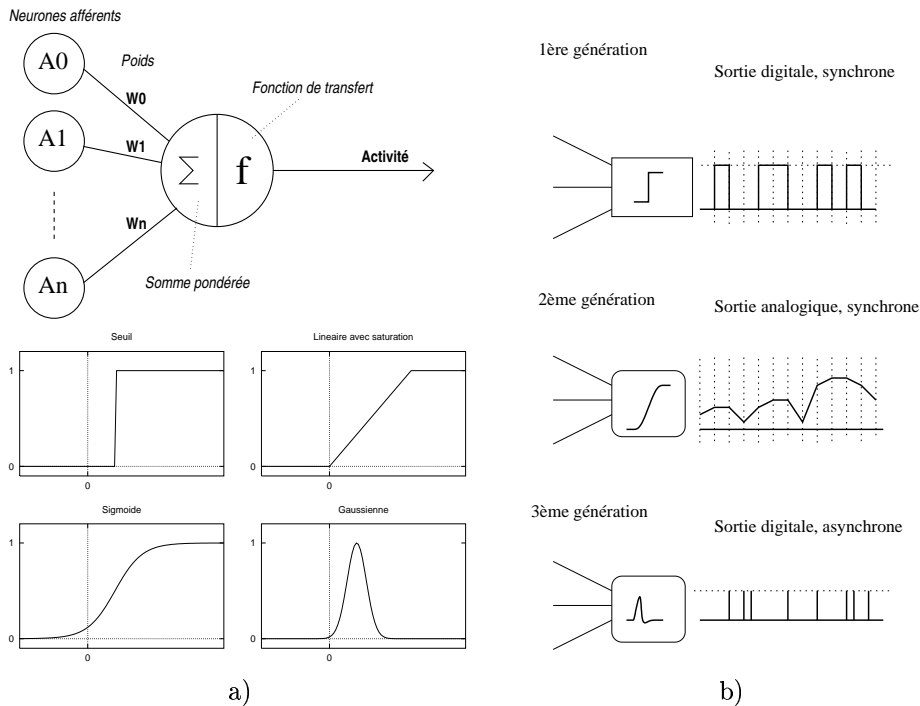


FIG. 1.4 – a) En haut : schéma fonctionnel d'un neurone formel. En bas : exemples de fonctions de transfert fréquemment utilisées (fonction seuil pour les neurones de McCulloch et Pitts, linéaire saturée, sigmoïdale, gaussienne). b) Les trois générations de neurones formels selon [Mass, 1997]. Adapté de [Rochel, 2004].

connexions afférentes, réalisant des sommes pondérées partielles regroupées ensuite par une fonction de transfert à plusieurs variables (comme les colonnes corticales expliquées dans [Burnod, 1989]). Les fonctions de transfert peuvent être des fonctions à seuil (si la somme pondérée dépasse un seuil, le neurone est actif), linéaire, linéaire saturée (pour borner l'activité), sigmoïdale, tangente hyperbolique, gaussienne, etc. [Hertz et al., 1991]

1.2.3 Les réseaux de neurones artificiels

Les neurones artificiels étant relativement simples, ce qui fait la richesse des réseaux de neurones est la façon dont ils sont connectés et comment ces connexions peuvent être modifiées par l'apprentissage. Les règles d'apprentissage des connexions entre les neurones dérivent généralement de la fameuse loi de Hebb sur le renforcement de la transmission synaptique en cas de coactivation répétée des deux neurones (vue dans la section 1.2.1). Considérons deux neurones artificiels i et j d'activités continues A_i et A_j comprises entre 0 et 1, reliés par une synapse (ou connexion) de poids w_{ij} du neurone i vers le neurone j . La loi de Hebb peut être traduite pour les réseaux de neurones artificiels en modifiant la valeur de w_{ij} à chaque pas de temps de la quantité :

$$\Delta w_{ij} = \eta \times A_i \times A_j$$

Cette loi a donc pour effet d'augmenter la valeur de w_{ij} chaque fois que les neurones i et j ont simultanément des activités non nulles. Le paramètre η représente la vitesse maximum à laquelle le poids peut augmenter et est appelé *taux d'apprentissage*. Un des inconvénients de cette loi est que le poids de la connexion peut augmenter indéfiniment, ce qui est peu plausible biologiquement. On peut alors introduire une valeur de saturation pour le poids au delà de laquelle il ne peut plus augmenter, ou légèrement modifier

la loi de Hebb comme nous le verrons par la suite. On peut réaliser différentes taxinomies des réseaux de neurones artificiels mais il apparaît intéressant de les classer selon le type d'apprentissage (au niveau fonctionnel) qu'ils sont capables d'effectuer. Trois grands types d'apprentissage sont possibles : supervisé, non-supervisé, par renforcement.

Apprentissage supervisé

Le premier réseau de neurones artificiel capable d'apprentissage a été créé par Frank Rosenblatt en 1958 et a été baptisé *perceptron* [Rosenblatt, 1958]. Il est constitué de deux couches de neurones : une couche dont les neurones codent de manière distribuée un espace d'entrée et une couche codant un espace de sortie. Le but de ce réseau est d'apprendre la relation (si elle existe) entre les deux espaces à partir de couples d'exemples pris aléatoirement dans les deux espaces et de pouvoir prédire le vecteur de sortie correspondant à un vecteur d'entrée donné grâce aux connexions entre les deux couches. Supposons que la couche d'entrée possède N neurones d'activités $\{a_i\}_{1 \leq i \leq N}$ et la couche de sortie M neurones d'activités $\{x_j\}_{1 \leq j \leq M}$ définies par :

$$\forall j, x_j = f \left(\sum_{i=1}^N w_{ij} \times a_i \right)$$

où f est une fonction de transfert quelconque (fonction seuil dans le cas du perceptron de Rosenblatt) et w_{ij} le poids de la connexion entre le neurone i de la couche d'entrée et le neurone j de la couche de sortie. L'apprentissage s'effectue en prenant un couple de vecteurs composé d'une entrée quelconque $\{a_i\}_{1 \leq i \leq N}$ et de la sortie désirée $\{t_j\}_{1 \leq j \leq M}$. Au début de l'apprentissage, les poids w_{ij} étant initialisés aléatoirement, la sortie du perceptron $\{x_j\}_{1 \leq j \leq M}$ en réponse à l'entrée $\{a_i\}_{1 \leq i \leq N}$ n'a aucune raison d'être identique à la sortie désirée $\{t_j\}_{1 \leq j \leq M}$. L'erreur commise par chaque neurone j de la couche de sortie est alors $t_j - x_j$ et sert à modifier les poids w_{ij} pour chaque nouveau couple selon la règle *delta* :

$$\Delta w_{ij} = \eta \times (t_j - x_j) \times a_i$$

qui permet de progressivement rapprocher la réponse du perceptron de la sortie désirée. Ce réseau très simple à deux couches de neurones permet par exemple de séparer linéairement plusieurs ensembles de couples entrée/sortie, du moment qu'un nombre suffisant d'exemples est présenté. Il est toutefois incapable de résoudre des problèmes non linéairement séparables, comme le problème du *ou exclusif* [Minsky et Papert, 1969]. Ce problème peut être résolu en ajoutant des couches intermédiaires dites *couches cachées* au perceptron qui calculent leur activité de la même manière, comme représenté sur la figure 1.5-a. La règle d'apprentissage est similaire, sauf que l'activité désirée n'est connue que pour la dernière couche : il faut alors transférer cette erreur vers les couches cachées, c'est l'algorithme de rétropropagation de l'erreur, inspiré de la méthode de la descente de gradient [Rumelhart et al., 1986]. Le *perceptron multi-couches* qui en résulte est ainsi capable d'approximer avec une précision arbitraire toute fonction intégrable au sens de Riemann étant donné un nombre suffisant d'unités dans la couche cachée : c'est la propriété d'approximation universelle. Cette propriété fait du perceptron multi-couches (ou MLP *multi-layer perceptron*) un outil très utilisé en statistique pour l'approximation de fonctions ou la classification. Si l'architecture du perceptron est de type *feed-forward* (c'est-à-dire que les activités se propagent dans un seul sens, de la couche d'entrée vers la couche de sortie), la rétropropagation de l'erreur se fait dans le sens inverse, ce qui est peu plausible biologiquement et limite son usage dans le neuromimétisme.

Le perceptron, multi-couches ou pas, ainsi que différents types de réseaux de neurones comme les réseaux RBF (*Radial Basis Function*, où la fonction de transfert des couches cachées est de type gaussienne [Moody et Darken, 1989]) ou le NeoCognitron [Fukushima et al., 1983], réalisent un *apprentissage supervisé*, au sens où la réponse désirée est explicitement fournie au réseau qui doit apprendre à la reproduire et à la généraliser.

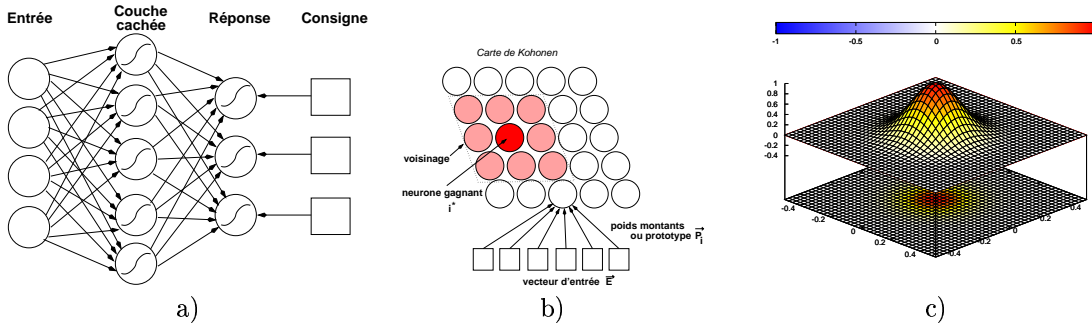


FIG. 1.5 – a) Architecture d'un perceptron à une couche cachée. b) Architecture d'une carte de Kohonen. Toutes les unités de la carte sont connectées au vecteur d'entrée. c) Connexions latérales d'un neurone au centre de la carte de Kohonen. Ici la fonction de voisinage est une fonction gaussienne.

Apprentissage non-supervisé

Un autre type d'apprentissage possible avec les réseaux de neurones est l'*apprentissage non-supervisé*, où la sortie désirée n'est pas fournie explicitement : la réponse du réseau doit être ensuite interprétée par l'utilisateur. C'est notamment le cas des réseaux (ou cartes) de Kohonen qui ont pour but de déterminer la structure de l'espace d'entrée [Kohonen, 1982]. Les cartes de Kohonen sont définies comme suit : l'espace d'entrée est représenté sous la forme d'un vecteur \vec{E} de taille M et le réseau est constitué par $N \times N$ neurones associés chacun à un vecteur particulier de l'espace d'entrée appelé *prototype* \vec{P}_i (voir figure 1.5-b). Ce prototype peut être représenté sous la forme d'un ensemble de poids $\{w_{ij}\}_{i \in [1..M], j \in [1..N]^2}$ connectant le vecteur d'entrée à chaque neurone j et définissant l'activité du neurone par $x_j = f(\vec{W} \cdot \vec{E}) = f(\sum_{i=1}^M w_{ij} \times E_i)$. L'apprentissage du réseau est compétitif : lors de la présentation d'un vecteur d'entrée au réseau, on détermine le neurone i^* appelé *neurone gagnant* dont le prototype est le plus proche de l'exemple présenté :

$$\forall i, \quad \|\vec{P}_{i^*} - \vec{E}\| \leq \|\vec{P}_i - \vec{E}\|$$

Si le prototype est représenté par un ensemble de poids, le gagnant est celui dont l'activité est maximale. Ce type de choix d'un vainqueur est appelé algorithme *Winner-Take-All* (WTA). Il nécessite une supervision de la carte (empêchant une distribution efficace du calcul) mais peut être simulé par des liaisons inhibitrices latérales. Tous les prototypes de la carte sont alors modifiés selon la règle :

$$\forall i, \quad \vec{P}_i(t+1) = \vec{P}_i(t) + \eta \times \Lambda(i, i^*) \times (\vec{E}(t) - \vec{P}_i(t))$$

où η est un coefficient d'apprentissage et $\Lambda(i, i^*)$ une fonction de voisinage dépendant de la distance topologique sur la carte entre le neurone i et le neurone gagnant i^* . Cette fonction de voisinage est généralement de type gaussien, avec une variance σ qui diminue au fur et à mesure de l'apprentissage (elle est représentée sur la figure 1.5-c) :

$$\Lambda(i, i^*) = A \times e^{-\frac{d(i, i^*)^2}{\sigma^2}}$$

Elle est positive pour les neurones proches du gagnant sur la carte : leur prototype aura donc tendance à se rapprocher de l'exemple présenté. Elle est quasiment nulle pour les neurones plus distants : leur prototype est alors inchangé. On observe alors qu'après apprentissage les neurones voisins sur la carte ont des prototypes proches dans l'espace d'entrée : c'est le phénomène d'*auto-organisation*. Cette propriété permet d'essayer de préserver au mieux la topologie de l'espace d'entrée lors de sa projection sur l'espace de sortie (l'espace bidimensionnel des neurones) et d'identifier les relations entre les différentes régions de cet espace. Les cartes de Kohonen, aussi appelées cartes auto-organisatrices, sont ainsi des outils

statistiques très utilisés pour classifier des données, visualiser des espaces complexes ou encore approximer des fonctions [Kohonen, 1995].

Les cartes auto-organisatrices ont cependant un certain nombre de défauts, comme la non-distribution du calcul du gagnant (Winner-Take-All), la sensibilité à la densité des échantillons pris dans l'espace d'entrée (plus un grand nombre d'exemples est pris dans une région donnée, plus cette région sera représentée par un grand nombre de neurones sur la carte. On pourra se référer à [Demartines, 1994] pour un modèle permettant de pallier ce problème) ou la nécessité de réduire progressivement le taux d'apprentissage afin d'assurer la stabilité du réseau. Dans le domaine du neuromimétisme, ce type de cartes a toutefois l'avantage de rendre compte de la sonotopie du cortex auditif (des neurones voisins répondent à des fréquences proches) et de la rétinotopie des aires visuelles (des neurones voisins sont sélectifs à des propriétés visuelles proches), entre autres.

Parmi les autres types de réseaux de neurones utilisant l'apprentissage non supervisé, notons en particulier ART (*Adaptive Resonance Theory* [Carpenter et Grossberg, 1987]) et ses dérivés successifs, ou encore le réseau de Hopfield [Hopfield, 1982]. Ce dernier a la particularité d'être autoassociatif, c'est-à-dire qu'il peut mémoriser un certain nombre d'exemples de l'espace d'entrée (comme par exemple des images différentes) et les reproduire à l'identique lorsqu'ils sont présentés à nouveau bruités ou incomplets. Chaque exemple appris devient alors un attracteur de la dynamique du réseau qui se relaxe progressivement vers lui. Contrairement au perceptron, ces réseaux sont de type *feed-back*, c'est-à-dire qu'il existe des cycles dans les connexions entre les neurones, chacun s'influçant mutuellement.

Apprentissage par renforcement

L'*apprentissage par renforcement* (A/R) est intermédiaire entre l'apprentissage supervisé et l'apprentissage non-supervisé : on ne fournit pas au système en question la réponse désirée comme dans l'apprentissage supervisé, mais un indicateur de la justesse de sa réponse. Selon que sa réponse est correcte ou incorrecte, le signal de renforcement sera positif ou négatif, et modulera l'apprentissage du système afin qu'il tende à produire de plus en plus de réponses correctes. Ainsi, celui-ci maximisera le renforcement obtenu à long-terme. Bien que l'A/R soit une théorie computationnelle générique, B. Scherrer a montré que tout problème d'apprentissage par renforcement peut se reformuler sous forme connexionniste, permettant de transposer les propriétés classiques des réseaux de neurones (parallélisme massif et tolérance aux pannes) à ce domaine [Scherrer, 2003]. Il est d'autant plus intéressant de présenter ce type d'apprentissage qu'une région du cerveau appelée *ganglions de la base* (que nous présenterons au chapitre 2) présente ce type d'apprentissage [Schultz et al., 1992].

L'A/R a été introduit au départ pour prendre en compte un aspect essentiel de l'apprentissage chez les êtres vivants : la motivation. Son principe de base est l'essai/erreur : le système commence par produire des actions plus ou moins aléatoires qui modifient l'environnement extérieur afin de réaliser un but donné. En retour, ces modifications de l'environnement peuvent être perçues comme positives ou négatives pour l'organisme. Dans l'exemple classique de la recherche de nourriture, l'animal peut essayer un certain nombre d'actions visant à trouver une source de nourriture. Certaines de ces actions peuvent échouer, laissant la faim de l'animal augmenter, ce qui est une conséquence négative, tandis que d'autres réussissent, sustentant l'animal. Au fur et à mesure de l'apprentissage, l'animal affamé aura donc tendance à reproduire les actions l'ayant conduit à une source de nourriture et à éviter celles qui ont échoué. La figure 1.6-a schématise l'interaction entre l'animal et son environnement.

L'A/R peut se formaliser de la manière suivante : soit un agent (ou système) ayant un ensemble d'états \mathcal{S} correspondant à sa perception de l'environnement et un ensemble d'actions possibles \mathcal{A} . En retour, l'environnement fournit à l'agent une fonction de récompense $\mathcal{R} : \mathcal{S} \times \mathcal{A} \rightarrow \mathbb{R}$ associant à chaque couple possible d'état et d'action une valeur de renforcement scalaire, éventuellement nulle. En temps discret, l'agent perçoit donc à l'instant t un état s_t , effectue l'action a_t et reçoit à l'instant suivant la récompense $r_{t+1} = \mathcal{R}(s_t, a_t)$. Le but de l'agent est de maximiser à chaque instant la *récompense à long*

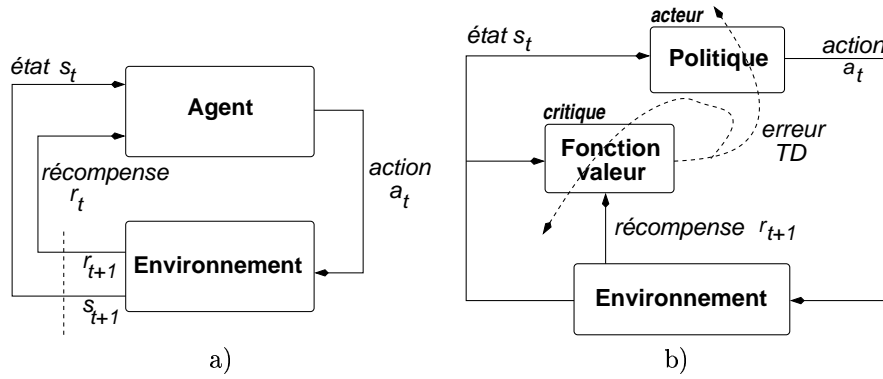


FIG. 1.6 – a) Interaction agent-environnement dans l'apprentissage par renforcement. En fonction de son état s_t et de la récompense r_t reçue à l'instant t , l'agent produit l'action a_t qui provoque un changement d'état s_{t+1} et de récompense r_{t+1} . b) Architecture de la méthode acteur-critique. L'agent est décomposé entre un acteur qui génère une action en fonction de l'état courant et un critique qui estime la fonction valeur en fonction de l'état courant de la récompense. Ces deux modules se corrigent grâce au signal d'erreur TD. Schémas adaptés de [Sutton et Barto, 1998].

terme définie par exemple par :

$$R_t = \sum_{k=0}^{\infty} \gamma^k \times r_{t+k+1}$$

où γ est un coefficient entre 0 et 1 définissant l'importance relative des récompenses les plus éloignées dans le futur (notion d'horizon). On définit pour l'agent une *politique* $\pi : \mathcal{S} \rightarrow \mathcal{A}$ qui associe à chaque état s_t une action a_t correspondante. L'agent doit alors trouver à travers son apprentissage la politique optimale π^* qui maximise la récompense à long-terme R_t . L'hypothèse forte dans cette notion de politique optimale est qu'elle ne dépend à chaque instant que de l'état courant, et non des états antérieurs. C'est la définition d'un *Processus Décisionnel Markovien* (PDM), hypothèse souvent utilisée dans le domaine de l'A/R mais peu réaliste dans le cas de la robotique autonome, entre autres. Elle repose sur l'idée que l'on peut définir des états (à partir des perceptions) suffisants pour prédire la transition obtenue lors d'une action. Le nombre d'états nécessaires pour obtenir un PDM est alors souvent très important et amène des problèmes computationnels.

Un PDM est ainsi défini par le quadruplet $\{\mathcal{S}, \mathcal{A}, \mathcal{T}, \mathcal{R}\}$ où \mathcal{T} est une fonction de transition donnant la probabilité de passer d'un état s à un état s' en effectuant l'action a :

$$\begin{aligned} \mathcal{T} : \quad \mathcal{S} \times \mathcal{A} \times \mathcal{S} &\rightarrow [0, 1] \\ (s, a, s') &\mapsto P(s_{t+1} = s' | s_t = s, a_t = a) \end{aligned}$$

Les algorithmes d'A/R ont besoin d'estimer la récompense à long-terme qu'ils peuvent espérer obtenir en poursuivant une politique donnée, le but étant de trouver la politique optimale qui maximise cette récompense. La plupart définissent alors la fonction $Q^\pi(s, a) = E_\pi(R_t | s_t = s, a_t = a)$ qui donne la récompense à long-terme espérée en effectuant l'action a à partir de l'état s tout en continuant la politique π . Ils peuvent aussi estimer la moyenne des récompenses à long-terme obtenables à partir d'un état s avec la politique π :

$$V^\pi(s) = E_\pi(R_t | s_t = s) = \sum_a \pi(s, a) \times Q^\pi(s, a)$$

Cette fonction est appelée *fonction de valeur*. Sa propriété essentielle est qu'il est possible d'en dériver une équation récurrente appelée *équation d'optimalité de Bellman* qui définit pour chaque état la valeur

de la politique optimale :

$$V^{\pi^*}(s) = \max_a [R(s, a) + \gamma \times \sum_{s'} T(s, a, s') \times V^{\pi^*}(s')]$$

dont il a été montré qu'il existe une unique solution déterministe dans le cas d'un PDM fini [Bellman, 1957]. Comme il est très facile de construire la politique optimale à partir de sa fonction valeur (on prend l'action qui a la plus grande valeur pour chaque état), tout le problème des algorithmes d'apprentissage par renforcement est alors d'estimer cette fonction valeur optimale V^{π^*} , sachant que l'environnement (\mathcal{T} et \mathcal{R} en particulier) est inconnu dans le cadre de la robotique autonome. Il existe beaucoup d'algorithmes différents (programmation dynamique, méthode de Monte-Carlo, etc.) ayant chacun leurs avantages et inconvénients, dont on peut trouver une présentation claire et détaillée dans l'ouvrage de référence de R. S. Sutton et A. G. Barto [Sutton et Barto, 1998]. Nous ne présenterons donc que celui que nous utiliserons dans le cadre de la modélisation des ganglions de la base.

Il s'agit de la méthode *acteur-critique*, qui distingue de façon architecturale l'estimation de la fonction valeur de la production de la politique (figure 1.6-b). Le critique a pour rôle de produire une estimation $V(s_t)$ de la fonction valeur à partir des différents états du système et des récompenses associées, tandis que l'acteur produit des actions en fonction des états et de la politique actuelle. L'avantage de cette distinction entre le critique et l'acteur est que chacun peut être réalisé de façon indépendante : on peut prendre deux approximateurs de fonctions différents pour réduire la complexité calculatoire globale. A partir de $V(s_t)$, le critique peut estimer l'erreur de prédiction, aussi appelée *différence temporelle* ou *erreur TD*. Cette erreur se définit comme la différence entre la récompense effectivement reçue et la récompense prévue :

$$\delta_t = R_t - V(s_t) = r_{t+1} + \gamma \times V(s_{t+1}) - V(s_t)$$

Si cette erreur est positive, cela signifie que le système a reçu plus de récompense à long-terme que prévu. Ceci signifie à la fois que le critique a sous-estimé la fonction de valeur de l'état, mais aussi que l'acteur est engagé dans une bonne politique et doit persévérer. En revanche, si elle est négative, cela signifie que le critique a sur-estimé la fonction de valeur et que l'acteur doit plutôt éviter la politique actuelle à l'avenir. L'idée intéressante dans cette méthode acteur-critique est que le même signal d'erreur δ_t permet de modifier à la fois l'estimation de la fonction de valeur $V(s_t)$ (par $V(s_t) \leftarrow V(s_t) + \alpha \times \delta_t$) et la politique du système (selon la façon dont l'acteur est implémenté).

En particulier, si l'acteur est un perceptron multi-couches [Barto, 1995, Houk et al., 1995], le signal δ_t peut moduler les connexions entre les neurones et ainsi renforcer les sorties du perceptron ayant conduit à une bonne surprise ou à l'opposé pénaliser les sorties décevantes. Cette architecture permet d'utiliser le perceptron multi-couches avec un apprentissage par renforcement plutôt qu'un apprentissage supervisé. Outre qu'il n'est plus besoin de connaître la sortie désirée, l'usage de l'A/R permet des paradigmes d'apprentissage par essai/erreur beaucoup plus réalistes d'un point de vue comportemental.

Bilan : intérêt des réseaux de neurones pour le calcul distribué

Les réseaux de neurones sont de bons candidats pour observer des propriétés émergentes, non seulement grâce à la localité et à la distribution des calculs mais aussi grâce aux types d'apprentissage qu'ils sont capables d'effectuer. Par rapport aux automates cellulaires « classiques », les réseaux de neurones présentent l'avantage que les interactions entre les neurones (les connexions) sont modifiables par l'expérience, ce qui compense le fait que les neurones artificiels n'ont qu'une variable d'état (leur potentiel).

Outre la diversité des fonctions de transfert des neurones utilisés et celle des architectures (feed-forward, feed-back, compétitive), la principale distinction entre les réseaux de neurones est le type d'apprentissage fonctionnel qu'ils sont capables d'effectuer. L'apprentissage supervisé consiste à reproduire et à généraliser une relation entre deux espaces ; l'apprentissage non-supervisé consiste à représenter de façon compacte la topologie d'un espace donné à partir d'exemples ; l'apprentissage par renforcement

consiste à produire des actions maximisant l'obtention d'une récompense à long-terme dans une relation agent-environnement donnée. Nous verrons dans le chapitre 2 que ces trois types d'apprentissage sont observables dans le cerveau animal, chacun étant plutôt associé à une structure distincte.

Les types de neurones artificiels utilisés dans les réseaux de neurones classiques présentés précédemment sont généralement statiques : à chaque pas de temps, le calcul de la nouvelle activité est indépendant de l'activité précédente. Ces réseaux sont donc majoritairement synchrones, même si certains réseaux comme ceux de Hopfield ou ART utilisent la relaxation pour aboutir à leur activité finale. Ils utilisent généralement des phases d'apprentissage suivies de phases de rappel avec parfois la répétition cyclique des mêmes exemples. Les neurones biologiques, eux, n'ont aucun synchronisme, ils s'activent en permanence en suivant leur propre dynamique et ne suivent pas de phase de présentation d'exemples et de rappel, en dehors peut-être des rêves. Les réseaux de neurones impulsionsnels prennent en compte le problème du synchronisme mais sont pour le moment trop coûteux à simuler en grand nombre. Nous avons donc cherché un type de neurone qui puisse à la fois exhiber des propriétés dynamiques et être d'un coût computationnel raisonnable.

Ce type de neurone peut être trouvé dans la théorie des champs neuronaux, qui à l'origine est une théorie continue (dans l'espace et dans le temps), mais qui peut se discrétiser aisément. La section 1.3 présente ce cadre computationnel ainsi que certaines de ses propriétés qui démontrent son intérêt dans le cadre de cette thèse.

1.3 Les champs neuronaux

1.3.1 Historique des champs neuronaux

Le modèle de Von der Malsburg 1973

Depuis que T. Wiesel et D. Hubel ont découvert en 1963 que des expériences visuelles précoces anormales chez le chaton induisent un développement anormal des connexions afférentes dans le cortex visuel primaire [Wiesel et Hubel, 1963], beaucoup de modélisateurs se sont intéressés au développement et à l'apprentissage de la sélectivité des neurones du cortex visuel. Comme nous le verrons dans la suite (au chapitre 2), ces neurones sont en effet sélectifs à des caractéristiques précises de l'information visuelle comme l'orientation, la couleur ou le mouvement en un point donné de la rétine, i.e. ils s'activent maximalelement pour une certaine valeur de ces caractéristiques. De plus, à l'instar de ce que nous avons décrit pour l'auto-organisation des cartes de Kohonen, deux neurones proches dans le cortex visuel sont sélectifs de valeurs proches de ces caractéristiques. La modélisation du système visuel a donc non seulement des intérêts évidents dans le domaine du traitement de l'image et de la vision robotique mais son étude permet de mieux comprendre le phénomène d'auto-organisation et d'émergence.

Le modèle de C. von der Malsburg est un modèle simple du cortex visuel, constitué d'une carte hexagonale de $N = 169$ unités représentée sur la figure 1.7-a. Chaque unité j est constituée d'un neurone excitateur c_j^+ et d'un neurone inhibiteur c_j^- . Le neurone excitateur reçoit des connexions $\{z_{ij}\}_{1 \leq i \leq 19}$ de la part d'un ensemble de $M = 19$ neurones r_i représentant une petite partie du champ visuel et dont l'activation représente une orientation quelconque, comme représenté sur la figure 1.7-b en bas. Ce jeu de connexions montantes fait que chaque neurone excitateur est alors sélectif (i.e. s'active maximalelement) pour une orientation donnée, indépendamment de sa position sur la carte. Pour obtenir le phénomène d'auto-organisation, C. von der Malsburg a introduit des connexions latérales à l'intérieur de la carte. Chaque cellule excitatrice se projette sur les six unités avoisinantes (excitatrices avec un poids p et inhibitrices avec un poids q) grâce à la structure hexagonale de la carte. Chaque cellule inhibitrice se projette avec un poids r sur les 12 cellules excitatrices situées juste au delà des cellules avoisinantes (voir la figure 1.7-b en haut pour une vue en coupe de cette connectivité).

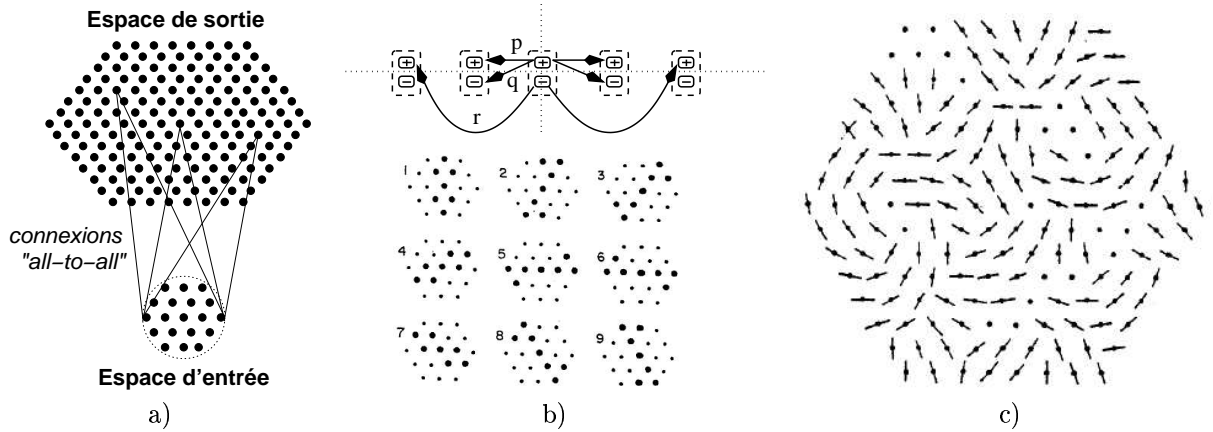


FIG. 1.7 – a) Architecture du réseau de [von der Malsburg, 1973]. L'entrée est constituée de 19 unités codant des stimuli visuels et la sortie est une carte hexagonale de 169 unités, chaque unité étant constituée d'une cellule excitatrice et d'une cellule inhibitrice. b) En haut : connexions latérales d'une unité, vues en coupe. p , q et r sont les poids de ces connexions. En bas : les 9 stimuli utilisés pendant l'apprentissage. c) Organisation de la carte après apprentissage. Chaque barre indique l'orientation préférée de chaque unité. Les points représentent les unités n'ayant jamais appris. Adaptés de [von der Malsburg, 1973].

Chaque cellule met donc à jour son activité non seulement en fonction des activités montantes, mais aussi en fonction des activités de ses neurones voisins sur la carte. Les activités $c_j^+(t)$ et $c_j^-(t)$ des cellules excitatrices et inhibitrices sont calculées en intégrant les équations suivantes :

$$\frac{dc_j^+(t)}{dt} = -\alpha_j \times c_j^+(t) + \sum_{l=1}^N p_{lj} \times c_l^+(t) - \sum_{l=1}^N r_{lj} \times c_l^-(t) + \sum_{k=1}^M z_{kj}(t) \times r_k(t)$$

$$\frac{dc_j^-(t)}{dt} = -\alpha_j \times c_j^-(t) + \sum_{l=1}^N q_{lj} \times c_l^+(t)$$

puis en seillant les activités obtenues. Le premier terme du membre de droite de ces équations différentielles correspond à la tendance naturelle de l'activité d'un neurone à décroître exponentiellement avec le temps en l'absence d'excitation, avec un temps de réponse α_j . Le second terme correspond à l'influence des connexions latérales excitatrices. Dans le cas des cellules excitatrices, le troisième terme correspond à l'influence des connexions latérales inhibitrices et le quatrième à celle des connexions montantes. Pendant la phase d'apprentissage, on présente successivement au réseau les motifs rétiens présents sur la figure 1.7-b en bas. Les poids montants $\{z_{ij}\}_{1 \leq i \leq 19}$ sont alors mis à jour à chaque présentation d'exemple suivant la règle hebbienne normalisée :

$$z_{ij}(t+1) = \frac{z_{ij}(t) + \eta \times c_j^+(t) \times r_i(t)}{\sum_{k=1}^M z_{kj}(t)}$$

Cette règle a l'avantage de compenser l'augmentation infinie des poids qui est le principal défaut de la règle de Hebb en s'assurant que la somme des poids montants sur une cellule donnée reste constante au cours de l'apprentissage. Cette règle n'est toutefois pas plausible d'un point de vue biologique, une dendrite n'ayant pas accès aux modifications des autres dendrites.

Après une centaine de présentations de la base d'exemples, le réseau de von der Malsburg exhibe des propriétés intéressantes d'auto-organisation. Comme on peut le voir sur la figure 1.7-c, la majorité des unités de la carte est devenue sélective d'une orientation donnée avec cette propriété que deux unités

voisines sur la carte sont sélectives d'orientation voisines, à part à certains endroits où peuvent être observées des ruptures. Le compromis entre l'excitation des voisins immédiats et l'inhibition des cellules un peu plus éloignées assure à la fois la ressemblance des orientations préférées mais aussi leur distinction. Certains neurones (représentés par des points sur la figure 1.7-c) ne sont sélectifs d'aucune orientation car leur activité n'a jamais dépassé le seuil de la fonction de transfert.

Outre cette propriété d'auto-organisation qui a posé les fondements de la recherche en modélisation du cortex visuel (voir la revue de N. Swindale pour l'historique de ce domaine [Swindale, 1996]), ce modèle est particulièrement intéressant pour notre travail car il est le premier à introduire la notion de connectivité latérale locale, avec excitation à courte-distance et inhibition à moyenne distance, ainsi que l'utilisation d'un système d'équations différentielles interdépendantes.

Les travaux de S-I Amari

Cette idée d'interactions inhibitrices latérales a permis un progrès dans l'étude de la dynamique des réseaux de neurones qui portait alors sur des réseaux aléatoirement connectés [Wilson et Cowan, 1973, Boylls, 1975, Grossberg, 1976]. Ces réseaux permettaient d'exhiber des propriétés de diffusion et de formation de motifs hétérogènes sur des champs homogènes appelés *champs neuronaux*. En 1977, S-I Amari a publié un article étudiant de façon exhaustive et analytique la dynamique de champs neuronaux utilisant l'inhibition latérale [Amari, 1977]. Il s'est concentré sur les réseaux unidimensionnels (les neurones sont disposés sur une ligne, contrairement au réseau de von der Malsburg où les neurones sont disposés sur une carte), homogènes (toutes les unités du réseaux sont identiques et leurs connexions symétriques) et où la transmission de l'activité est instantanée (alors que la transmission d'un potentiel d'action entre deux neurones prend un certain temps en fonction de la longueur de l'axone, sa myélinisation, le type de synapses, etc.). De plus, il considère que le réseau n'est plus constitué d'unités discrètes mais constitue un *continuum* neuronal où chaque point de l'axe x peut être associé à une activité. Cette théorie est ainsi appelée *théorie des champs neuronaux continus* (ou *continuum neural field theory* CNFT). Nous verrons dans la section 1.3.2 comment discrétiser cet espace neuronal.

Chaque point x de l'espace neuronal continu (ici \mathfrak{R}) est associé à un potentiel membranaire $u(x, t)$. L'activité de ce point est obtenue en passant ce potentiel dans une fonction de transfert $f(u)$ qui dans l'article est une fonction de Heaviside pour des raisons de simplicité analytique, mais toute fonction monotone non-décroissante et bornée conserve qualitativement les résultats obtenus. Etant donnée une fonction $s(x, t)$ représentant l'intensité de stimulation reçue par le neurone de position x à l'instant t , l'évolution du potentiel membranaire est régie par l'équation :

$$\tau \times \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -u(x, t) + \int_{\mathfrak{R}} w(x - y) f[u(y)] dy + h + s(x, t)$$

où τ représente le temps de réponse du neurone, $w(x - y)$ le poids de la connexion entre le neurone x et le neurone y et h le potentiel de repos (*baseline*) du neurone (i.e. le potentiel qu'il aurait sans stimulation et sans connexions latérales). Le caractère homogène du réseau est noté par le fait que τ et h ne dépendent pas de x et que $w(d)$ est symétrique.

La seule condition sur la fonction de voisinage $w(d)$ est qu'elle respecte la propriété d'inhibition latérale, c'est-à-dire qu'elle soit excitatrice pour les petites distances $d = |x - y|$, inhibitrice pour les distances moyennes et quasi-nulle pour les longues distances. En pratique, on utilise une différence de gaussiennes (DoG) pour cette fonction de voisinage (voir la figure 1.8 pour une représentation en deux dimensions de cette fonction) :

$$w(d) = A \times \exp\left(-\frac{d^2}{\sigma_a^2}\right) - B \times \exp\left(-\frac{d^2}{\sigma_b^2}\right)$$

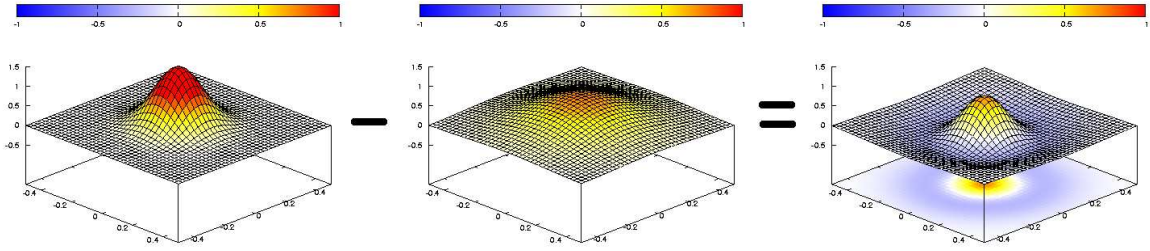


FIG. 1.8 – La forme en « chapeau mexicain » d'une différence de gaussienne (DoG) est obtenue en soustrayant une gaussienne à forte variance d'une autre gaussienne à variance plus petite. Elle est représentée ici en deux dimensions.

Selon la valeur de h et celle de $W_\infty = \int_0^\infty w(x')dx'$, S-I Amari a montré qu'il existe quatre sortes de solutions en l'absence de stimulation ($s(x, t) = 0$) : une solution triviale Φ où l'activité est uniformément nulle ; une autre solution triviale ∞ où l'activité est uniformément saturée (égale à 1) ; une solution a caractérisée par une activité uniformément nulle exceptée sur un intervalle de longueur a où l'activité est maximale ; une solution périodique où ce motif d'excitation locale est périodiquement reproduit sur l'espace neuronal. Dans ces deux derniers cas, la longueur a est liée à la forme de la fonction de voisinage choisie.

L'intérêt des solutions de type a présentant un motif d'excitation locale (on parlera de *bulle d'activité*) est leur réaction à la présence d'un stimulus stationnaire $s(x)$ non nul. Amari a montré qu'une bulle d'activité a tendance à se déplacer vers les pics de stimulation ayant une largeur au moins égale à la sienne, comme on peut le voir sur la figure 1.9-a. Cette propriété de glissement dynamique permet d'obtenir facilement des bulles d'activité centrées sur les maximums locaux d'une stimulation présentant une extension comparable à celle de la bulle (qui est elle-même relative à la fonction de voisinage).

Une autre propriété intéressante prouvée par Amari concerne l'interaction des bulles d'activité. Lorsque la stimulation est composée de deux pics de largeur semblable, la réponse du réseau dépend de la distance entre les pics, comme on peut le voir sur la figure 1.9-b. Si les deux pics sont très proches (distance inférieure à la largeur d'une bulle), une seule bulle se crée au milieu des deux pics. Pour la bulle, c'est comme si il n'y avait qu'un seul pic de stimulation. Si les deux pics sont moyennement proches (distance de l'ordre de la largeur d'une bulle), deux bulles d'activité apparaissent, mais elles se repoussent : chaque bulle n'est pas exactement centrée sur chaque pic mais réalise un compromis entre sa stimulation et l'inhibition de l'autre bulle. Si les deux pics sont très éloignés (distance supérieure à la largeur d'une bulle), les deux bulles d'activité qui apparaissent ne s'influencent pas et chacune est parfaitement centrée sur son pic de stimulation. Cette propriété de compétition entre les bulles est directement liée à la forme de la fonction de voisinage (excitation à courte-distance, inhibition à moyenne-distance). Si on considère une bulle d'activité sur l'intervalle $[-a, 0]$, son influence sur le neurone d'abscisse x sera :

$$\tilde{s}(x) = \int_{-a}^0 w(x-y)dy = \int_x^{x+a} w(y)dy$$

qui peut s'interpréter comme une stimulation supplémentaire pour le neurone d'abscisse x . Dans le cas d'une fonction de voisinage de type différence de gaussienne, cette stimulation décroît jusqu'à une distance x_a voisine de a , croît jusqu'à une distance x_b puis reste constante pour les distances plus grandes. Comme les bulles se déplacent vers les stimulations croissantes, si une bulle est située à une distance inférieure à x_a , elle est attirée par la première bulle ; si elle est entre x_a et x_b , elle est repoussée ; si elle est plus loin que x_b , elle ne subit aucune influence.

Ces deux propriétés principales des champs neuronaux continus (glissement dynamique et compétition), prouvées analytiquement par Amari, étaient à l'époque complètement nouvelles dans le domaine des réseaux de neurones. En particulier, la propriété de compétition entre deux pics d'activation très

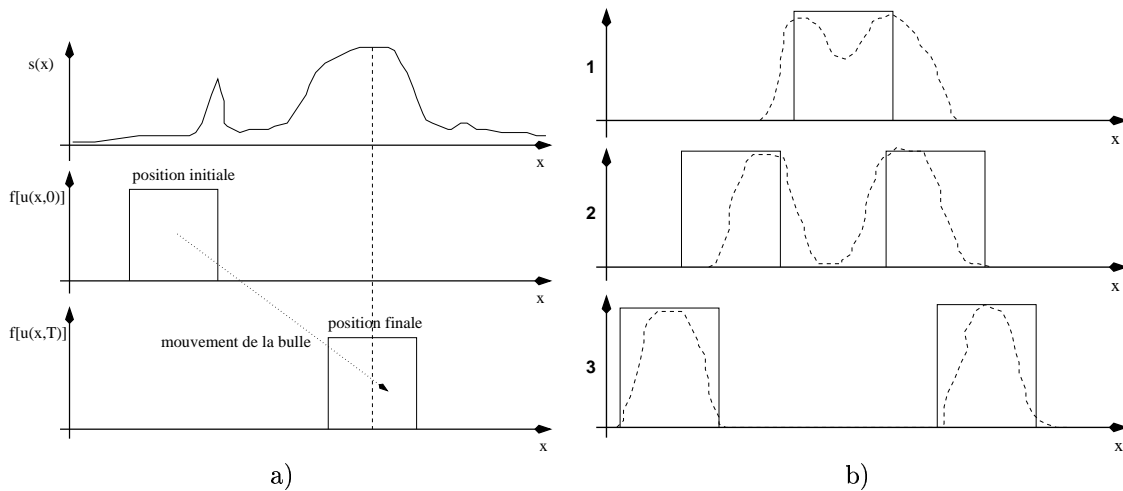


FIG. 1.9 – a) Lorsque le réseau unidimensionnel reçoit comme stimulation stationnaire $s(x)$ et a comme état initial la bulle d'activité $f[u(x, 0)]$, la bulle se déplace progressivement vers les stimulations maximales pour se stabiliser au bout d'un temps T sur l'activation $f[u(x, T)]$. La stimulation doit avoir un support suffisamment large par rapport à celui de la bulle pour l'attirer. b) Lorsque la stimulation comporte deux pics équivalents (en pointillés), trois cas sont possibles : 1- les deux pics sont trop proches et une seule bulle d'activité est centrée entre les deux pics ; 2- les deux pics sont moyennement éloignés et deux bulles d'activité se forment mais en étant excentrées par rapport aux pics ; 3- les deux pics sont très éloignés et deux bulles se forment centrées sur les pics.

proches permet de remplacer l'algorithme *Winner-Take-All* (séquentiel, sensible au bruit) par un processus distribué très résistant. Elles correspondent de plus à des observations biologiques au niveau du cortex [Wilson et Cowan, 1973, Grinvald et al., 1994].

Utilisation et extension de la CNFT en deux dimensions

Une fois les bases théoriques des champs neuronaux posées, de nombreux travaux se sont attachés à l'étude de leurs propriétés dynamiques, comme par exemple la bifurcation des solutions spatialement périodiques [Ermentrout et Cowan, 1979] qui permet ensuite aux auteurs de proposer une théorie spéculative sur la manière dont une déstabilisation des connexions latérales du cortex visuel peut induire des hallucinations visuelles similaires à celles reportées par les consommateurs de substances telles que le LSD [Ermentrout et Cowan, 1980]. Plus récemment, K. Zhang a présenté un modèle dynamique unidimensionnel permettant de représenter et d'anticiper la direction de la tête d'un animal grâce à une copie du mouvement effectué [Zhang, 1996]. Ce modèle effectue un *dynamic remapping* (voir [Pouget et Sejnowski, 1995]) de l'information proprioceptive en fonction de la vitesse de rotation de la tête, c'est-à-dire que cette information de vitesse permet de déplacer la bulle représentant la direction actuelle de la tête vers celle estimée à la fin du mouvement. Pour cela, il décompose la fonction de voisinage en deux composantes : une composante symétrique, permettant la stabilité de la bulle, et une composante anti-symétrique, permettant le glissement de la bulle et proportionnelle à la vitesse de rotation.

Si les analyses de S-I Amari concernaient des modèles unidimensionnels, les équations utilisées sont valables quelles que soient les dimensions du réseau (tout type de fonction de voisinage respectant la condition d'inhibition latérale convient). En particulier, les réseaux bidimensionnels (comme celui de von der Malsburg) sont davantage adaptés à la modélisation du cortex ou de certaines autres structures (voir le chapitre 2 pour les références biologiques) : cortex visuel [Zhang, 1991], colliculus supérieur [Kopocz et Schöner, 1995], cortex somatosensoriel [Petersen et Taylor, 1996], aires de perception du mouvement

[Giese, 1998], etc. Il fallut pourtant attendre l'article de J. G. Taylor [Taylor, 1999] pour avoir une analyse mathématique des champs neuronaux bidimensionnels analogue à celle de S-I Amari. L'équation régissant l'évolution du potentiel d'un point du champ neuronal est identique à celle du cas unidimensionnel, hormis le fait que l'intégration de la fonction de voisinage (une différence de gaussiennes en deux dimensions comme sur la figure 1.8) se fait sur \mathbb{R}^2 . Les principaux résultats que J. G. Taylor a démontrés sont :

- une catégorisation exhaustive des solutions stables non-triviales en fonction des paramètres. Toutes ces solutions sont symétriques, de type circulaire ou annulaire ;
- une description de l'évolution temporelle de ces solutions ;
- l'influence d'un terme d'habituation ($-\lambda \int \exp(\frac{t-t'}{\tau}) f[u(x, t')] dt'$) sur la dynamique des bulles ;
- la définition de champs récepteurs (afférences) et projectifs (efférences) pour un point d'un champ neuronal connecté à d'autres cartes, ainsi que l'introduction de l'équivalent de la règle d'apprentissage de Hebb pour les champs continus.

D'autres travaux ont ensuite permis de préciser certaines propriétés, comme par exemple les conditions permettant d'obtenir une unique bulle sur un champ neuronal à partir d'entrées hétérogènes [Mikhailova et Goerick, 2005]. Les champs neuronaux continus sont ainsi devenus l'objet d'une grande attention en physique théorique grâce à leurs différentes propriétés dynamique [Enculescu et Bestehorn, 2003]. Toutefois, en modélisation neuromimétique, la notion de champ continu n'est pas réaliste à la fois à cause de la nature discrète des réseaux de neurones mais aussi à cause de l'hypothèse d'un espace infini (non borné). Les champs continus sont ainsi une bonne description abstraite et analytique du fonctionnement cortical mais sont limités par la plausibilité de leurs mécanismes. Nous présenterons dans la section suivante une implémentation discrète et biologiquement plausible de ces champs neuronaux ainsi que certaines propriétés des champs continus qui résistent à ces restrictions.

1.3.2 Discrétisation de la CNFT et résultats expérimentaux

Discrétisation

Décrire le cortex par un *continuum* neuronal infini bidimensionnel apporte des résultats analytiques intéressants qui peuvent rendre compte de certains phénomènes observés, mais cette hypothèse n'est pas soutenable d'un point de vue biologique. Dans le cadre d'une approche neuromimétique, il nous faut alors discrétiser cet espace neuronal spatialement (chaque point du maillage représentant alors un neurone artificiel) et temporellement (pour des raisons de simulation numérique). Il faut aussi que l'espace neuronal soit fini (dans le sens où le nombre de neurones est fini) et donc s'intéresser aux effets de bords qu'une telle hypothèse produit sur la dynamique du réseau.

Nous ne considérerons donc qu'un sous-espace de \mathbb{R}^2 comme support du champ neuronal, à savoir $[-0.5, 0.5]^2$. Un maillage régulier Γ de $n \times n$ neurones peut alors être défini en attribuant à chaque neurone une position x_{ij} où $(i, j) \in [0, n-1]^2$ et :

$$x_{ij} = \left(\frac{i}{n} - 0.5, \frac{j}{n} - 0.5 \right)$$

Le potentiel $u(x_{ij}, t)$ de chacun de ces neurones est alors évalué périodiquement de façon asynchrone avec un pas arbitraire Δt en calculant sa variation d'activité $\Delta u(x_{ij}, t + \Delta t) = u(x_{ij}, t + \Delta t) - u(x_{ij}, t)$ définie par :

$$\Delta u(x_{ij}, t + \Delta t) = \frac{\Delta t}{\tau} \times \left(-u(x_{ij}, t) + \sum_{k=0}^n \sum_{l=0}^n w(\|x_{ij} - x_{kl}\|) f(u(x_{kl}, t)) + s(x_{ij}, t) + h \right)$$

Comme dans l'équation continue de la CNFT, τ représente le temps de réponse du neurone, h son

activité au repos, $s(x_{ij}, t)$ l'influence totale de ses afférences, $w(d)$ sa fonction de voisinage et f sa fonction de transfert. Si la fonction de transfert dans les travaux de S-I Amari et J. G. Taylor était une fonction seuil pour des raisons de simplicité analytique, toute fonction croissante bornée entre 0 et 1 conserve qualitativement les propriétés démontrées. Pour des raisons de simplicité de calcul informatique, nous avons choisi pour nos travaux d'utiliser une fonction linéaire saturée définie par :

$$\forall x, \quad f(x) = \begin{cases} 0 & \text{if } x < 0, \\ 1 & \text{if } x > 1, \\ x & \text{else.} \end{cases}$$

La fonction de voisinage est une différence de gaussiennes définie par :

$$w(d) = A \times \exp\left(-\frac{d^2}{\sigma_a^2}\right) - B \times \exp\left(-\frac{d^2}{\sigma_b^2}\right)$$

où d représente la distance entre les neurones sur la carte. Cette distance peut être euclidienne ($d(x_{ij}, x_{kl})^2 = (\frac{i-k}{n})^2 + (\frac{j-l}{n})^2$) ou curviligne ($d(x_{ij}, x_{kl})^2 = \min((\frac{i-k}{n})^2, (1 - \frac{i-k}{n})^2) + \min((\frac{j-l}{n})^2, (1 - \frac{j-l}{n})^2)$) selon le type de projection de l'espace $[-0.5, 0.5]^2$. On peut observer sur la figure 1.10 l'effet sur cette fonction de la projection sur un plan (distance euclidienne) par rapport à la projection sur un tore (distance curviligne). Nous avons choisi d'utiliser la distance curviligne dans la suite de nos travaux en dépit de sa faible plausibilité biologique afin d'éviter les effets de bord dus à l'asymétrie de la fonction de voisinage pour les neurones proches du bord de la carte.

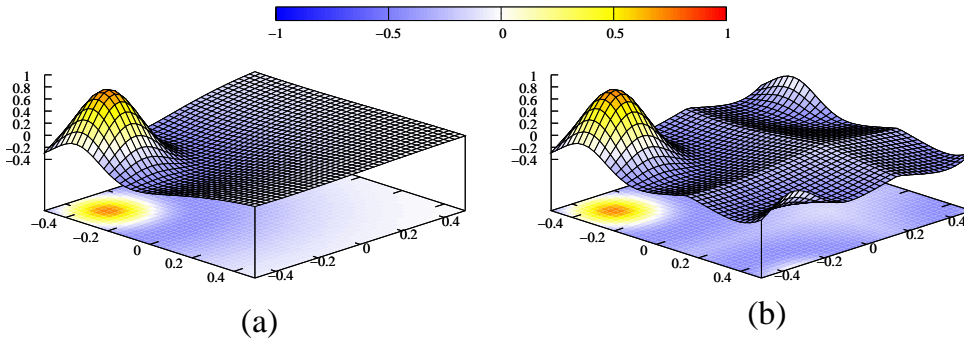


FIG. 1.10 – Fonction de voisinage d'un neurone situé en $[-0.3, -0.3]$. Elle est similaire pour tous les autres neurones. La carte comporte 30×30 neurones. a) Utilisation de la distance euclidienne par projection sur un plan. b) Utilisation de la distance curviligne par projection sur un tore. Les paramètres de la différence de gaussiennes sont $A = 1.4$, $B = 0.65$, $\sigma_a = \frac{1}{6}$ et $\sigma_b = \frac{17}{30}$.

Expérimentations

Afin de tester et observer les résultats de cette discrétisation, nous avons construit un modèle simple consistant en deux cartes dont l'une appelée INPUT sert à représenter une stimulation et l'autre appelée FOCUS implémente la version discrète des champs neuronaux, ainsi que représenté sur la figure 1.11. Les deux cartes sont composées de 30×30 neurones. La connexion entre les deux cartes est réalisée à partir de champs récepteurs gaussiens tels que pour chaque neurone (i, j) on a :

$$s(x_{ij}, t) = C \times \sum_{k,l} \exp\left(-\frac{d(x_{ij}, x_{kl})^2}{\sigma_c^2}\right) I_{kl}(t)$$

où $I_{kl}(t)$ est l'activité du neurone de INPUT de position (k, l) (on suppose ici que les deux cartes sont de même taille, mais le principe s'étend facilement) et σ_c définit la largeur du champ récepteur.

Dans la suite des expériences que nous allons présenter, nous utiliserons les paramètres suivants :

- $\frac{\tau}{\Delta t} = 1.0$ et $h = -0.05$ pour la dynamique des neurones ;
- $A = 0.12$, $B = 0.05$, $\sigma_a = 0.13$ et $\sigma_b = 0.5$ pour la fonction de voisinage ;
- $C = 0.03$ et $\sigma_c = \frac{1}{15}$ pour les champs récepteurs gaussiens.

Ces paramètres ont été choisis pour exhiber des propriétés particulières, mais d'autres choix sont possibles. Il y a de plus une conservation qualitative de ces propriétés si les paramètres varient un peu autour de ces valeurs. D'un point de vue méthodologique, certains résultats d'expériences proposent l'observation d'un certain type de comportement à partir du fonctionnement du réseau. Ce type de comportement étant difficile à exprimer analytiquement et de plus systématiquement observé, il ne nous a pas semblé utile de présenter tous les résultats sous forme de moyenne de milliers d'expériences. Seuls ceux prenant en compte l'existence d'un bruit aléatoire utiliseront une telle approche.

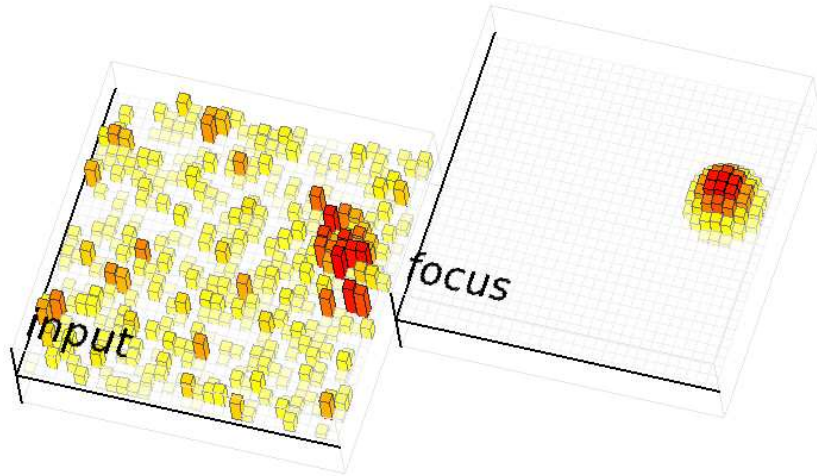


FIG. 1.11 – Le modèle est constitué de deux cartes 30×30 : la carte INPUT représentant la stimulation et la carte FOCUS implémentant un champ neuronal discret. La connexion entre les deux est réalisée grâce à des champs récepteurs gaussiens. Ici INPUT est fortement bruitée mais avec une région plus cohérente : la bulle de focus est centrée sur cette région.

→ *Robustesse à un bruit statique*

On peut observer sur la figure 1.11 la réponse d'un tel champ neuronal à une stimulation bruitée (c'est-à-dire avec des activités aléatoires) mais présentant une région fortement active. Grâce à la topologie des champs récepteurs, la bulle qui se crée dans le champ neuronal est centrée sur cette région. Pour examiner la résistance au bruit du système, nous allons considérer que la stimulation est la somme d'une gaussienne centrée en $(0, 0)$ (amplitude 1.0 et variance 0.1) et d'un bruit blanc de moyenne nulle et de variance x que nous appellerons par abus de langage *amplitude du bruit*. Cette somme est ensuite bornée pour obtenir une valeur de stimulation comprise entre 0 et 1. On peut voir sur la figure 1.12 la configuration de la carte INPUT pour différentes valeurs de l'amplitude du bruit additif. Le fait d'utiliser $(0, 0)$ comme centre n'influe pas sur le résultat, étant donnée la projection sur un tore de la fonction de voisinage.

En partant d'activités nulles dans la carte FOCUS, on peut observer au bout d'une dizaine d'itérations l'apparition d'une bulle approximativement centrée sur $(0, 0)$ et similaire à la gaussienne utilisée en entrée. Pour quantifier cette similarité, nous avons décodé la position du centre de la gaussienne dans chacune

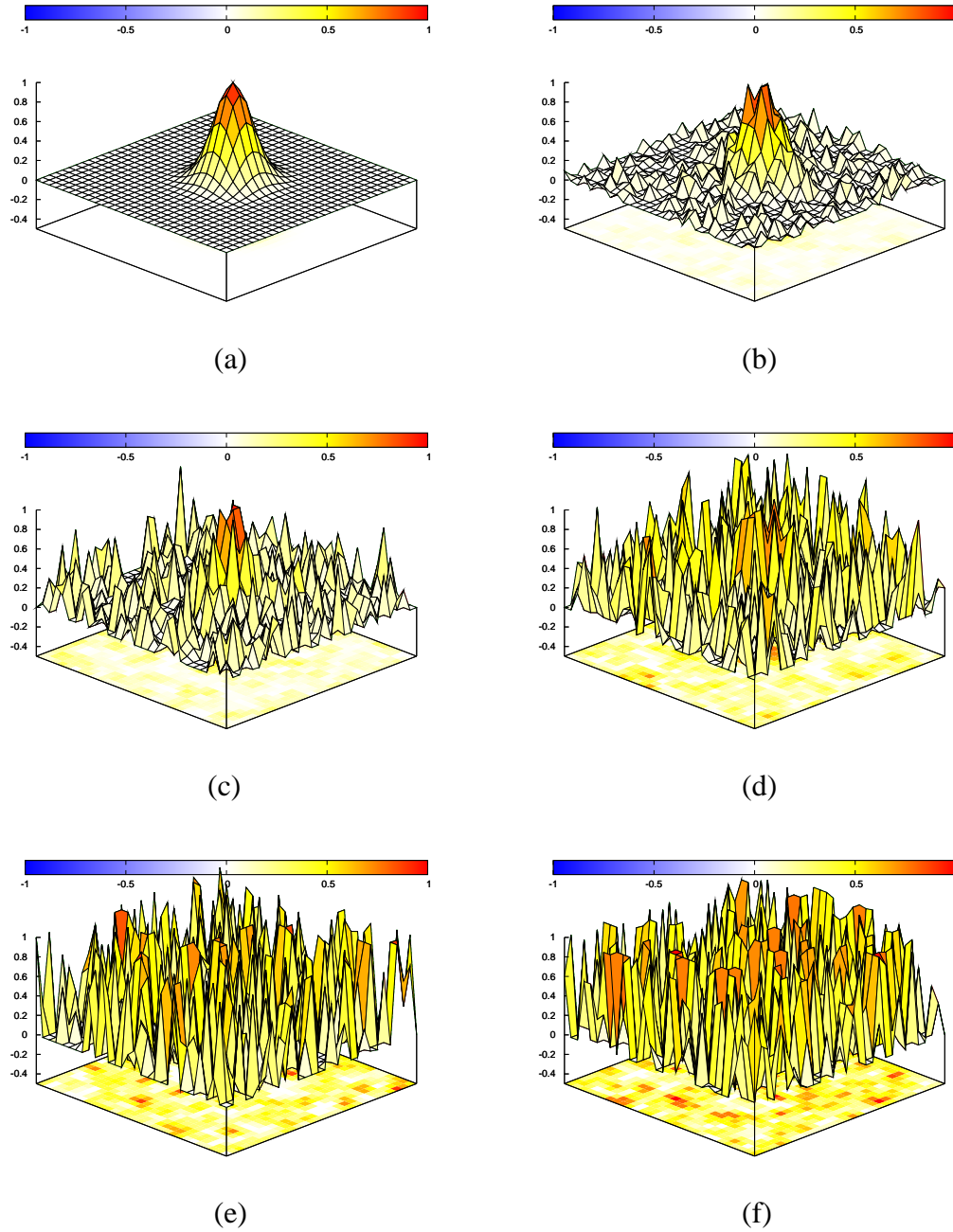


FIG. 1.12 – Activité de la carte INPUT pour différentes valeurs de l'amplitude du bruit additif. a) amplitude = 0.0 b) amplitude = 0.1 c) amplitude = 0.25 d) amplitude = 0.5 e) amplitude = 0.75 f) amplitude = 1.0

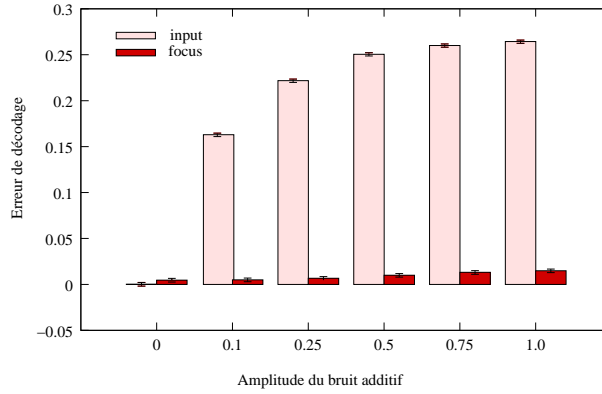


FIG. 1.13 – Erreur de décodage du centre de la stimulation en fonction de l’amplitude du bruit additif. Les valeurs obtenues sont des moyennes sur 1000 exemples différents.

des deux cartes avec une estimation linéaire classique :

$$(\hat{x}_c, \hat{y}_c) = \left(\frac{\sum_{i,j} \left(\frac{i}{n}\right) a(i, j)}{\sum_{i,j} a(i, j)} - 0.5, \frac{\sum_{i,j} \left(\frac{j}{n}\right) a(i, j)}{\sum_{i,j} a(i, j)} - 0.5 \right)$$

où $a(i, j)$ est l’activité d’un neurone de la carte considérée. On peut observer sur la figure 1.13 l’erreur moyenne de la position décodée. Lorsque le bruit est nul, la position décodée dans la carte INPUT est exactement celle de la gaussienne de départ (ce qui est normal car l’estimateur linéaire est sans biais) mais on constate que l’erreur dans la carte INPUT augmente avec le bruit du fait de la finitude de la carte (si elle était infinie, le bruit serait uniforme et n’influerait pas sur le décodage). En revanche, dans la carte FOCUS, l’erreur n’augmente que très peu, ce qui montre que les interactions latérales dans le champ neuronal induisent une propriété de robustesse au bruit statique très intéressante, par exemple pour le traitement d’image. Même si l’amplitude du bruit est plus grande que celle du stimulus gaussien, la bulle résultante se fixe sur l’endroit où l’activation est la plus spatialement cohérente. Outre le fait qu’il est distribué, ce mécanisme est ainsi plus intéressant pour des données spatialement cohérentes qu’un algorithme du type *winner-take-all* qui choisirait le neurone d’activité maximale même si elle est due au bruit.

→ *Robustesse au mouvement*

Si les champs neuronaux sont robustes au bruit lorsque la stimulation-cible est fixe, qu’advient-il lorsque cette cible se déplace ? Pour le décrire, nous avons mis en place une expérience où la cible se déplace sur un cercle de rayon 0.3 à différentes vitesses angulaires. Avec les paramètres que nous avons choisis, nous avons observé que la bulle était capable de se déplacer (de glisser) à la même vitesse que le stimulus jusqu’à un déplacement de 7° par itération, ce qui équivaut à peu près à la distance entre deux neurones diagonaux. Au delà de cette vitesse, la bulle s’effondre puis se recrée à l’endroit de la nouvelle stimulation et ainsi de suite. Il est possible de choisir des paramètres augmentant cette vitesse limite, mais au détriment de la robustesse au bruit. Les paramètres que nous avons choisis reflètent justement un compromis correct pour nos applications ultérieures des champs neuronaux. Pour le mettre en évidence, nous avons ajouté du bruit dans la carte INPUT pendant que le stimulus se déplace de 0.3° par itération. La figure 1.14 montre la trajectoire du centre de la bulle pendant plusieurs tours selon différents niveaux de bruit. Alors que cette trajectoire suit exactement celle du stimulus en l’absence de bruit, on constate qu’elle a tendance à s’en écarter aléatoirement pour les forts niveaux de bruits, mais reste quand même proche du stimulus.

→ *Continuité spatio-temporelle*

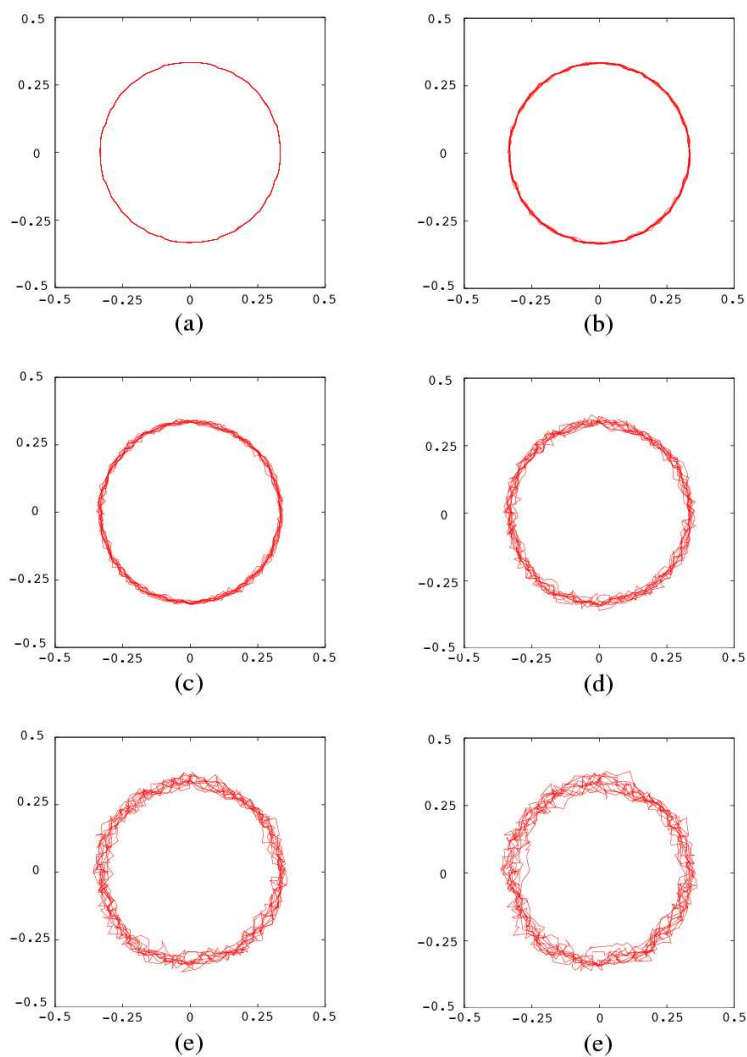


FIG. 1.14 – Interpolation de la trajectoire du centre de la bulle lors d'un mouvement circulaire avec différents niveaux de bruit. a) amplitude = 0.0 b) amplitude = 0.1 c) amplitude = 0.25 d) amplitude = 0.5 e) amplitude = 0.75 f) amplitude = 1.0

Les paramètres que nous avons choisis pour le champ neuronal ont comme particularité d'utiliser une différence de gaussienne dont la partie inhibitrice est très large et couvre tout le champ. Il en résulte que l'apparition d'une bulle d'activité en un endroit du champ provoque une stimulation négative sur le reste du champ de sorte que nous avons observé une propriété de continuité spatio-temporelle. Si l'on fait apparaître un stimulus dans *INPUT* et que l'on laisse le champ neuronal évoluer, une bulle se forme à la même position que le stimulus ; si l'on fait alors apparaître plusieurs autres stimuli à des positions différentes, la bulle reste à la même position. Tant qu'une bulle est stimulée, elle empêche toute autre bulle de se créer ailleurs sur la carte. Ceci est vrai même si les nouvelles stimulations ont une intensité plus forte que le stimulus initial : la région excitatrice de la fonction de voisinage dans *FOCUS* assure une stimulation supplémentaire qui l'emporte sur les stimulations provenant d'*INPUT*. On peut voir sur la figure 1.15 l'évolution du réseau entre l'initialisation sur un stimulus quelconque et l'ajout de stimulus distrayeurs.

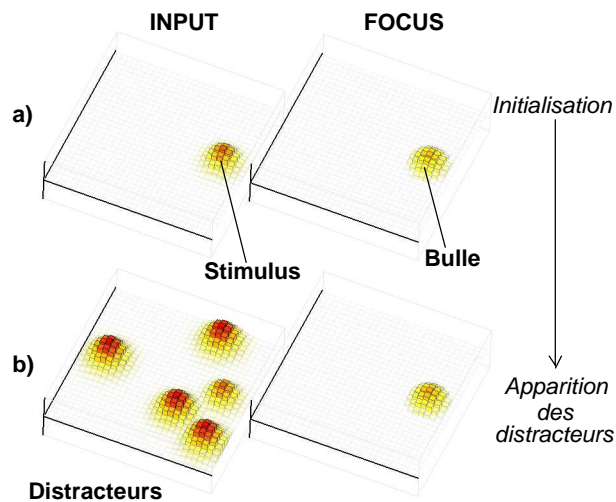


FIG. 1.15 – Evolution du modèle entre a) une phase d'initialisation où le champ neuronal crée une bulle à l'emplacement d'un stimulus gaussien (amplitude 0.8, variance 2.5) et b) une phase où des distrayeurs (amplitude 1.0, variance 3.0) apparaissent dans *INPUT*. Malgré la plus grande intensité des distrayeurs, la bulle reste centrée sur le premier stimulus. Chaque phase consiste à laisser le champ neuronal évoluer pendant 10 itérations à partir des stimulations.

Cette propriété de continuité spatio-temporelle reste vraie même si le stimulus et les distrayeurs sont en mouvement (dans les limites de vitesse précédemment décrites). Il faut toutefois que les distrayeurs restent éloignés du stimulus d'une distance de l'ordre de la largeur d'une bulle pour éviter que la bulle ne se déplace vers un distracteur. On peut voir sur la figure 1.16 la capacité du champ neuronal à rester focaliser sur un stimulus lors de l'ajout d'un nombre variable de distrayeurs. Cette propriété est à l'origine du modèle que nous présenterons dans le chapitre 4 dans la mesure où elle représente une faculté attentionnelle des champs neuronaux qui sont capables d'isoler un stimulus parmi un ensemble de distracteurs.

→ *Evaluation synchrone vs. asynchrone*

Un point important dans cette simulation numérique est le type d'évaluation des activités des neurones au sein d'un champ neuronal (voir la section 1.1). Deux types sont possibles :

- *évaluation synchrone* : à chaque instant discret t , chaque neurone met à jour son activité via ses connexions latérales en fonction des activités des autres neurones à l'instant $t - \Delta t$. Cela nécessite d'un point de vue informatique de sauvegarder toutes les activités à $t - \Delta t$ dans un *buffer* et d'écrire le résultat des calculs à t dans un nouveau *buffer* qui remplacera l'autre à l'instant $t + \delta t$.

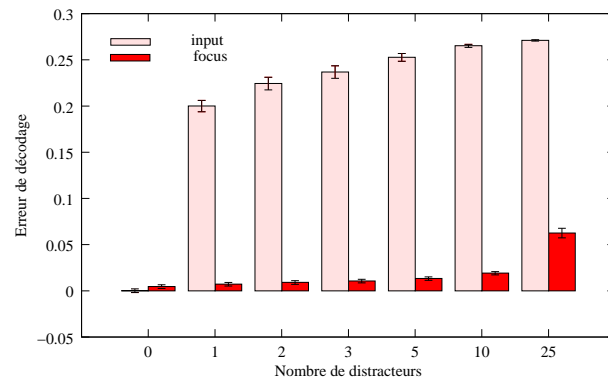


FIG. 1.16 – Evolution de l’erreur de décodage de la position d’un stimulus dans les cartes INPUT et FOCUS en fonction du nombre de distracteurs ajoutés dans INPUT. S’il n’est pas étonnant que l’erreur dans INPUT augmente très rapidement (le décodage donne le barycentre des distracteurs qui n’a aucune raison d’être centré sur le stimulus), on peut voir que le champ neuronal est capable de rester focalisé sur le stimulus en dépit d’un grand nombre de distracteurs. A partir de 25, les distracteurs sont tellement nombreux qu’ils touchent le stimulus et la bulle ne peut que glisser vers eux. Chaque résultat est une moyenne de 1000 expériences.

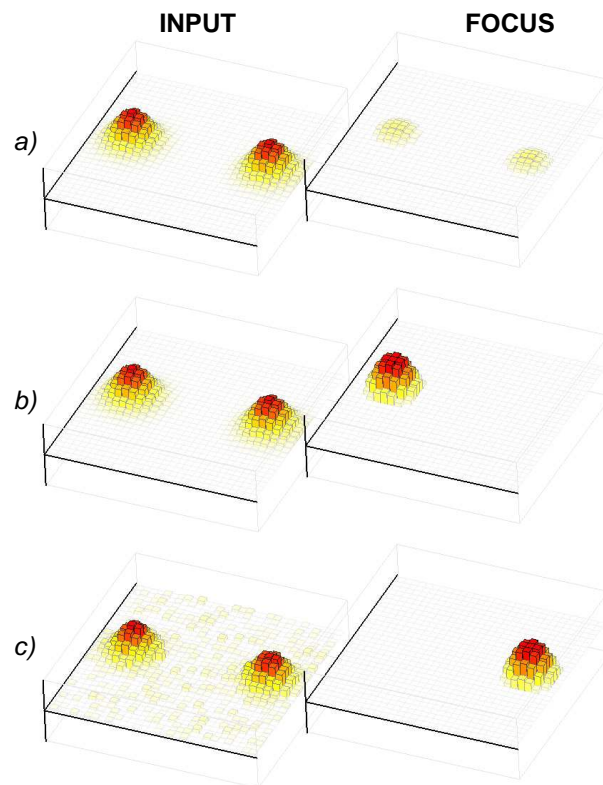


FIG. 1.17 – Comportement du champ neuronal selon le type d’évaluation. La carte INPUT comporte deux stimuli gaussiens identique en $(0.3, 0)$ et $(-0.3, 0)$. a) Évaluation synchrone : la stimulation étant symétrique à chaque itération, deux bulles d’amplitude faible se créent sur les deux stimuli. b) Évaluation asynchrone : le choix aléatoire du neurone évalué crée un avantage pour l’un de deux stimuli et une seule bulle se forme au hasard. c) Évaluation synchrone, mais avec un léger bruit (amplitude 0.05) dans la carte INPUT : le bruit suffit à briser la symétrie et une seule bulle apparaît.

- *évaluation asynchrone* : à chaque instant discret t , on évalue séquentiellement de façon aléatoire tous les neurones en considérant que l'activité des autres neurones est égale soit à leur activité à $t - \Delta t$ s'ils n'ont pas encore été évalués, soit à leur activité à t s'ils l'ont déjà été. D'un point de vue informatique, cela revient à n'utiliser qu'un seul *buffer* pour les activités et à y écrire le résultat des évaluations au fur et à mesure.

Ce choix n'est pas neutre : si l'évaluation synchrone est fréquemment utilisée dans la plupart des calculs numériques (comme la méthode des éléments finis), elle a ici un effet négatif pour nous sur la dynamique du champ neuronal. Considérons une stimulation constituée de deux gaussiennes identiques dans la carte INPUT comme sur la figure 1.17. L'activité de la carte FOCUS est initialement nulle. Si l'évaluation est synchrone, les neurones situés à l'emplacement des stimuli reçoivent exactement la même stimulation et leur interaction via les connexions latérales ne permet à aucun groupe de neurones de prendre l'avantage sur l'autre. La conséquence est que le réseau se stabilise sur deux bulles de faible amplitude à l'endroit des stimuli (figure 1.17-a). En revanche, si l'évaluation est asynchrone, il est probable que davantage de neurones situés à l'emplacement d'un des deux stimuli soient évalués avant les autres. Ils auront donc après la première itération une activité plus grande que ceux de l'autre stimulus car ceux-ci auront été inhibés lors de leur évaluation. Ce déséquilibre aléatoire a pour conséquence qu'une seule bulle de forte amplitude émergera après plusieurs itérations (figure 1.17-b). Même si l'on peut obtenir le même résultat en incorporant du bruit dans INPUT avec une évaluation synchrone (figure 1.17-c), nous avons choisi d'utiliser systématiquement l'évaluation asynchrone dans nos expériences afin de favoriser les effets stochastiques qu'elle produit et qui sont centraux par exemple pour d'autres types de neurones artificiels comme les neurones impulsifs.

Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons commencé par mettre en valeur les enjeux du calcul numérique distribué dans le contexte de la modélisation en général. Ces enjeux peuvent être pratiques, comme leur parallélisme intrinsèque qui permet de les effectuer plus rapidement sur des supports parallèles (FPGA, grappes de PC, etc.), ou bien théoriques, en ce sens qu'une approche *bottom-up* de la modélisation d'un système sur un support numérique distribué peut permettre d'observer des propriétés nouvelles, dites émergentes, qui sont difficiles à obtenir avec une approche *top-down*. Comme le sujet de cette thèse concerne des fonctions difficiles à décrire analytiquement, il apparaît que ce type de calcul, en particulier ceux à base d'automates cellulaires, est le plus approprié.

Toutefois, il existe une infinité d'automates cellulaires exhibant des propriétés intéressantes et une étude exhaustive serait, sinon impossible, en tout cas fastidieuse. Afin de guider nos recherches, le choix a été fait de se concentrer sur des automates cellulaires particuliers, les neurones, qui présentent l'avantage d'être décrits assez précisément à partir d'observations biologiques non seulement au niveau individuel, mais aussi de plus en plus au niveau des populations et de leurs interactions. Nous avons donc présenté les principales caractéristiques des neurones biologiques puis les différents formalismes de neurones artificiels qui les modélisent. Nous en avons retenu un, les neurones à champ continu, qui représente un compromis intéressant entre coût calculatoire et plausibilité biologique.

A partir de ce formalisme, il est possible de construire beaucoup de types de réseaux de neurones différents, que nous avons classés selon le type d'apprentissage qu'ils sont capables d'effectuer : l'apprentissage supervisé consiste à apprendre à reproduire une relation entre un espace d'entrée et un espace de sortie à partir d'exemples ; l'apprentissage non-supervisé consiste à réduire la dimension d'un espace avec une projection essayant de conserver sa topologie ; l'apprentissage par renforcement consiste à optimiser une fonction de récompense dans un schéma d'interaction entre un agent et son environnement. Si les réseaux de neurones classiques utilisant ces trois modes d'apprentissage sont bien documentés, l'inconvénient de la plupart d'entre eux est que leurs calculs sont indépendants les uns des autres d'un point de vue temporel. Pour pallier ce problème, nous avons introduit un paradigme différent, les champs neuro-

naux continus, qui n'est pas à proprement parler un type de réseaux de neurones mais qui présente des similitudes au niveau fonctionnel. Ses propriétés les plus originales comme le glissement dynamique et la compétition entre les stimulations représentent des phénomènes non-linéaires qui sont rarement présents dans les réseaux de neurones classiques mais qui ont été observés au niveau biologique et sont d'un grand intérêt dans les fonctions que nous voulons modéliser.

Nous avons alors utilisé une version discrète des champs neuronaux continus et observé certaines propriétés intéressantes qui ont fait l'objet d'une publication [Rougier et Vitay, 2005]. Parmi elles, on trouve la robustesse au bruit qui est d'une grande importance pour traiter des stimuli physiques (comme la vision ou l'audition), la robustesse au mouvement qui permet de traiter des signaux dynamiques tant qu'ils ont une cohérence spatiale, ou une propriété de continuité spatio-temporelle qui est une sorte de faculté attentionnelle du champ neuronal à isoler un stimulus particulier dans un espace donné. Toutes ces propriétés nouvelles font des champs neuronaux un objet d'étude particulièrement adapté à la modélisation corticale. Cette thèse s'inscrit donc dans cette optique, dans la mesure où nous allons utiliser des champs neuronaux pour construire des architectures réalisant des fonctions sensorimotrices. La bonne adéquation des champs neuronaux à la modélisation corticale permet en outre d'espérer pouvoir profiter des nombreuses données biologiques sur l'architecture du cerveau et construire un modèle qui soit biologiquement plausible à la fois au niveau neuronal, architectural et fonctionnel. Le chapitre 2 va donc présenter quelques données biologiques actuelles sur le système moteur animal (en particulier humain) pour dégager les grands flux d'informations entre les structures cérébrales et essayer d'isoler ceux qui nous intéressent.

Chapitre 2

Le système moteur

Au commencement était le verbe ! Ici je m'arrête déjà ! Qui me soutiendra plus loin ? Il m'est impossible d'estimer assez ce mot, le verbe ! Il faut que je le traduise autrement, si l'esprit daigne m'éclairer. Il est écrit : Au commencement était l'esprit !. Réfléchissons bien sur cette première ligne, et que la plume ne se hâte pas trop ! Est-ce bien l'esprit qui crée et conserve tout ? Il devrait y avoir : Au commencement était la force ! Cependant tout en écrivant ceci, quelque chose me dit que je ne dois pas m'arrêter à ce sens. L'esprit m'éclaire enfin ! L'inspiration descend sur moi, et j'écris consolé : Au commencement était l'action !

Johann Wolfgang von Goethe
Faust, 1808

Introduction

Dans le domaine de la robotique, l'architecture motrice du robot (ses moteurs, ses effecteurs, etc.) est considérée la plupart du temps comme un simple étage de bas-niveau qu'il est possible de modéliser pour y appliquer des programmes moteurs abstraits. Par exemple, la partie haut-niveau (cognitive) du système peut envoyer une commande à ce modèle du type « avance de cinquante centimètres » ou « tourne de trente degrés ». Si la modélisation du robot est suffisamment précise, ce genre d'architecture à deux étages indépendants fonctionne très bien (voir par exemple les impressionnants robots humanoïdes QRIO de Sony ou ASIMO de Honda).

La conception de la partie cognitive du système robotique semble alors facilitée par le fait qu'il n'est plus besoin de se soucier de la production du mouvement moteur mais seulement de sa préparation. Si cette approche convient particulièrement bien au courant symbolique de l'intelligence artificielle (pour qui la cognition est réductible à la manipulation de symboles représentant formellement le monde), il convient de se demander si elle n'est pas trop radicale pour la démarche connexionniste que nous avons adoptée. En effet, le connexionnisme met l'accent sur la modélisation des structures biologiques pour permettre la

simulation de leur fonction supposée. L'objet de ce chapitre est donc de regarder si une telle dichotomie entre système moteur et système cognitif est valide dans l'architecture du système nerveux central.

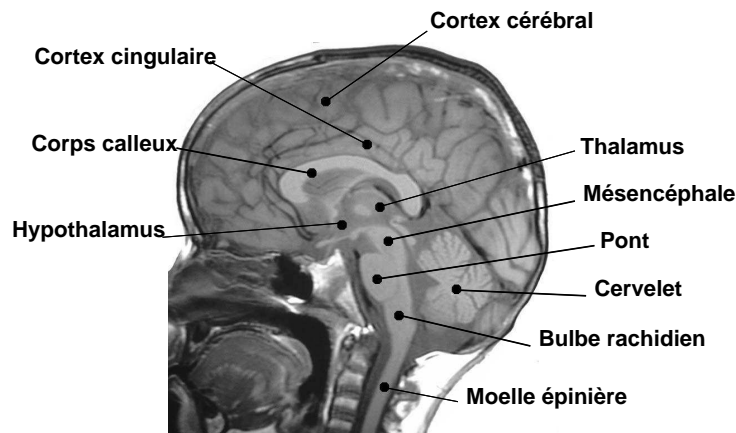


FIG. 2.1 – Coupe médiane d'un cerveau humain. On distingue notamment la *moëlle épinière* qui se prolonge dans le *bulbe rachidien* puis dans le *pont*, auquel est associé le *cervelet*. Il est surplombé par le *mésencéphale*, l'*hypothalamus* ainsi que les noyaux du *thalamus* qui fournissent la majeure partie des informations sensorielles aux deux hémisphères du *cortex cérébral* lesquels communiquent par l'intermédiaire du *corps calleux*. La partie enfouie du *cortex cérébral* est appelée *gyrus cingulaire*.

La figure 2.1 montre une coupe médiane (dans le sens de la longueur) d'un cerveau humain. Les différentes structures présentes ont la particularité d'être communes aux cerveaux de toutes les espèces dotées d'un système nerveux central, depuis les poissons jusqu'à l'homme en passant par les oiseaux ou les mammifères, certes dans des proportions et avec des fonctions qui diffèrent largement selon le niveau d'évolution mais qui conservent la même architecture relative. Il est ainsi classique de présenter cette architecture comme reposant sur trois niveaux de développement [MacLean, 1970] :

- *l'archencéphale* ou cerveau reptilien. C'est la structure la plus ancienne dans la phylogénèse du système nerveux (elle est encore prépondérante chez les reptiles, d'où son nom), comprenant une partie du tronc cérébral (bulbe rachidien, pont et mésencéphale), le cervelet, le bulbe olfactif et certains noyaux basaux comme le globus pallidus. Elle s'est développée pour assurer les fonctions vitales des vertébrés primitifs comme la respiration, le rythme cardiaque, certains réflexes (avaler, vomir), la gestion du sommeil, certains comportements moteurs élémentaires comme la fuite ou l'attaque. Elle est caractérisée par des comportements stéréotypés, compulsifs, peu susceptibles d'apprentissage.
- *le paléencéphale* ou cerveau paléomammalien ou système limbique. Cette structure s'est surtout développée chez les mammifères primitifs et est composée entre autres par l'hypothalamus, l'hippocampe, le septum, l'amygdale, certains noyaux du thalamus et le gyrus cingulaire (voir la figure 2.2). Son association avec le cerveau reptilien forme le *rhinencéphale* et assure deux fonctions majeures : 1- la manifestation des émotions se rapportant à la motivation (faim, désir sexuel, etc.) ou aux instincts de conservation ; 2- la mémoire (en particulier l'hippocampe). Elle a également des centres moteurs lui permettant d'exprimer des comportements automatiques.
- *le néencéphale* ou cerveau néomammalien. C'est la structure qui s'est le plus développée chez les primates, et en particulier chez l'homme. Elle est constituée des noyaux gris (ganglions de la base et thalamus) et du néocortex (cortex cérébral). Elle s'est développée autour du gyrus cingulaire et de l'hippocampe. Elle prend ses entrées uniquement des noyaux du thalamus mais projette des fibres sur quasiment tous les noyaux du système limbique ou reptilien, ainsi que directement dans la moëlle épinière. On lui associe la plupart des fonctions cognitives supérieures.

Ce classement a l'avantage de rendre compte de l'évolution phylogénétique du système nerveux des vertébrés, mais il faut toutefois se méfier lorsqu'on veut décrire le rôle fonctionnel d'une de ces structures

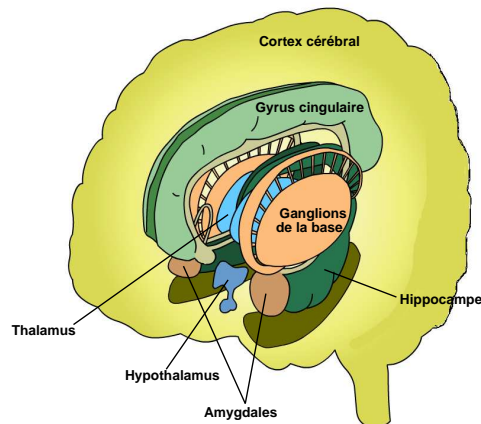


FIG. 2.2 – Principales structures du système limbique (hippocampe, hypothalamus, gyrus cingulaire, amygdales) et du néocortex (thalamus, ganglions de la base et cortex cérébral). Adapté du HOPES Brain Tutorial (<http://www.stanford.edu/group/hopes/basics/braintut/ab0.html>).

chez l'homme. Si une structure s'est développée chez un ancêtre de l'homme dans le but d'assurer une certaine fonction, il n'est pas du tout sûr que son équivalent humain assure exactement et uniquement cette fonction. En particulier, le développement d'une structure de niveau supérieur crée certes de nouvelles fonctionnalités mais modifie également le comportement des structures déjà évoluées : ainsi, l'hippocampe a joué chez les espèces primitives un rôle dans la valuation émotionnelle de l'olfaction, mais est désormais surtout impliqué chez l'homme dans les processus de mémorisation à cause de son interaction avec le cortex cérébral.

Dans la suite de ce chapitre, nous allons voir d'un point de vue fonctionnel les principales structures impliquées directement dans le contrôle moteur, ce qui nous oblige à laisser de côté des structures pourtant importantes d'un point de vue comportemental : l'hippocampe pour son rôle dans la mémorisation (voir la thèse de Nicolas Rougier [Rougier, 2000]), les amygdales pour leur rôle dans les émotions négatives et le conditionnement [LeDoux, 2000], l'hypothalamus dans la régulation hormonale, etc.

2.1 La commande des muscles

Contrôler un robot de la complexité du squelette humain serait un cauchemar pour les ingénieurs : 206 os articulés par paire et mus par plus de 600 muscles. Le système nerveux central est pourtant capable de produire les mouvements nécessaires à la survie du corps : marcher, courir, parler, regarder, attrapper des objets, rédiger sa thèse, etc. Chaque but, chaque motivation doit donc être traduit en une séquence temporelle précise d'activation de chacun des muscles concernés.

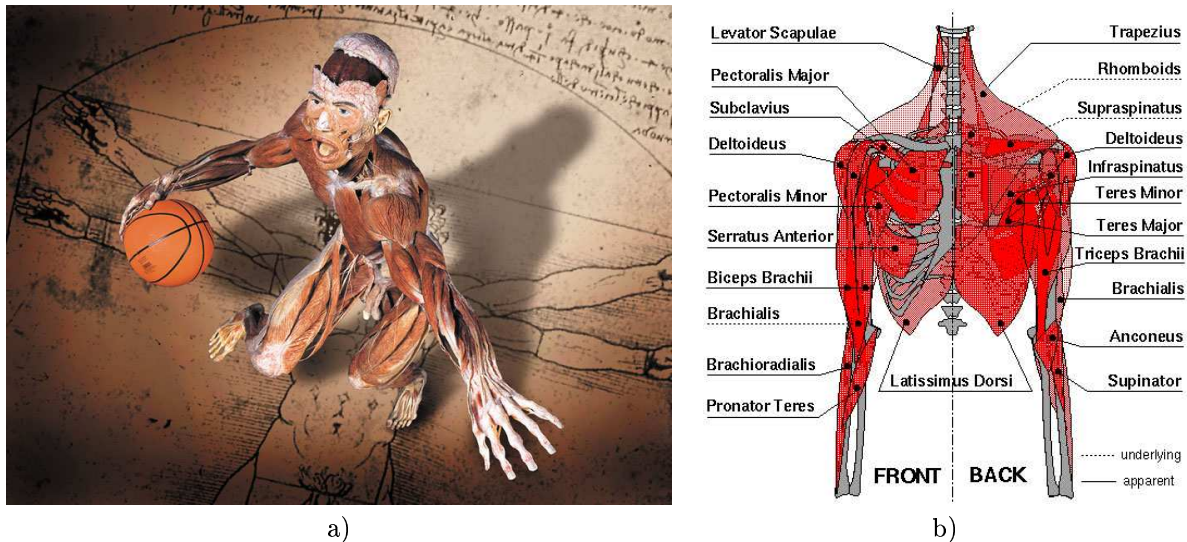


FIG. 2.3 – a) Vue d'un écorché humain. Travail de Gunther Von Hagens pour l'exposition Body Worlds (<http://www.bodyworlds.com>) . b) Musculature du bras.

Rien que le système permettant de déplacer les deux segments du bras (sans la main) par rapport à l'épaule comprend cinq os, six articulations et vingt-six muscles, comme on peut le voir sur la figure 2.3-b. D'un point de vue mécanique, ce système comporte vingt-et-un degrés de liberté (nombre de mouvements autorisés dans les articulations) tandis que chaque muscle peut participer à plusieurs degrés de liberté (ce qui rend donc dépendants entre eux ces degrés de liberté), le plus souvent en association antagoniste. Ce système est donc très redondant par rapport aux six degrés de liberté nécessaires et suffisants pour déplacer l'extrémité du bras par rapport à l'épaule et pose donc pour Bernstein [Bernstein, 1967] le problème de savoir comment le système nerveux arrive à choisir un ensemble d'activations musculaires donné parmi l'infinité de possibilités permettant d'obtenir une trajectoire donnée.

Nous décrirons dans la section 2.2 les hypothèses actuelles sur la façon dont le cortex moteur gère cette redondance, mais ici nous allons décrire comment les muscles sont commandés par les neurones de la moëlle épinière, puis comment des mouvements réflexes peuvent être produits par le tronc cérébral.

2.1.1 Les muscles

On distingue deux catégories de muscles : les muscles lisses et les muscles striés. Les muscles lisses se trouvent par exemple autour du tube digestif pour contrôler la motricité digestive ou autour des artères pour contrôler la pression artérielle. Ils sont contrôlés par le système nerveux autonome (tronc cérébral) de façon automatique et sont donc de peu d'intérêt pour l'étude de la motricité. Les muscles striés sont quant à eux responsables des mouvements des os autour des articulations et sont également appelés muscles squelettiques.

Les muscles striés sont composés de quelques dizaines à plusieurs milliers de fibres musculaires (ou myocytes) de 10 à 100 μm de diamètre et de plusieurs centimètres de long, regroupées en faisceaux. Ces fibres sont des cellules fusiformes (en forme de fuseau, allongées) et se terminent par des filaments de collagène qui forment les tendons et assurent la fixation du muscle sur l'os. Elles ont la propriété de se contracter sous l'action d'un champ électrique et de se détendre par élasticité en son absence.

Cette propriété de contraction est obtenue grâce au contact de la fibre avec une synapse d'un motoneurone situé dans la corne antérieure de la moëlle épinière. Ce contact synaptique utilise l'acétylcholine comme neurotransmetteur, ce qui fait que chaque potentiel d'action du motoneurone est transmis à la fibre qui va temporairement se contracter. La contraction permanente de la fibre n'est possible que si le motoneurone décharge de façon périodique : la fréquence moyenne de décharge du motoneurone contrôle la contraction de la fibre.

Chaque motoneurone de la moëlle épinière contacte de 100 fibres musculaires pour les muscles fins de la main à 2000 fibres pour les gros muscles de la cuisse. L'ensemble constitué par un motoneurone et les fibres qu'il contacte est appelé unité motrice. Il est à noter que les motoneurones de petite taille contactent peu de fibres (petite unité motrice) et que ceux de grande taille en contactent beaucoup (grande unité motrice). Lors de la contraction d'un muscle, ce sont d'abord les petites unités motrices qui sont activées, puis si la charge demandée au muscle augmente, les unités motrices de plus en plus grandes sont impliquées dans la contraction du muscle [Deschenes, 1989].

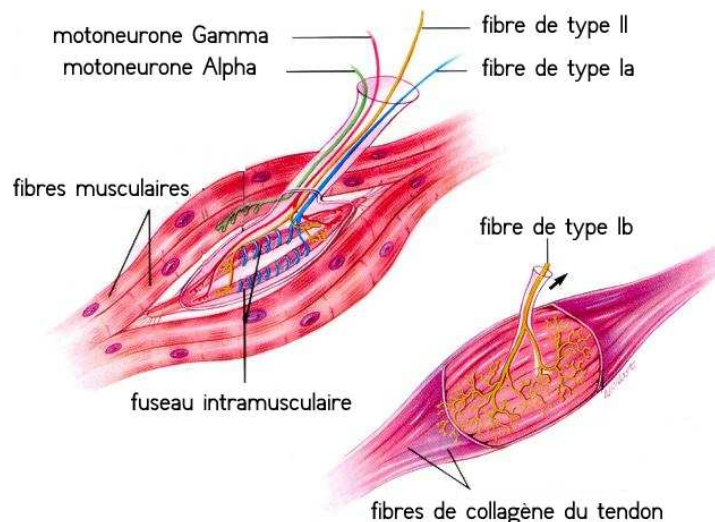


FIG. 2.4 – Schéma de quelques fuseaux d'un muscle. Outre les fibres musculaires dites extrafusales innervées par les motoneurones α et les fibres intrafusales innervées par les motoneurones γ , on note les différentes fibres sensorielles de type Ia et II sur les fuseaux intramusculaires et les fibres de type Ib dans les tendons.

On distingue toutefois deux types de motoneurones selon le type de fibres qu'ils contactent (voir la figure 2.4) :

- *motoneurones α* : ils innervent directement leur groupe de fibres musculaires et sont donc directement responsables de la force produite par le muscle.
- *motoneurones γ* : ils innervent des fibres musculaires spéciales appelées *fibres intrafusales* ou *fuseau intramusculaire*. Ces fibres ne participent pas à la contraction du muscle mais ont un rôle de régulation à cause de leur innervation sensorielle.

La contraction des fibres intrafusales entraîne une décharge des récepteurs de type Ia et II qui sont sensibles à l'étirement du fuseau. Les récepteurs de type Ia déchargent de façon phasique avec l'étirement

du fuseau (i.e. pendant la phase d'étirement, mais pas après) alors que les récepteurs de type II déchargent de façon tonique (tant que le fuseau est étiré). Cette décharge peut être provoquée soit par un étirement brutal du muscle par une cause extérieure (gravité par exemple), soit par l'activité des motoneurones γ qui contractent la fibre intrafusale.

On note également d'autres fibres sensorielles dans le muscle : les fibres de type Ib innervent les organes neuro-tendineux de Golgi dans le tendon et déchargent lors de l'étirement de ce tendon ; les fibres de type III qui sont connectées aux corpuscules de Paccini (sensibles aux stimuli vibratoires) ou à d'autres terminaisons comme celles de la nociception (douleur). Non seulement le muscle est un générateur de force et de mouvement, mais il est aussi un organe récepteur du sens appelé *proprioception*. La proprioception est souvent oubliée dans la liste de nos sens mais elle est primordiale dans l'exécution du mouvement.

2.1.2 La moëlle épinière

Les informations des fibres sensorielles remontent jusqu'à la moëlle épinière au même niveau que les motoneurones α et γ qui commandent le muscle. La moëlle épinière est un cordon blanc de 1cm de diamètre et de 50cm de long qui part de la base du tronc cérébral jusqu'au coccyx et qui est logé à l'intérieur de la colonne vertébrale. De la moëlle épinière partent de haut en bas 31 paires de nerfs rachidiens qui regroupent à la fois les axones des motoneurones et ceux des fibres sensorielles. On comprend donc que la section de la moëlle épinière à un niveau entraîne la paralysie de tous les membres en aval de la lésion : une lésion cervicale entraîne la tétraplégie alors qu'une lésion lombaire entraîne la paralysie des membres inférieurs uniquement.

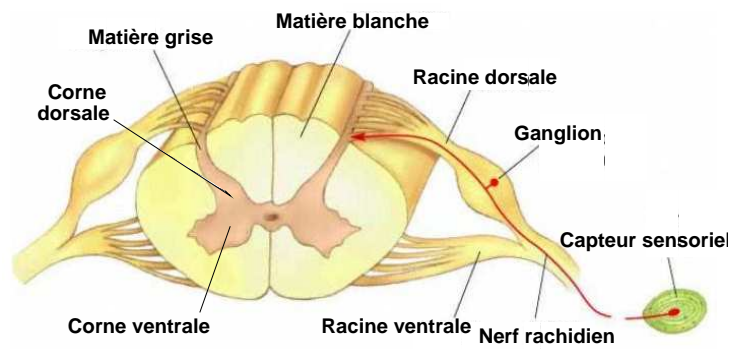


FIG. 2.5 – Coupe transversale de la moëlle épinière. On distingue les deux racines dorsale (sensorielle) et ventrale (motrice) qui forment le nerf rachidien, ainsi que les matières blanches (axones) et grises (somas des neurones) qui constituent la moëlle.

Dans la moëlle épinière circulent donc les axones des neurones du système nerveux central (de haut en bas), les axones des fibres sensorielles des muscles (latéralement et de bas en haut pour remonter au système nerveux) et les somas des motoneurones et interneurones. La partie de la moëlle épinière comportant les somas est appelée matière grise, celle comportant des axones uniquement est appelée matière blanche, comme le montre la figure 2.5. La matière grise est composée de deux cornes, l'une dorsale recevant et traitant les informations sensorielles des muscles, l'autre ventrale comportant les motoneurones.

Cette promiscuité entre motoneurones et neurones recevant l'information sensorielle permet la réalisation de circuits très rapides pouvant effectuer les principaux réflexes moteurs. Le plus simple d'entre eux est le réflexe myotatique : lorsqu'un muscle est étiré de façon externe, les fibres de type Ia déchargent de façon phasique. Leur contact mono-synaptique avec les motoneurones α du même muscle entraîne alors une décharge de ces motoneurones, ce qui a pour effet de contracter le muscle en réaction à l'étirement. Ce

mécanisme réflexe est très important pour contrer les effets de la gravité lors du maintien de la posture. C'est ce type de réflexe qui est en jeu lors du test clinique du réflexe rotulien qui consiste à percuter le tendon rotulien avec un marteau pour étirer le quadriceps et regarder si le quadriceps se contracte en conséquence.

Le réflexe myotatique permet de mieux comprendre le rôle des motoneurons γ dans la commande musculaire : lorsqu'une contraction volontaire d'un muscle est commandée par le système nerveux central, les motoneurons α et γ sont coactivés. Non seulement les fibres extrafusales se contractent, raccourcissant le muscle, mais aussi les fuseaux eux-même. S'ils ne se contractaient pas, ils seraient complètement distendus et les fibres Ia ne déchargeraient plus du tout. Pour que leur information soit utilisable même lors d'une contraction, l'activation des motoneurons γ permet de raccourcir les fuseaux et donc de les rendre à nouveau sensibles à l'étirement. Par analogie avec un ressort mécanique, on peut dire que les motoneurons γ règlent la longueur à vide du muscle et que les motoneurons α se chargent de la réduction de l'écart entre la longueur à vide et la longueur effective. On parle alors de "boucle γ " de rétroaction positive. Le fuseau intramusculaire est donc une sorte de capteur adaptatif, dont la réponse (par les fibres Ia) dépend de la commande motrice.

Si l'étirement soudain d'un muscle doit être compensé par sa contraction via les motoneurons γ , une condition nécessaire pour que cela fonctionne est d'avoir le muscle antagoniste relâché : son action sur l'articulation est opposée à celle du muscle considéré, par exemple le triceps par rapport au biceps. Son relâchement est assuré grâce au réflexe d'inhibition réciproque via un interneurone inhibiteur qui reçoit le signal des fibres Ia du muscle étiré et inhibe les motoneurons α du muscle antagoniste, provoquant ainsi son relâchement. De cette sorte, l'action de contraction du muscle étiré n'est pas contrecarrée par la contraction du muscle antagoniste. Les fibres de type Ib (qui mesurent l'élongation excessive des tendons) agissent également sur des interneurones qui inhibent les motoneurons α : c'est un réflexe de protection qui empêche d'endommager le muscle en lui imposant une charge trop élevée.

Il est intéressant de noter que les réflexes spinaux (avec ou sans interneurones) ne sont pas limités au muscle en question ou son antagoniste : dans le cas du réflexe nociceptif (détection d'une douleur par les fibres de type III), par exemple lorsque l'on marche sur une punaise, ce sont non seulement les muscles fléchisseurs de la jambe blessée qui sont excités mais également les muscles extenseurs de l'autre jambe (afin de ne pas s'écrouler). Ce réflexe engage donc de nombreux interneurones, excitateurs comme inhibiteurs, sur les deux membres, et à différents étages de la moëlle épinière. Cette architecture neurale complexe est cependant principalement innée, guidée par les gènes, bien que l'on note une évolution des réflexes chez le nouveau-né qui correspond à une myélination encore incomplète des neurones spinaux. Ces réflexes sont par définition involontaires, provoqués par la seule apparition d'un stimulus au niveau des fibres sensorielles et proportionnels à son intensité.

Plus intéressante est l'observation de comportements moteurs rythmiques de la part d'assemblées de neurones spinaux appelées *Central Pattern Generator* (CPG) [Grillner et Wallén, 1985]. Ces activités neuronales rythmiques sont observées principalement lors de l'exécution de mouvements stéréotypés et périodiques comme la marche, la nage ou la respiration chez la plupart des vertébrés. Ces mouvements complexes engageant plusieurs muscles et membres doivent être coordonnés temporellement et spatialement pour assurer l'efficacité du geste : par exemple la marche nécessite de régler finement les contractions/relâchement des muscles antagonistes des jambes, d'assurer l'opposition de phase entre les deux jambes, les mouvements du bassin, le balancement des bras, etc. Les CPG sont donc des réseaux de neurones spinaux dédiés à la production de ces mouvements par une activité endogène, i.e. indépendante des stimuli extérieurs contrairement aux réflexes. Ils sont même capables de produire cette activité rythmique *in vitro* totalement déconnectés du système nerveux central et des muscles, même si *in vivo* la proprioception joue un rôle de modulation lors de la production de l'activité [Grillner et al., 1988]. Ce sont des réseaux fortement connectés avec beaucoup de rétroaction et la possibilité d'une modulation par le système nerveux central afin de contrôler par exemple la vitesse de la marche ou la fréquence de la respiration. De nombreux travaux de modélisation des CPG ont été effectués à partir d'oscillateurs couplés dans le but de permettre la locomotion de robots [Fukuoka et al., 2003, Yuasa et Ito, 1990].

2.1.3 Le tronc cérébral

Nous avons vu que la moëlle épinière est capable de générer des comportements moteurs réflexes ou rythmiques assez complexes d'un point de vue comportemental de par le nombre de muscles ou de membres impliqués. Si ces comportements sont stéréotypés, peu adaptatifs (à part pendant le développement du nouveau-né) et involontaires, ils offrent toutefois une base de programmes moteurs qui simplifient la tâche de contrôle du système nerveux central qui peut alors moduler l'activité de la moëlle épinière sans se soucier du contrôle fin de l'activité musculaire.

Du point de vue évolutif, la structure la plus ancienne du système nerveux central impliquée dans le contrôle du mouvement est le tronc cérébral. Il est encore la structure motrice majeure chez les poissons et les reptiles, et a un rôle de régulation très important chez les espèces plus évoluées. Comme représenté sur la figure 2.6, il est composé de quatre parties principales :

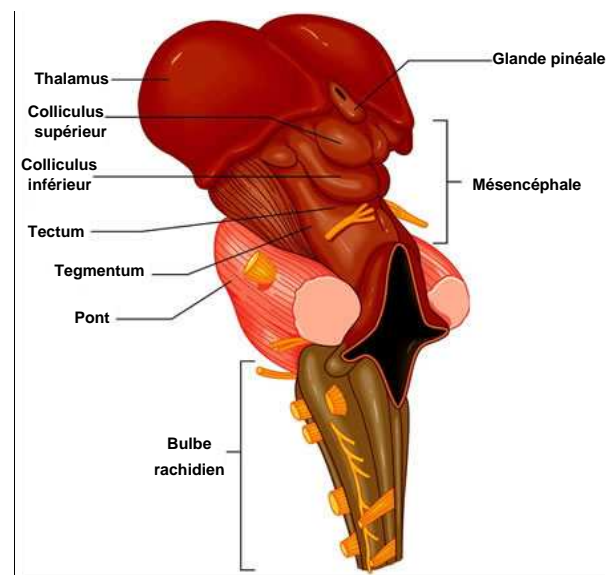


FIG. 2.6 – Vue dorsolatérale du tronc cérébral. On distingue les quatre parties principales du tronc cérébral : le bulbe rachidien, le pont, le mésencéphale (ici : tectum, tegmentum, colliculi supérieur et inférieur) et le diencéphale (thalamus, hypothalamus et glande pinéale). Le cervelet a été enlevé.

Le bulbe rachidien

Aussi appelé myélocéphale ou medulla oblongata, ce renflement est le principal lien entre la moëlle épinière et le cerveau. Il participe au contrôle de certaines fonctions inconscientes mais essentielles de l'organisme, telles que la respiration, le rythme cardiaque, la déglutition, la toux, le vomissement, la circulation sanguine et le tonus musculaire. Il contient en particulier certains noyaux du Raphé qui jouent un rôle important dans la modulation de la douleur, ainsi que le noyau olivaire qui permet de détecter les différences temporelles entre les signaux auditifs des deux oreilles pour permettre la stéréo-localisation et transmet au cervelet des informations motrices. Cinq paires de nerfs dits crâniens (identiques aux nerfs rachidiens de la moëlle épinière) partent du bulbe rachidien pour commander les mouvements de la langue, du visage et du cou, ainsi que le nerf auditif qui fournit les informations sensorielles de l'oreille interne (audition et équilibre).

Le pont

Aussi appelé protubérance annulaire ou pont de Varole, le pont comporte une bande de fibres reliant les hémisphères gauche et droit du cervelet et comprend des noyaux servant majoritairement d'interface entre le cervelet et le cortex cérébral. Leur rôle sera décrit dans la section 2.3.

Le mésencéphale

Le mésencéphale comporte trois parties distinctes : les pédoncules cérébraux (partie ventrale qui contient les axones des neurones moteurs corticaux qui descendent jusqu'à la moëlle épinière), le tectum (ou toit, qui est la face dorsale du mésencéphale) et le tegmentum (ou plancher, qui est la partie médiale). Si les pédoncules cérébraux ne sont que des lieux de passage du trait corticospinal (nom de l'ensemble des axones des neurones moteurs corticaux), le tectum et le tegmentum comportent des noyaux très importants pour la compréhension du système moteur.

tectum : il comporte en façade les tubercules quadrijumeaux ou colliculi (nom latin qui signifie collines pour dénoter l'aspect bosselé de ces quatre renflements). Les colliculi inférieurs ont une action dans l'analyse des sons en terme de niveau sonore, de variation de fréquence, de position dans l'espace. Les colliculi supérieurs agissent sur la motricité oculaire en se projetant sur les centres oculomoteurs du tronc cérébral qui contiennent les motoneurones correspondant aux six muscles de chaque œil. Ce sont des lieux d'intégration multimodale complexes : les colliculi supérieurs associent non seulement l'information visuelle issue de la rétine aux commandes motrices nécessaires pour centrer l'œil sur une cible, mais intègrent également des informations spatio-auditives (pour orienter le regard vers une cible auditive) et proprioceptives (la position des yeux dans l'orbite ou celle de la tête par rapport aux épaules). Le fonctionnement des colliculi supérieurs sera détaillé dans la section 2.2.4.

tegmentum : il comprend les principaux centres producteurs de neurotransmetteurs en direction du cortex et du diencéphale. On peut noter les plus importants d'entre eux :

- la noradrénaline (neurotransmetteur modulant l'état de vigilance et d'alerte de la totalité du cerveau), produite essentiellement par le *locus coeruleus*, un noyau situé en arrière du tractus tegmental central et qui innerve la quasi-totalité du système nerveux central.
- la sérotonine, produite dans les noyaux du Raphé qui s'étendent du bulbe rachidien au mésencéphale, le noyau rostral du tegmentum étant la principale source d'innervation sérotoninergique du système limbique et du cortex cérébral. La sérotonine a un rôle de modulation de la douleur et son alternance avec la noradrénaline contrôle les cycles du sommeil.
- la dopamine, produite par deux noyaux du tegmentum : l'aire tegmentale ventrale (VTA ventral tegmental area) et la substance noire (SN substantia nigra). VTA contacte principalement le système limbique et le cortex préfrontal alors que SN contacte surtout le *caudate striatum* des ganglions de la base. Elle est impliquée dans la sensation de plaisir, la prédiction de la récompense et le contrôle moteur. Son rôle sera plus précisément décrit dans la section 2.4.

Cette grande importance des neurotransmetteurs dans l'éveil, l'émotion, la motivation fait que toute lésion au tegmentum entraîne le coma (perte de la conscience) voire la mort. Seuls le thalamus et le tegmentum ont cette propriété d'entraîner le coma à la suite d'une lésion sélective : la lésion de toute autre structure cérébrale entraîne la perte des fonctions qui lui sont associées mais préserve l'état de conscience. Le tegmentum a également des centres moteurs, comme le noyau rouge qui permet entre autres au cervelet d'effectuer des ajustements posturaux ou de tonus musculaire.

Le diencéphale

Le diencéphale est la partie la plus haute du tronc cérébral et la plus récente évolutivement. On distingue quatre grandes parties : l'épithalamus, le subthalamus, l'hypothalamus et le thalamus.

épiphalamus : aussi appelée épiphyse ou glande pinéale, cette glande en forme de cône était considérée par Descartes comme le lieu de communication entre l'âme et les esprits animaux [Descartes, 1649]. On lui donne aujourd'hui principalement le rôle de production de mélatonine, une hormone impliquée dans les rythmes du sommeil et la reproduction.

subthalamus : le subthalamus est constitué des deux noyaux subthalamiques (NST) et de matière blanche. Il fait partie du circuit des ganglions de la base que nous présenterons dans la section 2.4.

hypothalamus : ce groupe de noyaux est très important dans le système limbique à cause de sa fonction neuro-endocrine : il est capable de transformer des messages neuronaux en hormones qui influent sur tous les organes du corps en passant dans le sang. Son association avec la glande pituitaire (ou hypophyse) assure l'homéostasie du corps (maintien de la température, du pouls, de la tension, etc.), influe sur les comportements de survie (soif, faim, fuite, agression) et fournit une base pour l'expression des émotions [Damasio, 1994].

thalamus : le thalamus est un ensemble de noyaux qui est l'unique source d'informations du cortex cérébral (hormis les neuromodulateurs du mésencéphale). La compréhension de son fonctionnement est donc indispensable pour espérer comprendre celui du cortex cérébral, mais il est plus difficilement observable que le cortex. Certains noyaux du thalamus sont purement sensoriels (les corps genouillés latéraux pour la vision, les corps genouillés médians pour l'audition, le noyau ventro-postéro-latéral pour la proprioception), d'autres purement moteurs (noyaux ventro-médian et ventro-antérieur) ou associatifs (pulvinar, noyau médio-dorsal). Ils reçoivent des entrées directement des capteurs sensoriels (le nerf optique innerve les corps genouillés latéraux), via des noyaux relais (noyau cochléaire vers corps genouillés médians) ou de structures non sensorielles comme le cervelet ou les ganglions de la base. Certains noyaux dits spécifiques sont de plus réciproquement connectés avec certaines aires corticales : un noyau thalamique spécifique envoie des fibres vers un certain nombre d'aires corticales qui en retour lui renvoient des informations. Le système spécifique du thalamus respecte donc grosso-modo la topologie du cortex (voir la section 2.2.1 et la figure 2.7).

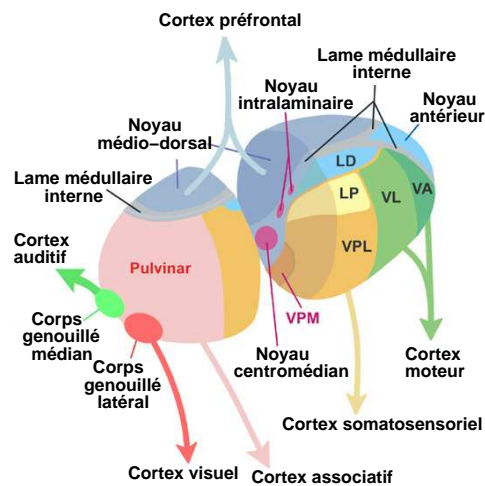


FIG. 2.7 – Principaux noyaux du thalamus et leurs efférences corticales. LD : noyau latéral-dorsal ; LP : noyau latéral-postérieur ; VPL : noyau ventro-postéro-latéral ; VPM : noyau ventro-postéro-médian ; VL : noyau ventro-latéral ; VA : noyau ventro-antérieur.

2.2 Le système moteur cortical

Dans la section précédente, nous avons vu comment les mouvements moteurs sont effectués par les muscles grâce aux motoneurons de la moëlle épinière, puis comment les différents noyaux du tronc cérébral interviennent dans le contrôle et l'ajustement de ces commandes. Nous allons maintenant décrire la principale voie de contrôle moteur volontaire du système nerveux, celle qui part du cortex cérébral. Si d'un point de vue évolutif il peut sembler bizarre de décrire le cortex cérébral avant le cervelet et les ganglions de la base, nous verrons que l'action motrice de ces deux structures consiste principalement à fournir une information plus riche au cortex cérébral. La partie motrice du cortex est donc l'étage final du calcul des mouvements volontaires, contrairement aux mouvements réflexes ou automatiques qui sont plutôt produits par les structures du tronc cérébral.

2.2.1 Le cortex cérébral

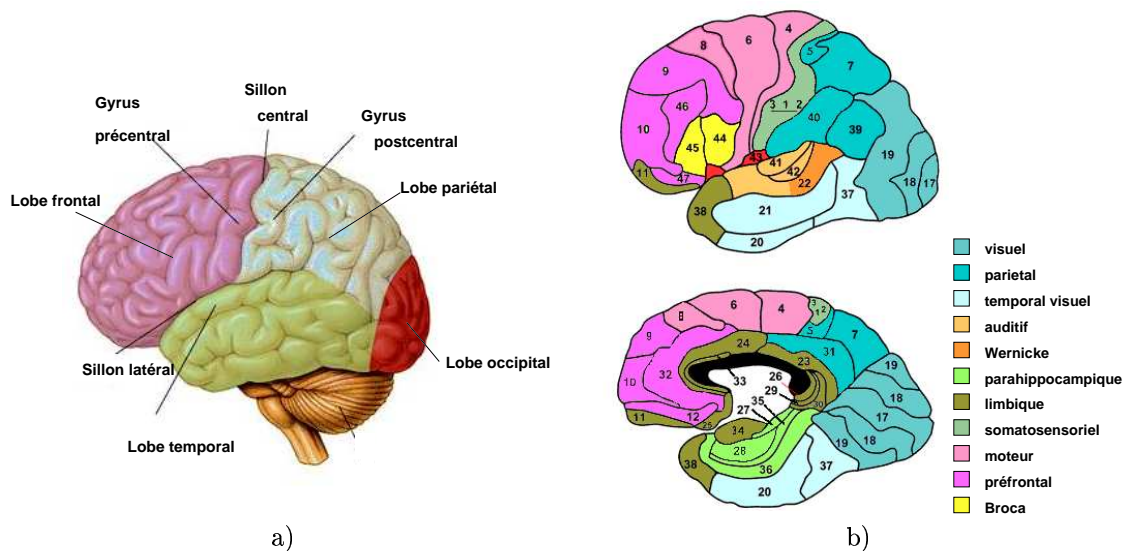


FIG. 2.8 – a) Lobes du cortex cérébral. b) Catégorisation fonctionnelle des aires cérébrales selon la nomenclature de Brodmann. En haut : vue latérale du cerveau ; en bas : coupe médiane.

Le cortex cérébral est la partie externe du système nerveux dont les sillons (sulcus) et bosses (gyrus) donnent cet aspect chiffonné au cerveau. Il est composé de deux hémisphères séparées par le corps calleux (qui est un faisceau de fibres constitué par les axones de neurones des deux hémisphères) et divisé en quatre lobes principaux : les lobes occipital, pariétal, temporal et frontal (voir la figure 2.8-a). La séparation entre le lobe frontal et le lobe pariétal est repérée grâce au sillon central (ou sulcus de Roland), tandis que le lobe temporal est situé sous le sillon latéral.

Cytoarchitecture du cortex cérébral

Ce type de catégorisation anatomique du cortex à l'aide des différents sillons (qui existent sur tous les cortex cérébraux des primates, mais dont la position varie d'un individu à l'autre) n'est pas la seule possible, ni même la plus intéressante d'un point de vue fonctionnel. On peut ainsi remarquer qu'une fois déplié, le cortex est une fine structure plate (d'où son nom d'écorce) de 3 mm d'épaisseur composée de différents types de neurones organisés en couches : on dit que le cortex cérébral a une architecture

laminaire. Le premier histologiste à décrire précisément la composition laminaire (ou cytoarchitecture) du cortex cérébral fut l'espagnol Santiago Ramón y Cajal, prix Nobel 1906 [Ramón y Cajal, 1911].

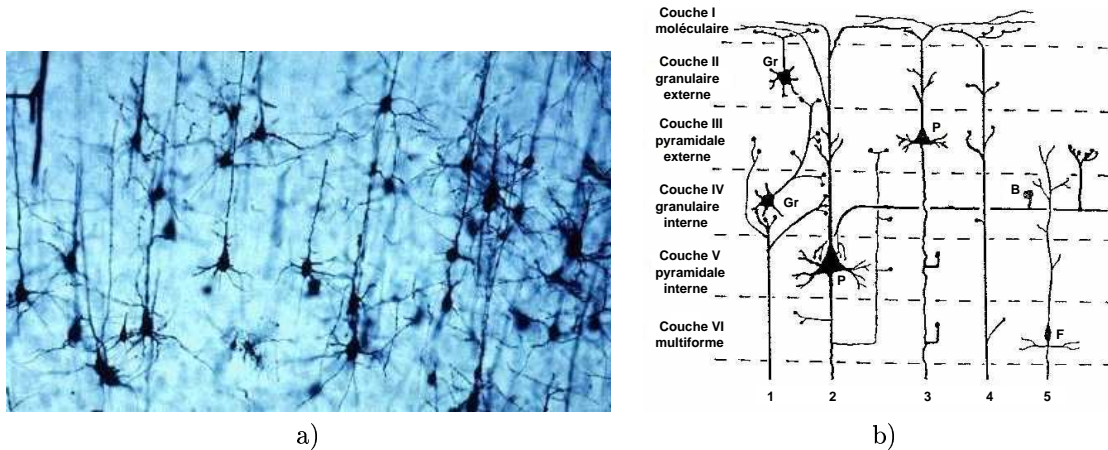


FIG. 2.9 – a) Coupe colorée du cortex moteur primaire montrant les corps des différents types de neurones. b) Vue fonctionnelle simplifiée de la cytoarchitecture du cortex moteur. On observe 4 types de neurones : les cellules granulaires (Gr), pyramidales (P), panier (B) et fusiformes (F). On distingue également 5 flux d'entrées-sorties : 1- les afférences thalamiques spécifiques ; 2- les efférences corticales ; 3- les efférences cortico-corticales ; 4- les afférences thalamiques non-spécifiques ; 5- Les efférences cortico-thalamiques.

Il a pu définir grâce à l'observation microscopique de coupes colorées corticales (voir la figure 2.9-a) que le cortex cérébral est uniformément composé de 6 couches différentes selon les cellules (dites pyramidales, granulaires, fusiformes, panier, etc.) qui les composent.

- *couche I* dite moléculaire : c'est la couche la plus externe du cortex. Elle contient essentiellement des fibres, que ce soit des axones provenant d'autres régions du cortex, ou des dendrites des neurones des couches inférieures qui les contactent.
- *couche II* dite granulaire externe : elle est composée majoritairement de petites cellules granulaires qui contactent réciproquement (i.e. les contacts synaptiques se font dans les deux sens) des parties distantes du cortex.
- *couche III* dite pyramidale externe : elle est composée majoritairement de grandes cellules pyramidales qui contactent réciproquement les parties proches (i.e. les cellules voisines) du cortex.
- *couche IV* dite granulaire interne : elle est composée majoritairement de petites cellules granulaires qui sont principalement contactées par des neurones du thalamus et transmettent cette information aux neurones des autres couches.
- *couche V* dite pyramidale interne : les cellules pyramidales qui le composent prennent leurs entrées des couches supragranulaires (I à III) et se projettent sur les structures infra-corticales du tronc cérébral ou sur la moëlle épinière.
- *couche VI* dite multiforme : composée de plusieurs types de cellules, dont les cellules fusiformes, elle reçoit le même type d'entrées que la couche V mais se projette surtout sur le thalamus.

Les neurones des différentes couches étant de plus fortement connectés verticalement (directement ou via des interneurons) et la répartition des neurones dans les couches étant plutôt périodique sur la surface du cortex, Yves Burnod [Burnod, 1989] a décrit le cortex cérébral comme une collection de *colonnes corticales* orientées verticalement, de 300 μm de diamètre et comprenant une centaine de neurones. Selon [Burnod, 1989] et [Alexandre, 1990], la colonne corticale constitue l'unité de calcul fondamentale du cortex. Sa connectivité interne lui permet de réaliser des calculs complexes (plus qu'un neurone seul) et sa connectivité externe (ses afférences et efférences) la place à la croisée de plusieurs flux d'informations (voir les flux d'entrées-sorties du cortex moteur détaillés sur la figure 2.9-b)) :

- *afférents thalamiques spécifiques* : provenant de noyaux spécifiques du thalamus et contactant principalement la couche IV.
- *afférents thalamiques non-spécifiques* : provenant de noyaux non-spécifiques du thalamus et contactant toutes les couches de la colonne.
- *efférents thalamiques* : originaires de la couche VI en direction des noyaux spécifiques..
- *efférents sous-corticaux* : originaires de la couche V.
- *afférents et efférents corticaux locaux* : en provenance et en direction de colonnes voisines sur la surface du cortex.
- *afférents et efférents corticaux distants* : en provenance et en direction de colonnes lointaines sur la surface du cortex, voire de l'autre hémisphère via le corps calleux.

On aboutit donc au modèle computationnel de la colonne corticale décrit sur la figure 2.10. Il est intéressant de noter la réciprocité des connexions entre une colonne corticale et le noyau thalamique spécifique qui lui correspond.

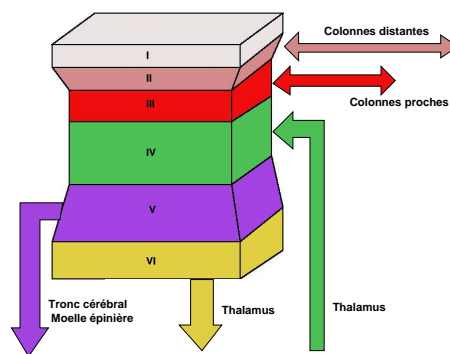


FIG. 2.10 – Schéma fonctionnel simplifié d'une colonne corticale en fonction des afférences et efférences des six couches.

Spécialisation fonctionnelle des aires cérébrales

Si ce schéma global d'organisation d'une colonne est valable sur toute la surface du cortex (on parle alors d'isocortex), il existe toutefois des différences dans l'épaisseur et la densité des couches selon l'emplacement de la colonne sur le cortex. Par exemple, le cortex visuel primaire a une couche IV très épaisse avec de nombreux neurones car il reçoit beaucoup d'afférences des noyaux visuels du thalamus (les corps genouillés latéraux) alors que sa couche V est réduite à la portion congrue. À l'inverse, le cortex moteur primaire présente une couche V développée et une couche IV réduite (le cortex moteur primaire est d'ailleurs appelé cortex agranulaire, même si la couche IV n'est pas nulle et reçoit beaucoup d'informations du cervelet via le thalamus).

Le premier à avoir remarqué que ces différences d'architecture cellulaire correspondent à des différences fonctionnelles est l'anatomiste allemand Korbinian Brodmann [Brodmann, 1909]. Il en a déduit une cartographie complète du cortex cérébral en 52 aires numérotées (voir figure 2.8-b) qui est toujours pertinente d'un point de vue fonctionnel. Depuis un siècle, certaines aires ont pourtant été subdivisées pour affiner leur rôle fonctionnel, introduisant de nouvelles notations selon les auteurs et les disciplines, ce qui rend la littérature très confuse. Par exemple, l'aire numéro 17 de Brodmann s'appelle également cortex visuel primaire (V1) ou cortex strié ; l'aire numéro 6 est aussi appelée cortex prémoteur et a été subdivisée en cinq parties fonctionnellement distinctes (ventrale, rostro-dorsale, caudo-dorsale, supplémentaire et présupplémentaire) voire six chez le singe (F2 à F7) [Luppino et Rizzolatti, 2000].

Sans aller dans le détail des fonctions des différentes aires, on peut toutefois dresser une liste des principales parties du cortex selon la modalité principale traitée. Ces fonctionnalités sont directement

liées aux afférences thalamiques reçues (voir la figure 2.7) et aux connexions intra-corticales.

Cortex sensoriels

- *cortex visuel* : reçoit les informations visuelles des corps genouillés latéraux du thalamus. Composant le lobe occipital, il comprend les cortex visuels primaire (aire 17, V1), secondaire (aire 18, V2) et d'ordres supérieurs (aire 19, comprenant V3, V4 et V5). Son rôle est principalement de décomposer l'information visuelle suivant différentes modalités comme l'orientation, la couleur, la vitesse, etc.
- *cortex somatosensoriel* : reçoit les informations proprioceptives et tactiles du noyau ventro-postéro-latéral du thalamus. Situé en arrière du sillon central, il est composé des aires 1, 2 et 3 et représente la position du corps de façon somatotopique (ce que nous verrons dans la section 2.2.2).
- *cortex auditif* : reçoit les informations auditives des corps genouillés médians du thalamus. Situé dans la partie supérieure du lobe temporal, il est constitué des aires 41 (cortex auditif primaire), 42 (cortex auditif secondaire) et la partie rostrale de l'aire 22 (circonvolution temporale supérieure ou T1).
- *cortex olfactif* : reçoit les informations olfactives de l'hippocampe. Composé de l'aire 34, on le considère comme faisant partie également du système limbique du fait du rôle de l'olfaction dans l'émotion et de l'implication de l'hippocampe dans les processus mnésiques.

Cortex moteur

- *cortex moteur* : reçoit des informations motrices des noyaux ventro-médians et ventro-latéraux du thalamus et se projette massivement sur les noyaux moteurs du tronc cérébral ainsi que dans la moëlle épinière où certains axones contactent directement les motoneurons. Il est composé du cortex moteur primaire (aire 4, M1), du cortex prémoteur (aire 6, PM) et de l'aire frontale supérieure (aire 8, aussi appelée *Frontal Eye Field* ou FEF en raison de son rôle dans l'oculomotricité). L'aire motrice primaire est symétrique du cortex somatosensoriel (voir section 2.2.2) et organisée également de façon somatotopique.

Cortex associatifs

- *cortex pariétal* : reçoit des informations multimodales du pulvinar du thalamus. La partie postérieure (aires 5 et 7) associe les aires visuelles et proprioceptives pour encoder les informations visuelles dans des référentiels spatiaux centrés sur le corps et est impliquée dans les processus attentionnels. La partie inférieure (aires 39 et 40) associe la partie supérieure avec le lobe temporal et est impliquée dans la catégorisation sémantique et l'intégration multimodale.
- *cortex temporal visuel* : principalement reliée au pulvinar du thalamus et à l'amygdale [Freese et Amaral, 2005], la partie inférieure du lobe temporal (ou cortex inférotemporal IT) est constitué des aires 37, 20 et 21, qui fonctionnellement sont mieux décrites en étant séparées en régions TEO (postérieure) et TE (antérieure). TEO joue un rôle dans l'association visio-auditive et sert de relais visuel pour TE qui est impliquée dans la reconnaissance de forme complexes (voir le chapitre 3 sur le système visuel).
- *cortex parahippocampique* : réciproquement connectée avec la formation hippocampique, cette partie interne du lobe temporal est la principale zone d'échange entre le cortex et l'hippocampe. Recevant des connexions de l'ensemble du cortex cérébral, elle est donc impliquée dans la mémorisation à moyen-terme d'informations multimodales intégrées, dites épisodiques (voir [Rougier, 2000]).
- *cortex limbique* : composé du cortex cingulaire (partie la plus ancienne du cortex, enfouie au centre du cerveau ce qui rend son étude difficile, aires 23, 24, 25, 26, 29, 30, 31, 32), du cortex orbitofrontal (aire 11) et de l'aire temporale associative (aire 38), le cortex limbique est fortement lié au système limbique (hippocampe, amygdales, hypothalamus, tegmentum) et permet de représenter les émotions vécues par l'organisme à partir des différents neurotransmetteurs émis par le système limbique ou de l'activation de ces structures. Le cortex cingulaire est la partie la plus méconnue du cortex car elle est peu accessible par les moyens d'observation (sauf par imagerie à résonance magnétique fonctionnelle IRMf). On remarque néanmoins qu'elle est impliquée dans la prédiction d'erreurs, l'évaluation des risques, les tâches cognitives mettant en jeu des aptitudes sociales, l'attention, etc. Le cortex limbique dans son ensemble joue un rôle essentiel dans la participation des émotions aux processus cognitifs les plus complexes et à la conscience de soi (voir notamment le livre d'Antonio Damasio « Le sentiment même de soi » [Damasio, 1999]).
- *aires de Wernicke et de Broca* : situées respectivement à la jonction des lobes occipital, pariétal et

temporal (partie postérieure de l'aire 22) et en avant du cortex moteur (aires 44 et 45), ces deux aires jouent un rôle capital dans la production et la compréhension du langage. L'aire de Wernicke est impliquée dans la catégorisation sémantique des mots alors que l'aire de Broca permet l'analyse de la syntaxe (elle est située juste à côté de la partie du cortex moteur qui produit les mouvements de la bouche). Ces aires sont asymétriques, c'est-à-dire qu'elles n'existent que dans un seul hémisphère (généralement le gauche).

- *cortex préfrontal* : bien que la taille relative du lobe frontal par rapport au cerveau soit identique chez l'homme et les singes [Semendeferi et Damasio, 2000], la partie préfrontale (non-motrice) occupe une place beaucoup plus importante et reçoit beaucoup plus de connexions du reste du cerveau chez l'homme [Schoenemann et al., 2005]. Son rôle dans les fonctions cognitives les plus évoluées comme le raisonnement, la planification, le langage et la mémoire à court-terme [Frezza-Buet, 1999] est principalement dû aux nombreuses connexions qu'il reçoit et envoie à toutes les parties du cortex cérébral, ainsi que les connexions réciproques qu'il forme avec les ganglions de la base (via le noyau ventro-médian du thalamus). Il est notamment très influencé par la dopamine produite par l'aire tegmentale ventrale (VTA).

Cette description modulaire de la surface du cortex tire son origine des connexions entre le thalamus et les aires concernées, ainsi que de l'étude des conséquences de lésions sélectives de ces aires. Il faut cependant se méfier de la localisation de fonctions dans des aires cérébrales : les aires sont « impliquées » ou « ont un rôle » mais ne réalisent pas la fonction comme un circuit intégré réalise une fonction entre des entrées et des sorties. Au contraire, une même aire peut être impliquée dans plusieurs fonctions différentes selon le contexte cérébral global. Pour la réalisation d'une fonction complexe comme l'attention, la mémoire, la perception consciente d'un objet, etc., il se forme des assemblées neuronales à travers tout le cerveau qui coopèrent de façon distribuée mais cohérente. C'est ce que Gerald Edelman nomme « l'hypothèse du noyau dynamique » [Edelman et Tononi, 2000] où le noyau dynamique est constitué de la coopération opportuniste de plusieurs parties d'aires cérébrales ou de noyaux thalamiques. Certaines aires, bien qu'étant plus susceptibles que d'autres de participer à un noyau dynamique grâce aux connexions qu'elles reçoivent, ne sont donc pas « le » centre où se réalise la fonction, mais un maillon de la chaîne. Si au cours de cette thèse nous n'avons pas eu le temps de pousser au bout cette hypothèse, nous avons essayé au maximum de rejeter l'idée d'associer une fonction à une aire cérébrale.

2.2.2 L'aire motrice primaire du cortex

L'aire motrice primaire (aire 4 ou M1) envoie 50% des fibres dites corticospinales qui descendent directement du cortex cérébral vers les motoneurons de la moëlle épinière. Elle est impliquée dans le contrôle volontaire des membres, en particulier les mouvements non-rythmiques et dirigés vers un but comme les mouvements de pointage, de saisie, d'orientation de la tête et du tronc, etc. Elle est située en avant du sillon central en symétrie avec le cortex somatosensoriel. Comme le montre la figure 2.11-a, la particularité de ces deux aires est qu'elles sont organisées de façon somatotopique : en descendant de haut en bas ces deux aires, les neurones rencontrés sont progressivement sélectifs d'organes différents. Ainsi, les neurones du cortex moteur primaire provoquant les mouvements de la bouche sont situés dans la partie inférieure, ceux provoquant les mouvements de la main dans la partie supérieure, ceux provoquant les mouvements de la jambe dans la partie médiale (inter-hémisphérique). De plus, chaque membre n'est pas représenté par le même nombre de neurones : ce qui compte est l'importance comportementale de ces membres, ce qui fait que la bouche, les mains (en particulier les doigts) et les pieds sont beaucoup plus représentés que le tronc ou les épaules. Plus un grand nombre de neurones est utilisé pour représenter un membre, plus son contrôle sera précis. Cette inhomogénéité des représentations corticales permet de reconstituer l'homoncule somatosensoriel (représenté sur la figure 2.11-b) qui est en quelque sorte l'image corporelle utilisée au niveau cortical.

Notons que l'aire motrice primaire du lobe gauche contrôle le mouvement des membres du côté droit du corps et vice-versa ; cette latéralisation croisée est d'ailleurs vraie pour toutes les modalités : la moitié droite du champ visuel est représentée dans le cortex visuel gauche, la proprioception droite dans le cortex

somatosensoriel primaire gauche, etc. Le croisement des fibres cérébrales (ou décussation) a lieu au niveau du bulbe rachidien, juste au dessus de la moëlle épinière.

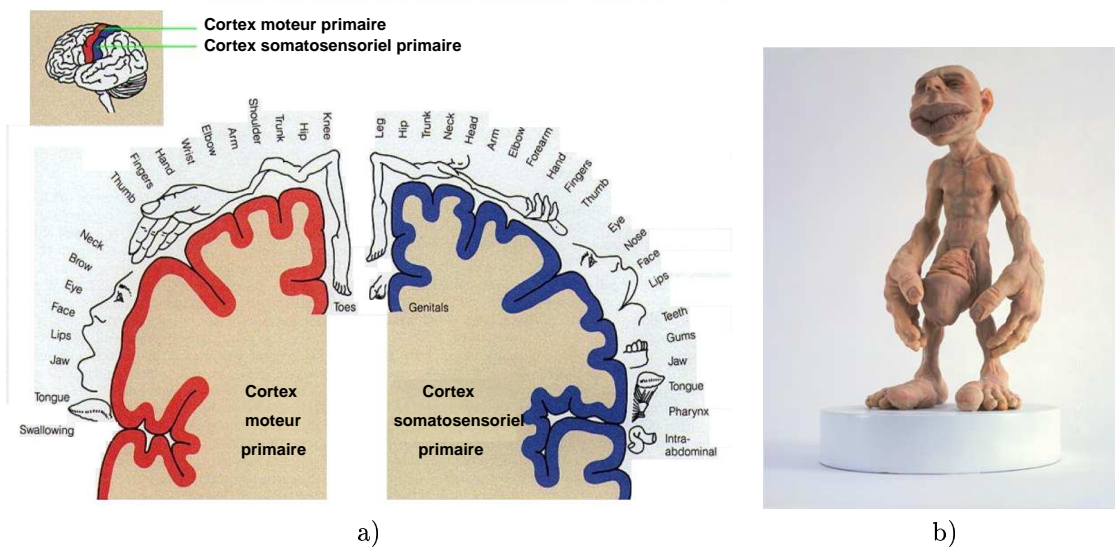


FIG. 2.11 – a) Coupe frontale du cortex moteur primaire et du cortex somatosensoriel primaire. Sont montrés en regard des neurones les organes pour lesquels ils s'activent préférentiellement. b) Vue d'artiste de l'homuncule somatosensoriel, montrant la sur-représentation corticale des mains, de la bouche, des pieds et des organes génitaux.

On peut donc dire en simplifiant que le mouvement de chaque membre est codé séparément par une population importante de neurones. La question qui se pose alors est de savoir quelle est la contribution individuelle de ces neurones au mouvement. Les premières recherches dans ce domaine avaient conclu à un contrôle direct de l'activation musculaire par M1 [Evarts, 1968], chaque neurone moteur étant responsable de la contraction d'un muscle via ses connexions avec les motoneurones de la moëlle. Toutefois, dans [Georgopoulos et al., 1982], l'équipe de A. P. Georgopoulos a réalisé une expérience contradictoire : lors de mouvements du bras planaires (coude et épaule dans un plan), les neurones du cortex moteur du singe ont montré une sélectivité large à la direction du mouvement, ce qui contredit apparemment l'hypothèse d'un contrôle direct. La courbe d'accord de ces neurones était grossièrement de forme sinusoïdale maximale pour une direction privilégiée, tandis que les directions privilégiées des neurones enregistrés étaient uniformément réparties dans l'espace. Si la décharge d'un neurone est peu prédictive de la direction du mouvement, comme le montre la figure 2.12-a, celle de la population de neurones entière l'est : la direction moyenne obtenue en sommant la direction préférée de chaque neurone pondérée par son activité est un excellent prédicteur de la direction réelle du mouvement [Burnod et al., 1992]. On appelle cette direction estimée le *vecteur de population*, et il a été prouvé qu'il est un estimateur non-biaisé de la direction réelle tant qu'un nombre suffisant de neurones est enregistré et que les directions préférées sont uniformément réparties [Georgopoulos et al., 1988, Salinas et Abbott, 1994]. On peut voir sur la figure 2.12-b la reconstruction de ce vecteur de population dans le cortex moteur primaire lors de mouvements du bras dans plusieurs directions.

La transformation entre ce codage directionnel du mouvement et l'activation des motoneurones permettant ce mouvement est rendue possible par la nature des projections corticales sur la moëlle épinière : on observe à la fois une convergence et une divergence. La convergence signifie que plusieurs neurones corticaux peuvent contacter un même motoneurone, et donc avoir la même influence sur l'unité motrice. À l'inverse, la divergence implique qu'un même neurone cortical peut contacter plusieurs motoneurones, que ce soit sur le même muscle pour en contrôler la force ou sur des muscles différents pour agir sur une direction de mouvement. C'est la notion de *synergie motrice*.

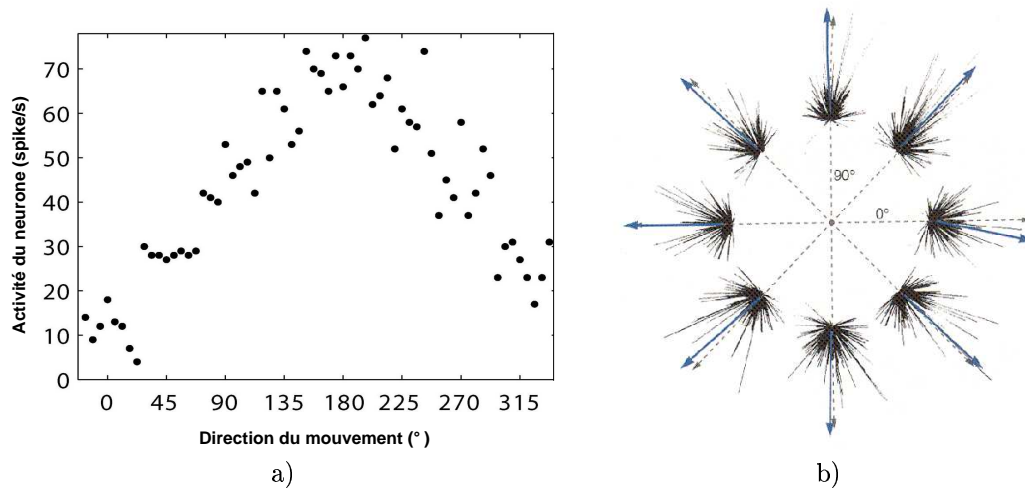


FIG. 2.12 – a). Activité mesurée (en nombres de spikes par seconde) d'un neurone du cortex moteur primaire lors de mouvements planaires du bras. Adapté de [Paz et Vaadia, 2004]. b) Activité d'une population de neurones lors de mouvements planaires. Pour chaque direction préférée d'un neurone, la hauteur du trait est proportionnelle à son activité ; le vecteur de population est représenté en bleu. Adapté de [Georgopoulos et al., 1982].

Cette découverte est à l'origine du codage par population que nous avons présenté et utilisé dans le chapitre 1. Il permet d'utiliser une population de neurones pour représenter un vecteur tout en proposant des propriétés de stabilité et de robustesse. Toutefois l'analogie avec le fonctionnement du cortex moteur a vite été mise en défaut : la courbe d'accord des neurones avec la direction du mouvement n'a été découverte que pour une position de départ du bras donnée ; si l'on fait varier la position du bras, les directions préférées des neurones changent de façon non-uniforme [Caminiti et al., 1990]. Dans l'étude de mouvements du poignet dans différentes configurations (supination, pronation et intermédiaire), Kakei et al. ont remarqué que la zone correspondante de M1 présentait trois types de neurones : des neurones dont la direction préférée ne changeait pas avec la position du poignet (référentiel extrinsèque lié au monde extérieur) ; des neurones dont la direction préférée tournait autant que le poignet (référentiel intrinsèque lié à l'articulation) ; et des neurones dont la direction préférée tournait de manière intermédiaire (référentiel intrinsèque lié aux muscles, à cause de la géométrie des muscles qui permettent les mouvements du poignet) [Kakei et al., 1999]. La notion de direction préférée d'un neurone est donc relative à la position de l'effecteur de manière non-uniforme.

Pour compliquer les choses, la direction et l'amplitude du mouvement ne sont pas les seuls paramètres corrélés avec la décharge des neurones moteurs : on trouve également la vitesse, l'accélération, la distance à la cible, la préparation du mouvement, etc. [Ajemian et al., 2001]. Pour reprendre la formule de William Thach : "...tous les types de neurones qui ont été cherchés ont été trouvés, dans des proportions à peu près équivalentes." [Thach, 1978]. Le débat est donc toujours ouvert aujourd'hui : le cortex moteur primaire encode-t-il des paramètres cinématiques de haut-niveau comme la direction ou l'amplitude du mouvement, laissant la moëlle épinière réaliser seule les transformations complexes entre ces paramètres et l'activation musculaire précise permettant de les réaliser, ou contrôle-t-il au contraire de façon plus précise cette activation ? Cela semble dépendre en partie de l'effecteur : il est remarquable que les contacts monosynaptiques entre un neurone cortical moteur et un motoneurone de la moëlle sont beaucoup plus importants dans le contrôle des mouvements fins des doigts (capacité acquise tardivement dans l'évolution) que dans les mouvements plus amples comme ceux du bras où interviennent les synergies motrices.

Un apport théorique récent et controversé est celui d'Emmanuel Todorov [Todorov, 2000] qui, à partir d'un modèle simplifié mais complet de la musculature du bras et de l'hypothèse que les neurones corticaux

contrôlent directement l'activation des motoneurones spinaux, a montré qu'il était possible de reproduire la plupart des données expérimentales sur les différents paramètres encodés dans M1 à partir de ce modèle ; c'est la complexité du système musculaire et articulaire qui induirait les propriétés corticales comme la courbe d'accord sinusoïdale autour d'une direction préférée, la dépendance à la posture et les différents référentiels observés... Ce qui doit être appris par M1 est la distribution d'activité qui minimise une fonction de coût, comme la cocontraction musculaire ou le nombre de spikes émis [Guigon et al., 2003].

Si cette hypothèse est validée expérimentalement, elle remettra en cause l'utilisation du codage par population dans les aires motrices qui avait l'avantage de la simplicité quand on l'utilisait sur des robots peu complexes. Si on veut utiliser toute la richesse du codage neuronal biologique, il faudra alors simuler le fait qu'un bras robot par exemple n'est pas juste constitué de segments reliés entre eux par des articulations commandables en position angulaire, mais qu'il est un ensemble complexe de muscles commandés séparément ou de façon synergique, en paires antagonistes, dont la force déployée varie avec sa longueur, qui sont soumis à des boucles d'asservissement spinal, etc. Le modèle de Todorov prouve que c'est possible, mais il faudrait évaluer le gain réel au niveau computationnel de cette approche, ce qui n'a pas encore été fait.

2.2.3 Le réseau pariéto-frontal

L'aire motrice primaire est donc la principale sortie motrice du cortex en ce qui concerne les mouvements précis et complexes. Si le doute subsiste sur la manière dont le mouvement y est encodé, il est clair qu'elle a besoin d'informations multimodales intégrées pour exécuter le mouvement qui correspond à l'action envisagée. Plusieurs types d'informations lui sont nécessaires : le type d'action à exécuter (préhension, orientation, déplacement, etc.) ; l'emplacement de la cible si elle existe (dans l'espace visuel, auditif, etc.) ; la position actuelle de l'effecteur. Ces informations sont réparties dans plusieurs aires cérébrales, qui couvrent une grande partie des lobes frontal et pariétal. L'exécution d'une action simple comme attraper un objet engage donc une multitude d'aires cérébrales réparties dans ce qui est appelé le *réseau pariéto-frontal* (voir la revue de [Burnod et al., 1999]). Ce réseau est caractérisé par une forte interconnexion réciproque entre les aires frontales et les aires pariétales, ce qui rend leur fonctionnement symétrique même si le lobe pariétal est plutôt à dominante sensorielle et le lobe frontal à dominante motrice. Nous décrivons plus précisément dans le chapitre 3 le fonctionnement des aires pariétales postérieures dont le rôle est d'associer les stimuli visuels avec la proprioception afin de les exprimer dans des référentiels liés aux différents effecteurs.

Relation avec le cortex somatosensoriel

L'aire motrice primaire est fortement interconnectée avec le cortex somatosensoriel qui lui est symétrique par rapport au sillon central. Les représentations somesthésiques de chaque membre ou groupe de muscles viennent moduler fortement les régions motrices correspondantes. On a ainsi une boucle d'asservissement corticale qui permet de régler finement les commandes motrice en fonction du retour proprioceptif : par exemple, cette boucle courte permet de régler la pression de la main sur un objet saisi, grâce aux capteurs de pression cutanés (boucle 1 sur la figure 2.13-a).

Les aires prémotrices

Situées immédiatement en avant du cortex moteur primaire, les aires prémotrices sont impliquées dans la préparation du mouvement et constituent la principale entrée corticale de M1. Elles comprennent l'aire 6 (constituée de l'aire prémotrice PM proprement dite et de l'aire motrice supplémentaire), l'aire 8 (constituée du champ oculomoteur frontal FEF et de son aire supplémentaire SEF) et les aires cingulaires motrices 24 et 32 (ou cortex cingulaire antérieur ACC).

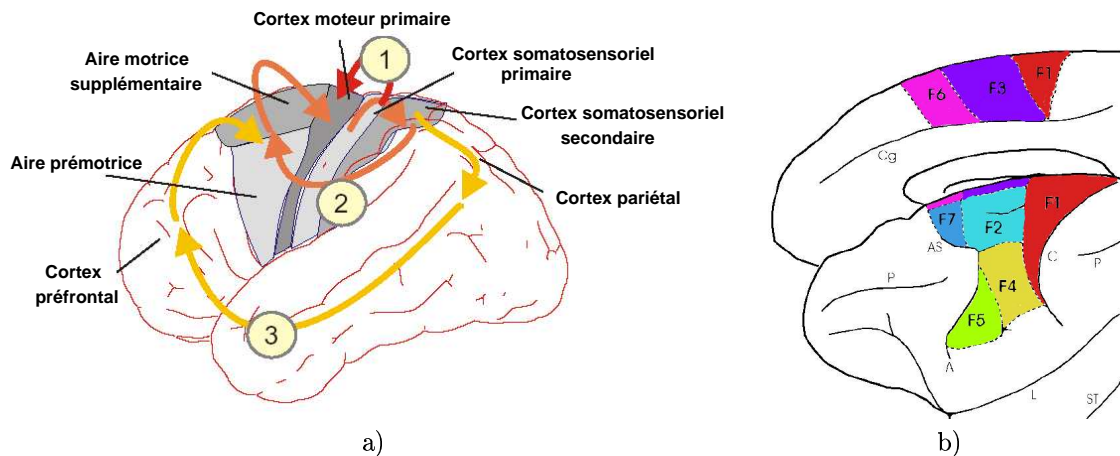


FIG. 2.13 – a) Principales boucles du réseau pariéto-frontal. (1) boucle courte entre le cortex somatosensoriel primaire et le cortex moteur primaire; (2) boucle moyenne entre les aires somatosensorielles secondaires et le cortex prémoteur; (3) boucle longue entre le cortex pariétal postérieur et le cortex préfrontal. b) Division fonctionnelle de l'aire 6 du singe (F2 à F7) d'après [Luppino et Rizzolatti, 2000]. F1 est l'aire motrice primaire.

L'aire 6 est réciproquement et fortement connectée avec les aires du sillon intrapariétal (boucle 2 sur la figure 2.13-a) et comporte trois parties fonctionnellement distinctes (voir la figure 2.13-b) :

- *cortex prémoteur dorsal* (PMd) : composé des aires F2 et F7, PMd est impliqué à la fois dans le contrôle (via son influence sur M1) et l'exécution (via ses projections sur la moëlle épinière) des mouvements des bras et des jambes. Les mouvements générés sont complexes et utilisent des synergies motrices voire des mouvements coordonnés de deux membres mais sont exécutés en direction d'une cible sensorielle (visuelle ou auditive).
- *cortex prémoteur ventral* (PMv) : composé des aires F4 et F5, PMv est surtout impliqué dans les mouvements du bras et de la bouche. Les neurones de F4 représentent l'espace visuel dans un référentiel lié à la tête ou au bras et sont majoritairement sélectifs à la direction du mouvement [Takei et al., 2001]. Les neurones de F5 semblent davantage encoder l'action de façon abstraite (attraper, saisir un petit objet, saisir un gros objet, etc.) que le mouvement réel à exécuter. Rizzolatti et al. ont même trouvé que certains neurones de F5 réagissent de la même manière lorsque le singe effectue l'action que lorsqu'il l'observe : ils ont appelé ces neurones "neurones miroir" [Rizzolatti et al., 1996].
- *aire motrice supplémentaire* (SMA) : composée de F3 et F6, SMA est impliquée dans la préparation du mouvement. F3 semble agir sur le contrôle postural qui précède le mouvement (anticiper les transferts de masse que provoquent des mouvements du bras ou de la jambe) alors que F6 est impliquée dans le contrôle temporel des actions et leur enchaînement en séquence.

En dépit de son ancienneté au niveau évolutif, le cortex cingulaire joue un rôle très important au niveau cognitif et moteur. Sa partie antérieure est très impliquée dans l'évaluation des erreurs motrices, en particulier grâce à son innervation dopaminergique par les noyaux du mésencéphale. Elle s'active notamment lors de la fameuse tâche de Stroop où un conflit entre deux modalités (classiquement la couleur et le sens d'un mot) doit être résolu : certaines théories considèrent le cortex cingulaire antérieur comme un centre exécutif moteur et émotionnel [Bush et al., 2000]. La difficulté d'accéder aux neurones de cette zone rend son rôle exact encore méconnu. L'implication de l'aire 8 dans le contrôle des mouvements oculaires sera décrite dans la section 2.2.4.

Le cortex préfrontal

Considéré comme la partie du cerveau organisant les comportements cognitifs complexes et permettant l'expression de la personnalité et des sentiments, le cortex préfrontal peut être divisé en trois parties : le cortex préfrontal dorso-latéral (dlPFC), le cortex préfrontal dorso-médian et le cortex orbitofrontal. Le cortex préfrontal dorso-médian est fortement connecté avec le cortex cingulaire et joue un rôle dans la motivation et l'initiation du mouvement. Le cortex orbitofrontal est quant à lui fortement connecté avec le système limbique ainsi qu'avec le lobe temporal et semble permettre l'évaluation des émotions et des motivations, notamment grâce à l'influence des connexions dopaminergiques des noyaux du mésencéphale. Son rôle dans la régulation des comportements sociaux est mis en valeur par l'exemple célèbre de Phinéas Cage qui, après une destruction majeure de cette aire, s'est mis à avoir un comportement violent, compulsif et tourné vers la récompense immédiate [Damasio, 1994]. Malgré l'évidence de son implication dans le comportement, son fonctionnement est encore mal connu.

Le cortex préfrontal dorso-latéral est lui davantage tourné vers l'organisation temporelle et spatiale du mouvement. La fonction majeure qui lui a été associée depuis longtemps [Jacobsen, 1936] est celle de mémoire de travail, que l'on peut définir comme la capacité à maintenir activement en mémoire des informations jusqu'à ce qu'elles soient utilisées. Ces informations peuvent être sensorielles, spatiales, verbales ou autres, mais ont la particularité de n'être utiles qu'à une tâche donnée et de disparaître une fois cette tâche effectuée. Cette mémoire est limitée dans le temps (une vingtaine de secondes) et dans l'espace (l'empan mnésique, défini comme le nombre d'informations mémorisables en même temps, est généralement compris entre 5 et 9 chez les humains). Funahashi et al. ont été les premiers à observer des neurones du dlPFC présentant une propriété essentielle à la mémoire de travail : lors d'une tâche consistant à retarder une saccade oculaire vers un stimulus brièvement illuminé, certains neurones ont montré une activité soutenue depuis la présentation du stimulus jusqu'à l'exécution de la saccade [Funahashi et al., 1989]. Chaque neurone étant de plus sélectif à l'emplacement du stimulus, l'équipe de Patricia Goldman-Rakic en a déduit que le dlPFC représente une carte mémorielle de l'espace visuel, où les objets visuels intéressants sont maintenus jusqu'à ce qu'ils soient utilisés (voir la section 4.2 pour un modèle de cette propriété).

Une conséquence de la capacité du dlPFC à mémoriser temporairement des informations est qu'elles peuvent être utilisées pour décomposer une tâche complexe en plusieurs sous-tâches, le but global ainsi que les résultats des différentes sous-tâches pouvant être maintenus en mémoire de travail [Burnod, 1989, Frezza-Buet, 1999]. Cette réalisation et mémorisation d'un plan peut se faire au niveau strictement moteur par l'organisation temporelle d'actions élémentaires (appelées boucles sensorimotrices) : par exemple, remplir un verre nécessite de coordonner des actions aussi disjointes que prendre le verre dans le placard et la bouteille dans le réfrigérateur, déboucher la bouteille, saisir le verre, incliner la bouteille, etc. Certaines étapes sont dépendantes (la bouteille doit être débouchée avant de l'incliner), d'autres non (prendre d'abord la bouteille ou le verre), ce qui fait que la réalisation d'une étape intermédiaire doit être mémorisée, ainsi que l'information spatiale qui va avec (où est la bouteille une fois sortie du réfrigérateur). Ces plans qui peuvent être complexes, adaptatifs (modifiables en cours d'exécution), récurrents (servir autant de verres que d'invités), interruptibles (reprendre le plan après avoir été dérangé par un coup de téléphone), etc., sont à la base du comportement cognitif : la production du langage, les jeux (échecs, etc.), la réflexion, la logique, l'interprétation musicale sont autant de tâches dont la planification nécessite l'intégrité du cortex préfrontal dorso-latéral. Grâce aux informations dont elle dispose à travers ses connexions avec les cortex pariétal (pour les informations spatiales), temporal (pour l'identification des objets), orbitofrontal (pour l'évaluation du but) ainsi que son influence sur le cortex prémoteur, le dlPFC est en situation idéale pour exécuter ces plans. Cependant, le mécanisme qui permet d'intégrer ces différentes informations est encore méconnu, même si le rôle des ganglions de la base décrit à la section 2.4 semble très important.

2.2.4 Les saccades oculaires

Les mouvements des yeux ont une importance particulière dans le comportement animal et bénéficient d'aires dédiées à leur contrôle. Comme on peut le voir sur la figure 2.14-a, chaque œil est contrôlé par trois paires de muscles : les muscles droits latéraux déplacent l'œil de droite à gauche, les muscles droits supérieur et inférieur le déplacent de haut en bas et les muscles obliques lui impriment un mouvement de torsion pour permettre la stabilité de l'œil lors d'inclinaisons modérées (2 ou 3 degrés) de la tête. Il y a deux modes principaux de mouvement de l'œil : les saccades oculaires sont de larges mouvements rapides (jusqu'à 800 degrés par seconde) qui peuvent amener l'œil dans n'importe quelle position orbitaire en 200 ms ; la poursuite oculaire est un déplacement continu de l'œil pour accompagner celui d'un stimulus visuel. Ces deux modes sont totalement disjoints et sont contrôlés par des noyaux du tronc cérébral différents [Keller et Missal, 2003]. Il apparaît que seules les saccades sont contrôlables de façon volontaire tandis que la poursuite n'est possible que de façon réflexe. Nous allons donc principalement nous intéresser aux saccades oculaires.

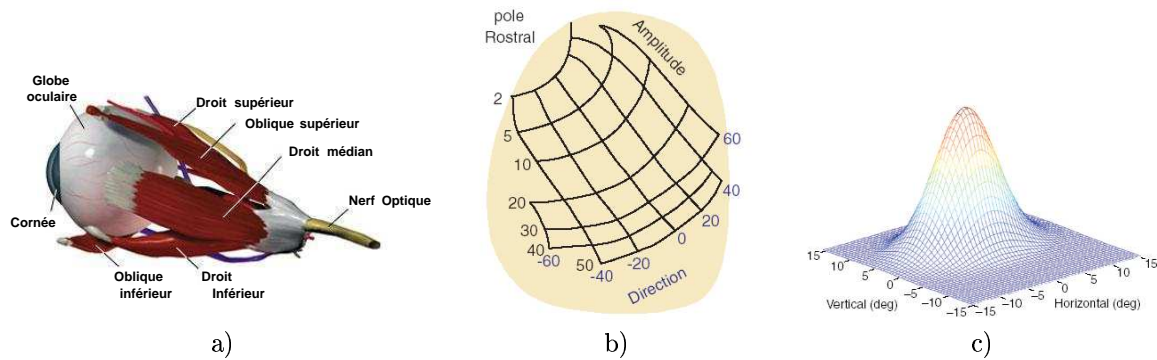


FIG. 2.14 – a) Muscles permettant les mouvements des yeux. b) Mouvements provoqués par la stimulation de la couche profonde d'un colliculus supérieur. La direction 0° correspond à un mouvement à droite ou à gauche (selon le colliculus). c) Champ oculomoteur d'un neurone de la couche profonde d'un colliculus supérieur. Les abscisses correspondent à la direction du mouvement, l'ordonnée à l'activité du neurone. Adapté de [King, 2004].

Les colliculi supérieurs

Les colliculi supérieurs (SC) du tectum jouent un rôle majeur dans l'orientation de la tête et des yeux vers les stimuli visuels, auditifs ou proprioceptifs. Chaque colliculus est composé de deux couches :

- une *couche superficielle* qui reçoit des entrées visuelles directement de la rétine ou indirectement du cortex visuel. Ces entrées visuelles sont organisées de façon rétinotopique sur la surface de cette couche, chaque colliculus recevant la moitié contralatérale du champ visuel. Cette couche se projette en retour sur le cortex visuel via le noyau pulvinar du thalamus et les corps genouillés latéraux.
- une *couche profonde* qui reçoit des entrées visuelles de la couche superficielle, auditives des colliculi inférieurs, proprioceptives du tronc cérébral, inhibitrices de la substance noire des ganglions de la base, mais aussi corticales (celles impliquées dans le contrôle oculomoteur comme frontal eye field, dlPFC et parietal eye field ainsi que les lobes temporaux et occipitaux). Elle se projette en retour sur ces aires corticales via les noyaux du pulvinar et dorsaux du thalamus, et contacte les centres oculomoteurs du tronc cérébral.

Beaucoup de neurones de la couche profonde du colliculus déchargent avant le déclenchement d'une saccade : ils commencent par décharger à basse fréquence (~ 50 Hz) pendant un temps variable, puis

montrent un pic d'activité intense (« burst » autour de 1000 Hz) 20 ms avant la saccade. Wurtz et Goldberg ont montré que le colliculus supérieur présentait un codage par population de la saccade à effectuer : les neurones du colliculus droit sont par exemple maximalement actifs pour les saccades vers le champ visuel gauche [Wurtz et Goldberg, 1972]. La direction et l'amplitude de la saccade forment les deux axes de cette carte comme noté sur la figure 2.14-b. Chaque neurone est donc associé à un champ oculomoteur assez large (représenté sur la figure 2.14-c), ce qui fait que c'est l'activité de la population entière qui permet de déterminer quelle saccade sera exécutée [Kalesnykas et Sparks, 1996].

La particularité du colliculus supérieur est que les neurones de sa couche profonde intègrent différentes modalités comme la vision, l'audition ou la proprioception dans le même référentiel oculomoteur : il réalise donc une intégration multimodale dans le but d'orienter les yeux et la tête en direction d'une cible quelconque. Si les informations visuelles rétinienne sont déjà dans le même référentiel que l'espace oculomoteur -à la déformation près-, l'intégration d'une cible auditive ou proprioceptive dans cet espace quelle que soit la position absolue de l'œil ou de la tête est déjà nettement plus difficile : les champs réceptifs auditifs et proprioceptifs des neurones doivent bouger avec l'œil ou la tête. Il a été proposé plusieurs modèles de cette intégration multimodale, comme par exemple dans [Grossberg et al., 1997].

Contrairement au cortex moteur primaire, le codage d'un mouvement oculaire dans les colliculi supérieurs à partir d'informations uniquement visuelles respecte donc le principe du codage par population. Seules la direction et l'amplitude de la saccade sont codées dans une carte bi-dimensionnelle par un burst d'activité centré sur la saccade à effectuer, les aspects dynamiques du mouvement étant gérés en aval dans les centres oculomoteurs. Si l'on met de côté l'intégration multimodale, ce modèle simple des colliculi supérieurs peut facilement être implémenté dans une application robotique.

Dans le domaine visuel, les saccades déclenchées par le colliculus supérieur proviennent soit directement de la rétine (ceci permettant des orientations réflexes et rapides du regard vers une cible visuelle), soit des aires corticales dédiées au mouvement oculaire. La réalisation ou non d'une saccade est contrôlée par une structure des ganglions de la base - la partie réticulée de la substance noire SNr - qui inhibe activement la couche profonde du colliculus. La saccade est produite quand cette inhibition s'arrête pour un court laps de temps [Hikosaka et al., 2000]. Une activation forte des neurones codant une saccade d'amplitude nulle (partie rostrale des SC) produit le même effet.

La couche superficielle des SC reçoit des informations purement visuelles (rétine et cortex visuel) mais les renvoie au noyau du pulvinar du thalamus qui les relaie à tout le cortex associatif (lobes temporal et pariétal). Le fait que la réponse visuelle des neurones de cette couche devienne beaucoup plus importante à l'endroit de la saccade qui sera effectuée lui donne un rôle central dans le système visuel et dans l'attention [Shipp, 2004].

Les aires corticales oculomotrices

Plusieurs aires du cortex cérébral ont un rôle direct ou indirect dans le contrôle du mouvement oculaire. L'aire oculomotrice pariétale (*Parietal Eye Field* PEF) chez l'homme ou aire intrapariétale latérale (*Lateral Intraparietal Area* LIP) chez le singe reçoit des informations visuelles du cortex visuel. Ses neurones encodent dans un espace oculomoteur des stimuli visuels saillants ou nouveaux quelques millisecondes avant une saccade [Gnadt et Mays, 1995]. Ils se projettent soit directement sur le colliculus supérieur, permettant ainsi des saccades réflexes sur des stimuli nouveaux (ce qui a un intérêt évolutif évident) ; soit indirectement en envoyant cette information aux champs oculomoteurs frontaux. Les neurones de LIP ont des propriétés très intéressantes, comme l'exhibition d'activité soutenue lors de saccades guidées par la mémoire [Gnadt et Andersen, 1988], l'anticipation des conséquences visuelles d'une saccade [Colby et al., 1996] et la modulation par l'attention [Colby et Goldberg, 1999]. Son rôle est principalement de transformer les signaux visuels pour les rendre exploitables par le système oculomoteur.

LIP constitue ainsi la principale source d'informations visuelles intégrées des champs oculomoteurs

frontaux (*Frontal Eye Field* FEF). Situés dans l'aire 8, ces champs jouent un grand rôle dans la production de saccades volontaires, en particulier quand la position de la cible est prévisible. Comme pour le colliculus supérieur, une stimulation électrique de neurones de FEF provoque une saccade vers une position précise de l'espace oculomoteur : FEF réalise un codage par population des saccades oculaires. FEF envoie des fibres motrices soit directement aux centres oculomoteurs du tronc cérébral, soit indirectement au colliculus supérieur. Il est également engagé dans une boucle avec les ganglions de la base qui inhibent le colliculus supérieur pour contrôler temporellement le déclenchement de la saccade. FEF est ainsi impliquée dans la mémoire spatiale à court-terme, qui permet de déclencher une saccade jusqu'à plusieurs secondes après la disparition d'une cible visuelle [Gaymard et al., 1999]. Cette propriété est principalement due aux connexions qu'il reçoit du cortex préfrontal dorsolatéral.

Une autre aire impliquée indirectement dans les mouvements oculaires est l'aire oculomotrice supplémentaire (*Supplementary Eye Field* SEF) située au dessus de FEF et qui permet la réalisation de séquences oculaires guidées par la mémoire. Elle s'active également pendant les mouvements coordonnés de l'œil et de la main, laissant penser qu'elle contrôle des programmes moteurs complexes transmis à FEF et au cortex prémoteur. Notons également l'existence d'une région du cortex cingulaire antérieur dont la destruction empêche l'exécution de toute saccade volontaire, qu'elle soit guidée par la vision ou la mémoire. Cette aire oculomotrice cingulaire (*Cingular Eye Field* CEF) semble donc être la source de la motivation pour effectuer une saccade volontaire.

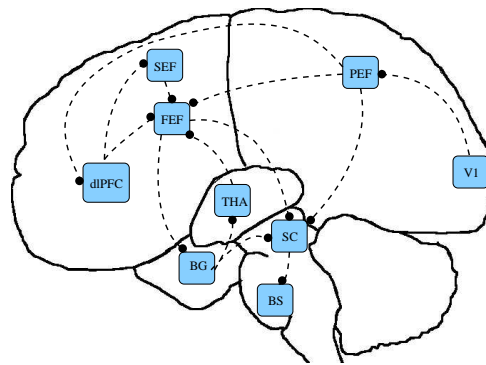


FIG. 2.15 – Différentes régions cérébrales impliquées dans le contrôle des saccades oculaires. Ne sont représentés que les flux montants (*feed-forward*. BS : noyaux oculomoteurs du tronc cérébral ; SC : colliculus supérieur ; THA : thalamus ; BG : ganglions de la base ; V1 : aire visuelle primaire ; PEF : parietal eye field ; FEF : frontal eye field ; SEF : supplementary eye field ; dlPFC : cortex préfrontal dorsolatéral.

La figure 2.15 essaie de résumer les différents flux entre les aires impliquées dans le contrôle des saccades : la projection de PEF sur le colliculus supérieur permet des saccades dirigées vers des stimuli visuels ; celle de FEF permet d'effectuer des saccades vers des stimuli prédictibles ou mémorisés ; l'influence du dlPFC sur FEF ou SEF permet la programmation de saccades mémorisées ou de séquences de saccades ; la boucle entre FEF, les ganglions de la base et le thalamus permet le contrôle temporel de la saccade.

2.3 Le cervelet

Le cervelet est une structure en forme de chou-fleur à la base du cerveau qui est impliquée dans la régulation du mouvement ainsi que dans certaines tâches cognitives. Il peut directement provoquer ou ajuster des mouvements en agissant sur les centres moteurs du tronc cérébral ou sur la moëlle épinière mais il est également engagé dans une boucle avec le cortex cérébral via le thalamus et les noyaux du pont, ce qui lui permet d'influer sur les actions motrices produites par le cortex cérébral.

2.3.1 Architecture

L'évolution du cervelet a suivi celle du cerveau dans son ensemble. On peut ainsi définir sur la figure 2.16-a trois zones fonctionnelles du cervelet qui correspondent aux trois stades d'évolution du cerveau (archencéphale, paléencéphale, néencéphale) :

- *archéocervelet* : ce lobule de forme cylindrique assure la régulation des mécanismes musculaires qui permettent le contrôle de l'équilibre à partir de signaux vestibulaires (capteurs de l'oreille interne), visuels et proprioceptifs.
- *paléocervelet* : cette partie axiale du cervelet, aussi appelée vermis, permet l'ajustement de la tonicité musculaire à partir de la proprioception en agissant sur les motoneurons γ des paires antagonistes via le noyau rouge du tegmentum.
- *néocervelet* : constitué des deux hémisphères cérébelleux latéraux, cette partie volumineuse régule le mouvement volontaire global. Il reçoit des informations multimodales d'une grande partie du cortex cérébral et envoie des informations motrices au cortex moteur pour lui permettre d'ajuster ses commandes.

Comme le cortex cérébral, le cervelet présente une architecture laminaire (en couche) et est également appelé cortex cérébelleux. Sous la surface du cervelet, outre la matière blanche, se trouvent plusieurs noyaux cérébelleux qui servent de relais de sortie aux trois zones du cortex : le noyau fastigial pour l'archéocervelet, les noyaux globulus et embulus pour le paléocervelet et le noyau dentelé pour le néocervelet.

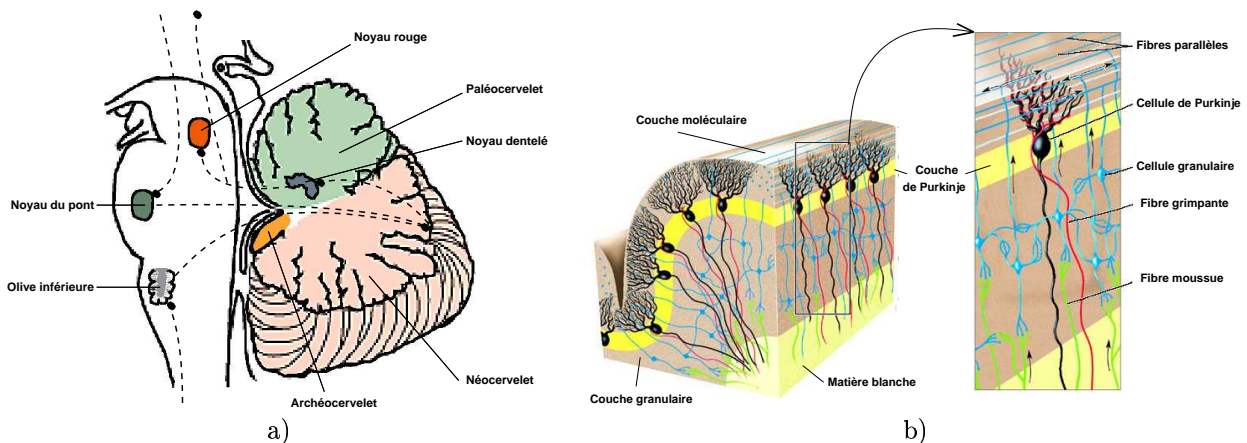


FIG. 2.16 – a) Coupe latérale du cervelet montrant sa position par rapport au pont, ainsi que ses 3 zones fonctionnelles : l'archéocervelet, le paléocervelet et le néocervelet. Les noyaux intervenant dans la boucle cortico-cérébelleuse sont aussi représentés : les axones du cortex cérébral font un relais au niveau des noyaux du pont avant de se projeter sur la surface du cervelet ; les informations proprioceptives contactent l'olive inférieure du bulbe qui se projette au même endroit du cervelet ; le cervelet inhibe alors le noyau dentelé qui se projette sur le noyau rouge et le noyau ventro-latéral du thalamus (qui contacte le cortex moteur). b) Cytologie du cortex cérébelleux. La couche granulaire reçoit les fibres moussues issues des noyaux du pont ; les cellules granulaires envoient des fibres parallèles dans la couche moléculaire ; les dendrites des cellules de Purkinje établissent des synapses avec ces fibres parallèles ainsi qu'avec les fibres grimpantes issues de l'olive inférieure.

La boucle cortico-cérébelleuse entre le cortex cérébral et le cervelet est d'une grande importance au niveau de la motricité volontaire : de vastes régions du cortex cérébral (cortex prémoteur, pariétal et temporal) se projettent sur les noyaux du pont qui contactent le cortex cérébelleux avec une grande quantité de fibres appelées *fibres moussues* (voir la figure 2.16-b). Ces fibres contactent la couche granulaire du cervelet en effectuant de nombreuses synapses avec les cellules granulaires. Les axones de ces cellules

montent dans la couche moléculaire et bifurquent en forme de 'T' pour donner naissance aux *fibres parallèles* qui courent parallèlement à la surface sur une longueur d'environ 1 à 1.5 mm dans les deux sens à partir du point de bifurcation. Ces fibres parallèles contactent alors les arbres dendritiques des cellules de Purkinje qui sont perpendiculaires aux fibres parallèles. Ainsi, chaque cellule de Purkinje établit une seule synapse avec chaque fibre parallèle qui passe au dessus d'elle (environ 200 000) tandis qu'une fibre parallèle contacte 500 cellules de Purkinje. Chaque cellule de Purkinje dispose donc d'une grande quantité d'informations d'origine corticale mais beaucoup plus redondante vu la quantité de fibres moussues et la richesse de ses contacts synaptiques. En outre, chaque arbre dendritique est fortement connecté avec une unique *fibre grimpante* (comme du lierre) issue de l'olive inférieure qui lui fournit une information proprioceptive sur l'exécution du mouvement en cours. Les axones de ces cellules de Purkinje constituent les seules efférences du cortex cérébelleux en inhibant les noyaux cérébelleux qui excitent spontanément le noyau rouge et le noyau ventro-latéral du thalamus.

Si l'on ne tient pas compte de tous les interneurons (cellules en Panier, cellules de Golgi, etc.) qui s'ajoutent à la structure précédemment décrite, il est tentant de considérer cette structure comme implémentant un perceptron à deux couches cachées (décrit dans la section 1.2.3). La couche d'entrée est alors constituée par les neurones du pont qui codent les entrées corticales, la première couche cachée est constituée par les cellules granulaires qui reçoivent les fibres moussues, la seconde couche cachée correspond aux cellules de Purkinje qui reçoivent les fibres parallèles tandis que la couche de sortie est représentée par les noyaux cérébelleux. Dans le cadre de ce modèle [Marr, 1969, Albus, 1971], le signal olivaire à travers les fibres grimpantes correspond à un signal d'erreur permettant de modifier les connexions entre les cellules de Purkinje et les fibres parallèles. Plus précisément, c'est la coactivation de la cellule granulaire et de la cellule olivaire qui diminue le poids de la synapse entre la fibre parallèle et la cellule de Purkinje : ce mécanisme appelé *long-term depression* a été découvert expérimentalement dans les années 80 par [Ito et Kano, 1982] et a confirmé la validité de la comparaison entre l'architecture du cervelet et celle d'un perceptron à deux couches cachées comportant une seule couche adaptative.

2.3.2 Fonctions

La capacité du cervelet à effectuer un apprentissage supervisé d'informations motrices précise son rôle de régulateur du mouvement. La vue classique du rôle du cervelet concerne l'ajustement des mouvements fins, ce qui est confirmé par les pathologies observées lors de son ablation où les mouvements sont saccadés, peu fluides mais aboutissent [Holmes, 1939]. Dans cette vue, le cervelet utilise les commandes motrices grossières émises lors de la préparation du mouvement par le cortex cérébral ainsi que le retour proprioceptif pour renvoyer une information plus adaptée au cortex moteur qui *in fine* exécutera un mouvement précis. Cette fonction motrice est d'autant plus critique lors de l'apprentissage d'un mouvement complexe, comme par exemple faire du vélo. Au début, l'apprentissage du geste sera péniblement effectué par de grandes zones du cortex cérébral, par essais-erreurs et approximations. Pendant ce temps, le cervelet utilise ses connexions corticales pour apprendre à reproduire les mouvements qui réussissent et petit à petit fournira directement l'information au cortex moteur qui n'a plus besoin de mettre en oeuvre toute la machinerie corticale pour effectuer cette tâche. L'apprentissage du geste moteur au niveau cortical a été en quelque sorte transféré au cervelet qui pourra effectuer le contrôle du geste de façon automatique tout en laissant le cortex cérébral libre d'exécuter une autre tâche - l'enfant qui apprend à faire du vélo y met toute son attention mais au fur et à mesure du transfert d'apprentissage il devient capable tout en roulant de parler, regarder au loin, etc.

Le cortex cérébral n'a alors qu'à initier le mouvement et le cervelet se charge de le guider finement pour effectuer la tâche. Ce mécanisme permet également d'apprendre des séquences complexes par allers-retours incessants entre le cortex cérébral et le cervelet, un peu comme un automate à états finis déroulerait une séquence de transitions à partir du (ou des) état(s) précédent(s) [Kaladjian, 1999]. L'incorporation d'interneurones comme les cellules de Golgi dans le modèle permet également de rendre compte de l'apprentissage de délais (comme dans le conditionnement pavlovien) par l'émergence d'une sorte d'horloge

interne entre ces interneurones et les cellules de Purkinje [Yamazaki et Tanaka, 2005].

Ces fonctions motrices qui, à partir d'informations sur l'état du système, son but et éventuellement un retour proprioceptif, génèrent une commande motrice adéquate, constituent le rôle le plus visible du système nerveux central : sa tâche principale est de transformer les motivations en actions. Il doit donc élaborer un modèle interne du corps qui à partir des conséquences sensorielles voulues calcule la commande motrice qui correspond. Ce type de modèle est appelé *modèle inverse* car il effectue la fonction inverse de celle du corps (qui transforme des commandes motrices en conséquences sensorielles). Le problème est que si le cerveau ne possédait que des modèles inverses du corps, ceux-ci fonctionneraient nécessairement en boucle ouverte (sans retour sensoriel) du fait des temps de latence entre l'émission de la commande motrice et le retour sensoriel (visuel, proprioceptif, etc.) au niveau des centres moteurs. A titre d'exemple, le retard entre l'information visuelle au niveau de la rétine et sa représentation corticale est de l'ordre de 100ms, ce qui rend très difficile une adaptation en-ligne des mouvements rapides du bras. Or un contrôle en boucle ouverte du mouvement rend le système très sensible aux variations externes et doit être corrigé par une forte rigidité musculaire autour du mouvement programmé, ce qui n'est pas le cas [Gomi et Kawato, 1996].

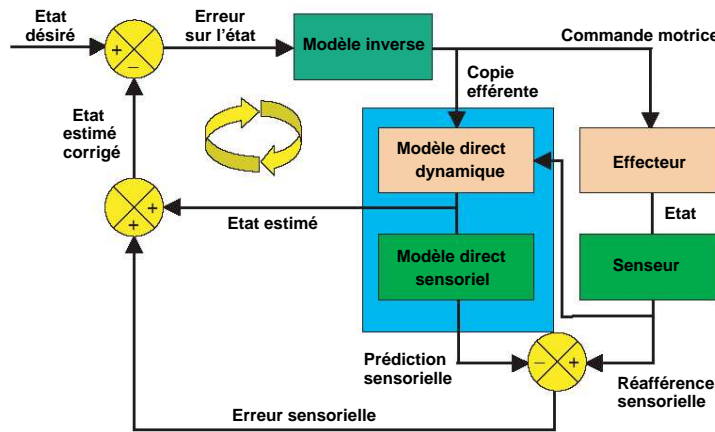


FIG. 2.17 – Prédicteur de Smith pour le contrôle moteur. Le *modèle inverse* génère une commande motrice à partir de l'état désiré et la modification de la position de l'effecteur produit des réafférences sensorielles qui permettent de corriger en-ligne l'erreur sur l'état du système (boucle externe). Le *modèle direct dynamique* permet d'estimer les changements sur l'état du système à partir des commandes motrices émises. Le *modèle direct sensoriel* pallie la longueur excessive des délais physiologiques en estimant le retour sensoriel. Adapté de [Wolpert et al., 1998].

Une solution pour que les commandes motrices fonctionnent en boucle fermée en « temps-réel » est d'utiliser des modèles internes *directs* de l'effecteur, qui prédisent les conséquences sensorielles d'une commande motrice. Ces modèles doivent fonctionner beaucoup plus rapidement que la boucle physiologique entre l'effecteur et les capteurs sensoriels et s'intègrent dans une boucle adaptative avec les modèles inverses. Wolpert et al. définissent deux types de modèles directs qui régulent un modèle inverse [Wolpert et Ghahramani, 2000]. Sur la figure 2.17, on observe que le modèle inverse produit à partir d'un état désiré (le but) une commande motrice qui agit sur l'effecteur, entraînant ainsi des modifications de l'espace sensoriel. Cette boucle étant trop longue pour permettre une adaptation en-ligne de la commande motrice, Wolpert et al. ajoutent deux modèles directs : un modèle direct dynamique qui prédit le nouvel état du système en fonction de la commande motrice émise ; et un modèle direct sensoriel qui prédit quelles seront les conséquences sensorielles du mouvement. Le modèle direct dynamique sert à simplifier la tâche du modèle inverse, qui n'a plus à planifier dès le début toute l'évolution du mouvement, mais à réagir à la différence entre l'état désiré et l'état estimé. Le modèle direct sensoriel prédit quelles seront les conséquences sensorielles (visuelles, proprioceptives, etc.) du mouvement bien avant que celles-ci soient disponibles et permet de vérifier que le mouvement se déroule correctement. L'architecture complète du

système est adaptée du prédicteur de Smith, qui est le modèle le plus utilisé en automatique pour contrôler des systèmes possédant des délais importants [Smith, 1957].

L'hypothèse de Daniel Wolpert est que le cervelet comprend à la fois le modèle inverse et les modèles directs des effecteurs qu'il prend en charge [Wolpert et al., 1998]. Les preuves de l'existence des modèles directs dans le cervelet (et surtout cette architecture en prédicteur de Smith) sont encore peu nombreuses, mais des expériences par IRMf ont montré que le cervelet s'active lors de la prédiction des conséquences sensorielles du mouvement [Blakemore et al., 2001, Kawato et al., 2003]. Le consensus est maintenant assez large pour dire que le cervelet joue un fort rôle dans la prédiction sensorielle et l'anticipation motrice. Ces fonctions prédictives ainsi que ses efférences atteignant l'ensemble du cortex cérébral (non seulement le cortex moteur, mais aussi le cortex préfrontal et le cortex pariétal [Middleton et Strick, 2000]) lui permettent également d'être impliqué dans des fonctions cognitives supérieures, comme l'anticipation des gestes d'autrui, le langage, la rotation mentale, etc. [Thach, 1996]. Il est donc important de ne pas considérer le cervelet uniquement comme une structure qui apprendrait à ajuster les commandes motrices imprécises émises par le cortex moteur, mais plutôt comme un élément essentiel du système moteur et cognitif, permettant l'évaluation des conséquences des actions, l'apprentissage de séquences motrices ou comportementales, le déroulement de plans cognitifs, etc.

2.4 Les ganglions de la base

Les ganglions de la base (BG ou noyaux gris centraux) sont une collection de noyaux sous-corticaux situés à l'avant du cerveau, sous le lobe frontal. Ils sont impliqués dans la régulation du mouvement mais, à la différence du cervelet, ils participent moins à l'ajustement fin du mouvement qu'à son contrôle temporel et à la sélection de l'action la plus adéquate. Ils sont également impliqués dans des processus plus cognitifs, comme la mémoire de travail ou l'attention.

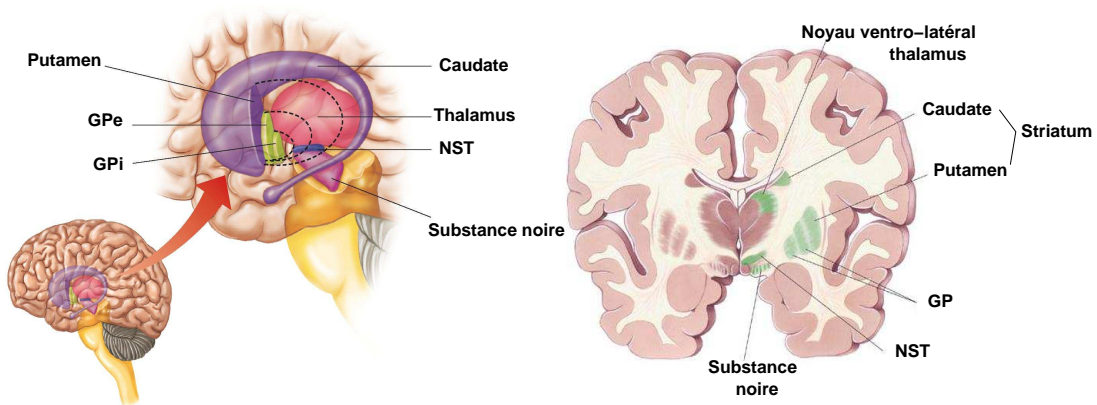


FIG. 2.18 – Noyaux des ganglions de la base. Le striatum est composé du noyau caudé (ou caudate) et du putamen. Le Globus Pallidus (GP) est constitué de deux parties fonctionnellement distinctes : la partie interne GPi et la partie externe GPe. La substance noire du tegmentum est elle aussi composée de la partie compacte (SNc) et de la partie réticulée (SNr). Les ganglions de la base comprennent en outre le noyau subthalamique (NST).

2.4.1 Architecture

Les noyaux des ganglions de la base sont fortement interconnectés mais seuls certains reçoivent des connexions du reste du cerveau et d'autres s'y projettent, établissant une sorte de structure avec des

entrées et des sorties distinctes. La connectivité interne des ganglions de la base est cependant importante à comprendre pour définir son rôle exact et son comportement dynamique. Elle est décrite sur la figure 2.18. Le *striatum* reçoit la majeure partie des afférences des ganglions de la base, en particulier du cortex cérébral. Il est composé de deux parties : la partie caudée (*caudate CD*) qui reçoit surtout des afférences du lobe frontal et le putamen qui reçoit surtout des afférences des lobes pariétal et temporal. Seuls les cortex sensoriels primaires ne se projettent pas sur le striatum. Ces projections corticales sur la surface du striatum constituent une sorte de topologie fonctionnelle : les aires corticales motrices, oculomotrices, préfrontales, limbiques et associatives se projettent sur des parties différentes du striatum [Alexander et al., 1986]. Toutefois, à l'intérieur d'un domaine fonctionnel, il peut y avoir recouvrement entre les projections de deux aires corticales : par exemple les projections de FEF et SEF sur le caudate se recouvrent pour conserver la topologie oculomotrice de ces deux cartes [Parthasarathy et al., 1992].

Indépendamment de cette parcellisation fonctionnelle, la surface du striatum est organisée en compartiments : les striosomes sont de petites zones recevant des connexions du système limbique (amygdales, hippocampe, cortex cingulaire et orbitofrontal) et se projetant de façon inhibitrice sur la partie compacte de la substance noire (*substantia nigra pars compacta SNc*) ; les matrisomes constituent le reste du striatum et reçoivent les afférences corticales ainsi que les connexions dopaminergiques du SNc [Graybiel et Ragsdale, 1978]. Les matrisomes comportent 95% de neurones épineux moyens dits « projectifs » qui reçoivent les afférences corticales sur leurs arbres dendritiques parallèles à la surface et sont modulés par les connexions dopaminergiques du SNc qui agissent sur la transmission entre ces synapses corticostriatales et le soma de ces neurones. Le SNc est lié au système limbique qui régule les émotions (la dopamine étant associée à la notion de plaisir et de récompense) et est inhibé par les striosomes.

Suivant le type de récepteur dopaminergique sur les arbres dendritiques des neurones projectifs, on observe deux types de comportements : les récepteurs de type D1 ont une influence excitatrice sur cette transmission tandis que les récepteurs de type D2 ont une influence inhibitrice. On compte également une petite population d'interneurones inhibiteurs qui reçoivent des afférences corticales et inhibent un grand nombre de neurones projectifs autour d'eux.

Selon leur type de récepteur dopaminergique, les neurones projectifs envoient des efférences inhibitrices à des structures différentes : bien qu'entremêlées, les populations de neurones projectifs à récepteurs D1 et celles à récepteurs D2 sont donc distinctes. Les neurones à récepteurs D1 se projettent sur la partie interne du globus pallidus (GPi) et la partie réticulée de la substance noire (*substantia nigra pars reticulata SNr*). Ces deux structures sont les principaux noyaux de sortie des ganglions de la base. Leurs neurones ont la particularité d'être toniquement actifs et inhibiteurs, c'est-à-dire qu'ils inhibent fortement au repos les structures qu'ils contactent. Ce n'est que lorsqu'ils sont inhibés (par le striatum ou autre) qu'ils cessent leur propre inhibition et laissent les structures visées s'activer : c'est ce principe de désinhibition qui fait que les ganglions de la base sont plus une structure de contrôle et de sélection que de préparation du mouvement. Les structures inhibées par GPi et SNr sont des noyaux moteurs du tronc cérébral, en particulier les colliculi supérieurs décrits à la section 2.2.4, et les noyaux ventro-latéral, ventro-antérieur et médio-dorsal du thalamus. Vu les connexions de ces noyaux thalamiques avec le cortex cérébral, les ganglions de la base agissent donc indirectement sur le fonctionnement des cortex moteur, prémoteur, préfrontal et inféro-temporal. De plus, les territoires de SNr et GPi influençant chaque aire corticale sont différents, reproduisant le même type de topologie fonctionnelle que le striatum [Middleton et Strick, 2000]. L'ensemble du striatum et de ces structures de sorties peut être découpé en bandes fonctionnelles : une aire corticale donnée se projette à un endroit du striatum qui inhibe le GPi/SNr et permet au thalamus de se désinhiber et donc d'exciter l'aire corticale d'origine. On a ainsi un ensemble de boucles fermées cortex → ganglions de la base → thalamus → cortex qui peuvent toutefois être influencées par des projections corticales extérieures sur le striatum.

Le chemin qui va directement de la structure d'entrée des ganglions de la base (le striatum) vers les structures de sorties (GPi et SNr) est appelé *chemin direct* (voir la figure 2.19-a). Il est lié aux neurones projectifs du striatum à récepteurs D1 et permet la désinhibition de boucles cortico-thalamiques. Les neurones projectifs à récepteurs D2 inhibent la partie externe du globus pallidus (GPe) qui est un noyau

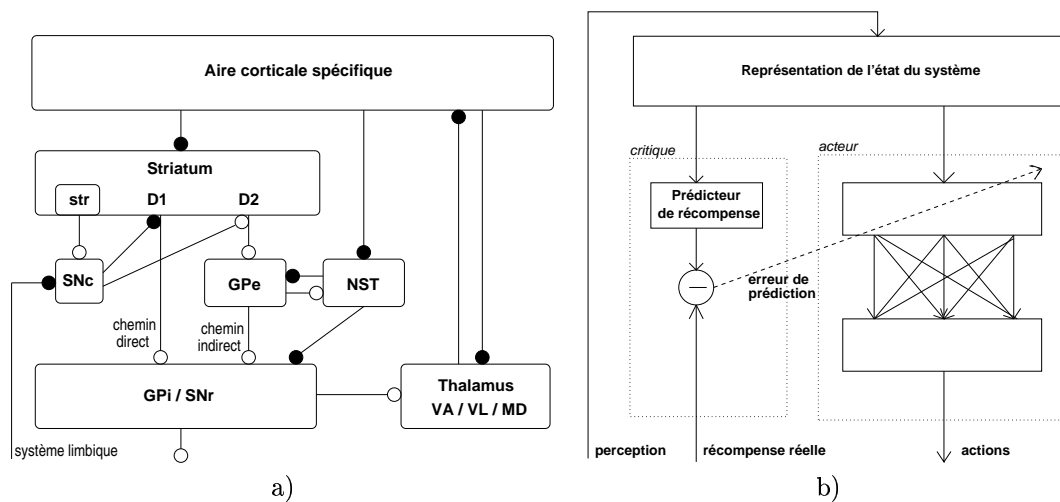


FIG. 2.19 – a) Principales connexions connues entre les noyaux des ganglions de la base, ainsi que leur action sur la boucle thalamo-corticale. Leurs connexions excitatrices sont représentées par un cercle plein, celles inhibitrices par un cercle vide. 'str' est l'abréviation de striosome. Les autres termes sont décrits sur la figure 2.18. b) Architecture du système acteur-critique d'après [Barto, 1995]. Le *critique* prédit la récompense en fonction de l'état du système et influence le fonctionnement et l'apprentissage de l'*acteur*, représenté comme une structure *feed-forward*.

interne aux ganglions de la base. GPe est toniquement actif et inhibe les structures de sortie GPi/SNr. Il y a ainsi deux inhibitions successives entre le striatum et GPi/SNr, alors que le chemin direct n'en comportait qu'une ; l'effet de ce chemin est donc inverse de celui du chemin direct en renforçant l'inhibition des structures de sortie : on appelle ce chemin *chemin indirect*. L'équilibre entre ces deux chemins aux actions opposées est par conséquent assuré par la dopamine émise par le SNc qui favorise l'un ou l'autre des chemins par la modulation du striatum. La maladie de Parkinson est d'ailleurs caractérisée par la dégénérescence des neurones de SNc et donc un déficit en dopamine, ce qui favorise le chemin indirect et provoque ainsi les symptômes de raréfaction et de ralentissement du mouvement. A l'inverse dans la maladie de Huntington, ce sont les striosomes qui dégèrent, cessant ainsi d'inhiber le SNc qui produit trop de dopamine, favorisant le chemin direct et menant à des mouvements involontaires et incontrôlables (chorée).

Le dernier noyau des ganglions de la base est le noyau subthalamique (NST). Il reçoit des connexions somatotopiques du cortex moteur ainsi que des connexions inhibitrices du GPe. Il excite en retour le GPe, le GPi et le SNr, ce qui rajoute à nouveau une boucle complexe sur le chemin indirect. Son rôle exact est encore peu connu, même si les connexions récurrentes entre GPe et STN laissent penser qu'il peut servir à l'apprentissage de séquences [Berns et Sejnowski, 1998]. Prescott et al. lui confèrent même un rôle beaucoup plus central de sélection et de contrôle des deux chemins direct et indirect [Prescott et al., 2002].

2.4.2 Fonctions

La présence de boucles parallèles, de connexions récurrentes, la modulation des boucles thalamo-corticales et l'innervation par les neurones dopaminergiques du SNc confèrent aux ganglions de la base des propriétés complexes qui permettent de réaliser plusieurs fonctions. La plus reconnue d'entre elles est la sélection de l'action la plus pertinente. Cette idée repose sur le fait que le cortex cérébral prépare plusieurs actions en fonction des stimuli présents ou non, et que seule une de ces actions doit être

effectivement déclenchée. Le choix de cette action semble effectué par les ganglions de la base, en fonction de critères comme la maximisation de la récompense obtenue après le mouvement, ou au moins l'obtention d'une récompense suffisante [Frankowska et al., 2005]. Cette récompense peut être une sensation plaisante (reconnue comme telle par le système limbique), la réalisation d'un objectif ou la conformité du résultat de l'action avec la prédiction qui en a été faite. Il apparaît que la dopamine libérée par SNc ou VTA (Ventral Tegmental Area) est corrélée avec cette notion de récompense ou de plaisir : la plupart des drogues augmentent la production de dopamine de ces noyaux. En plus de son rôle de modulation des chemins direct et indirect dans les ganglions de la base, la dopamine libérée par SNc encourage donc à effectuer l'action qui apporte le plus de plaisir ; elle module l'apprentissage des connexions entre le cortex et le striatum en renforçant les associations qui ont conduit à une action satisfaisante [Calabresi et al., 1992].

Toutefois, les noyaux dopaminergiques ne signalent pas seulement l'arrivée d'une récompense, mais apprennent également à l'anticiper. Dans [Schultz et al., 1992], Schultz et ses collègues ont conditionné des singes à associer l'illumination d'une lampe avec la délivrance d'un jus de fruit (la récompense). Au début de la tâche, les neurones de SNc s'activent à l'instant de l'arrivée du jus de fruit, mais au fur et à mesure de l'apprentissage ils déchargent de plus en plus tôt, jusqu'au moment de l'allumage de la lampe. Ce conditionnement pavlovien simple montre que la perception de la lampe constitue une prédiction de la récompense, ce qui est signalé par l'activation de SNc. Cette capacité d'anticipation de SNc est liée aux nombreuses connexions qu'elle reçoit du système limbique, ce qui en fait plus une structure terminale de la prédiction de récompense que le lieu réel de son calcul. Cette architecture avec une structure prédisant la récompense associée à une action (le SNc et les striosomes) et une structure contrôlant l'action en fonction de cette prédiction (le reste des ganglions de la base) est analogue à l'architecture acteur-critique proposée par A. Barto [Barto, 1995] devenue classique dans le domaine de l'apprentissage par renforcement (voir la figure 2.19-b ainsi que la section 1.2.3 du précédent chapitre). De nombreux modèles de sélection de l'action utilisant cette analogie entre l'architecture des ganglions de la base et la méthode acteur-critique ont été produits depuis une décennie, citons notamment [Suri et Schultz, 1998, Girard, 2003, Gurney et al., 2004].

Outre cette fonction de sélection de l'action la plus pertinente d'un point de vue maximisation de la récompense, les ganglions de la base jouent également un rôle dans le contrôle temporel de l'action grâce à l'inhibition qu'ils exercent en permanence sur les centres moteurs. En particulier dans le cas des saccades oculaires, l'inhibition tonique de SNr sur les colliculi supérieurs empêche les mouvements de l'œil tant que l'équilibre entre chemin direct et indirect n'est pas en faveur du chemin direct. Ce passage peut être très rapide, ce qui permet un contrôle fin de l'instant de la saccade [Hikosaka et al., 2000]. Cette propriété est surtout critique dans le cas des saccades guidées par la mémoire ou dans les tâches de type Go-NoGo où l'obtention d'une récompense par la réalisation d'une saccade est conditionnée par l'apparition d'un stimulus donné [Dominey et al., 1995].

L'intégration des BG dans une boucle thalamo-corticale, ainsi que les connexions récurrentes entre GPe et NST laissent penser qu'ils ont un rôle dans l'apprentissage et la restitution de séquences. Les lésions des BG ou la maladie de Parkinson provoquent un déficit plus marqué de l'exécution de séquences motrices que de l'exécution d'une action simple [Aldridge et al., 2004]. Par analogie avec un automate à états finis, les ganglions de la base permettraient d'apprendre les transitions entre deux états représentés au niveau cortical (en particulier SMA pour les mouvements moteurs). Des modèles d'apprentissage de séquence reposent sur la connectivité interne des BG [Berns et Sejnowski, 1998] ou sur la coopération entre boucles thalamo-corticales [Nakahara et al., 2001].

La projection indirecte de GPi sur le cortex préfrontal est un indice de l'implication des BG dans les processus cognitifs habituellement attribués à cette zone, en particulier dans la mémoire de travail [Goldman-Rakic et Friedman, 1991]. Les déficits cognitifs liés à la maladie de Parkinson ainsi que la similitude des symptômes en cas de lésions des ganglions de la base ou du cortex préfrontal montrent que ces deux structures travaillent en coopération pour effectuer des tâches cognitives. Une hypothèse actuelle sur le rôle des ganglions de la base dans la mémoire de travail est celle de *selective gating*

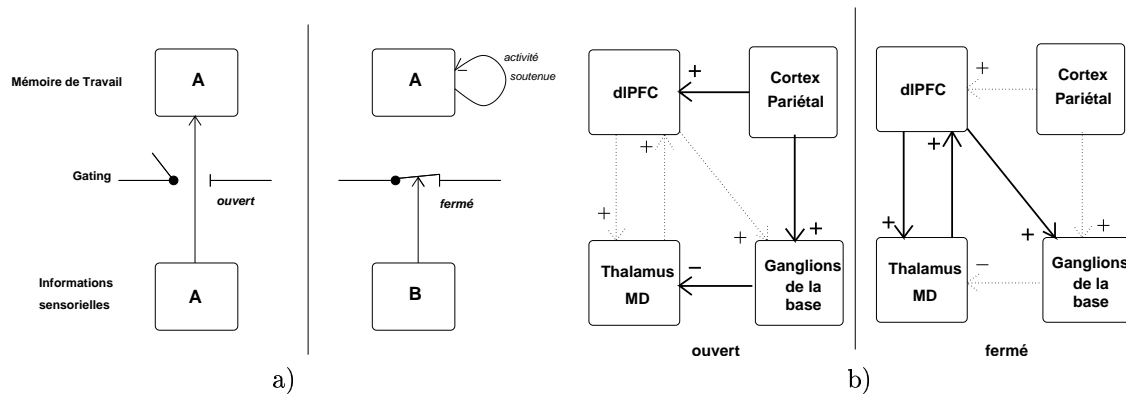


FIG. 2.20 – a) Principe du *selective gating* de la mémoire de travail. Le mécanisme de gating permet de rendre la mémoire de travail insensible aux changements d'entrées sensorielles et de la laisser s'auto-entretenir par des activités soutenues. Adapté de [Frank et al., 2001]. b) Les ganglions de la base en tant que mécanisme de *selective gating*. Quand les ganglions de la base sont inactifs, ils inhibent le thalamus et seules les entrées sensorielles du cortex pariétal alimentent le dIPFC. Quand ils s'activent, le thalamus est désinhibé et peut renvoyer une copie de son activité au dIPFC, qui se bloque alors dans un état stable et devient insensible aux entrées sensorielles.

(aiguillage sélectif) des informations sensorielles qui doivent être maintenues. Un schéma fonctionnel est proposé sur la figure 2.20-a. Le principe est que les activités soutenues observées dans le cortex préfrontal dorso-latéral lors des tâches impliquant la mémoire de travail sont dues à l'excitation réciproque entre le dIPFC et le noyau médio-dorsal du thalamus (et non à des propriétés intrinsèques des neurones du dIPFC). En désinhibant sélectivement le thalamus, les ganglions de la base permettraient alors de favoriser cette boucle corticothalamique par rapport aux informations sensorielles provenant du cortex pariétal et donc de maintenir l'activité sensorielle précédente (voir la figure 2.20-b). Des modèles computationnels récents de la mémoire de travail reposent sur cette idée [Frank et al., 2001, Gruber, 2004].

Pour résumer, les ganglions de la base sont impliqués dans de nombreux aspects du contrôle cognitif de l'action. Cette diversité de fonctions est probablement due aux différentes boucles parallèles présentes dans les BG à cause de la topologie des afférences et efférences corticales. Même si l'on observe une convergence de différentes aires corticales sur une même zone fonctionnelle du striatum, les sorties inhibitrices de GPi/SNr sont fortement topologiques. On peut alors supposer que chaque fonction associée aux BG est due au rôle de l'aire corticale sur laquelle se projette une de ces boucles. Par exemple, les projections sur le cortex prémoteur peuvent expliquer leur rôle dans la sélection de l'action, celles sur l'aire motrice supplémentaire SMA leur rôle dans l'apprentissage de séquences motrices, celles sur le dIPFC le rôle dans la mémoire de travail, celles sur le cortex orbitofrontal (système limbique) le rôle dans l'évaluation des émotions, etc. [Alexander et al., 1986, Beiser et Houk, 1998, Middleton et Strick, 2000].

Conclusion

Dans ce chapitre nous avons décrit de façon générale l'organisation du système moteur cérébral. Nous avons présenté d'abord la commande des muscles par les motoneurones de la moëlle et en avons observé la complexité : des articulations complexes, mobilisées par des muscles antagonistes ou agissant sur plusieurs articulations. Chaque muscle est composé de milliers d'unités motrices contrôlées par deux types de motoneurones (γ et α) qui interagissent entre eux. Le problème du contrôle musculaire dans un organisme vivant est donc encore plus complexe que celui d'un robot où les articulations sont contrôlées en position pour chaque degré de liberté, ce qui est pourtant très difficile à effectuer. La moëlle épinière

offrant une « interface » complexe et redondante, la sélection de l'action (celle qui doit être exécutée pour accomplir un but) est donc réalisée au niveau cérébral. Nous avons présenté les quatre grandes structures impliquées dans le contrôle moteur : le tronc cérébral, le cervelet, les ganglions de la base et le cortex cérébral. Contrairement à ce qu'on aurait pu croire, il n'y a pas de hiérarchie claire (au sens des systèmes) entre ces structures comme « le cortex cérébral planifie, les ganglions de la base contrôlent, le cervelet ajuste et le tronc cérébral se charge du mouvement autonome ». Ces quatre structures coopèrent au contraire en permanence pour assurer un mouvement fluide et suffisant pour réaliser un objectif donné.

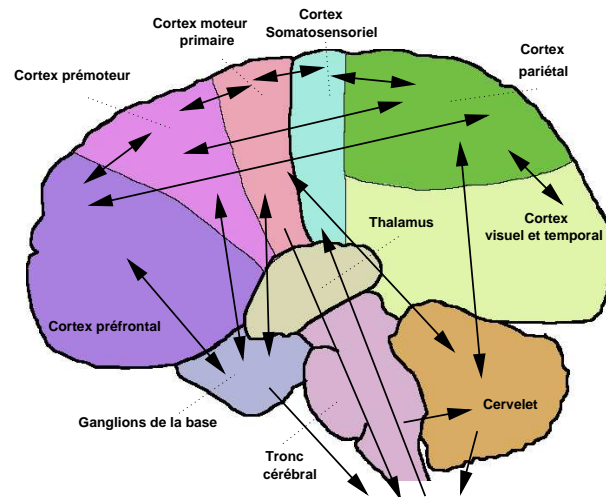


FIG. 2.21 – Principaux flux d'information entre les structures impliquées dans le contrôle moteur. On note par exemple la symétrie fonctionnelle du cortex cérébral par rapport au sillon central ; les boucles récurrentes et parallèles entre les ganglions de la base et le cortex (à travers le thalamus) ; celles entre le cervelet et les cortex moteur primaire et pariétal ; les projections sur la moëlle épinière du cortex moteur, du cervelet et des ganglions de la base (plus celles du tronc cérébral, non-représentées).

La figure 2.21 montre quelques-uns des principaux flux d'information impliqués dans le contrôle moteur. Au niveau des flux descendants, le cortex moteur primaire contacte la moëlle épinière pour produire les mouvements volontaires, le cervelet effectue des ajustements de tonus musculaire et les ganglions de la base effectuent un contrôle temporel. Le cortex moteur primaire reçoit des informations proprioceptives du cortex somatosensoriel et des plans moteurs du cortex prémoteur. Le cortex prémoteur reçoit des informations sensorielles intégrées du cortex pariétal et des informations cognitives et motivationnelles du cortex préfrontal. Cependant, la préparation du mouvement ne s'effectue pas seulement au niveau cortical : au contraire, chacune de ces aires motrices au sens large est impliquée dans des boucles récurrentes à travers le thalamus avec le cervelet et les ganglions de la base. Par exemple, le cervelet permet au cortex moteur primaire d'ajuster ses commandes et d'effectuer des séquences automatiques, et envoie des prédictions sensorielles au cortex pariétal afin de lui permettre d'anticiper les conséquences des actions. De même, les ganglions de la base permettent grâce aux boucles parallèles qu'ils forment avec les aires du lobe frontal d'aider celles-ci à sélectionner l'action la plus pertinente, à produire des séquences d'actions et à contrôler la mémoire de travail.

Selon Kenji Doya [Doya, 1999], l'intérêt de ces boucles fonctionnelles entre le cortex, le cervelet et les ganglions de la base repose sur le type d'apprentissage que chaque structure est capable d'effectuer : le cervelet avec son architecture *feed-forward* est capable d'apprendre de manière supervisée à corriger des mouvements ou à prédire des conséquences sensorielles ; les ganglions de la base apprennent par renforcement à évaluer d'un point de vue comportemental l'adéquation ou non d'une action à satisfaire un but ou une motivation ; le cortex cérébral apprend à représenter de manière riche et complexe par un apprentissage non-supervisé l'état du système (ses perceptions, ses émotions, sa mémoire, etc.). Seule la coopération de ces trois structures permet de produire les mouvements complexes observés chez l'homme.

L'analogie entre le système moteur biologique et les modèles robotiques est donc plus complexe que les modèles à deux couches séparant planification et production du mouvement ne le laissent penser. Chacune des trois structures est à la fois productrice de mouvement et impliquée dans sa préparation, voire dans des comportements cognitifs non-moteurs. La difficulté pour les connexionnistes est alors de décider à quel niveau s'arrêter dans la modélisation du système moteur : une modélisation précise de chacune de ces trois structures est difficile d'un point de vue calculatoire et il faut alors justifier pourquoi, par exemple, la prédiction sensorielle du cervelet ne semble pas capitale dans la modélisation de telle ou telle fonction motrice.

Nous verrons dans le chapitre suivant comment le système moteur peut produire des mouvements en direction d'une cible alors qu'elle est représentée dans des espaces sensoriels multimodaux totalement différents des espaces moteurs.

Chapitre 3

Le rôle de l'attention dans les transformations sensorimotrices

L'oeil, songez à lui. Il boit la vie apparente pour en nourrir la pensée. Il boit le monde, la couleur, le mouvement, les livres, les tableaux, tout ce qui est beau et tout ce qui est laid, et il en fait des idées.

Guy de Maupassant
Un cas de divorce, 1890

Introduction

Après avoir vu dans le chapitre 2 les principales structures impliquées dans la production de mouvements moteurs, nous allons nous poser la question de savoir comment est déterminé le but de l'action d'un point de vue sensoriel. Les mouvements dits *exogènes* sont dirigés vers une position de l'espace à laquelle est associée une stimulation sensorielle (par exemple l'information visuelle correspondant à un objet à saisir manuellement), par opposition aux mouvements *endogènes* qui sont générés de façon interne par le sujet (par exemple l'écriture). On appelle alors *transformation sensorimotrice* la relation permettant de déduire d'informations sensorielles sur un objet le mouvement exogène satisfaisant un but (saisir l'objet, le regarder, le toucher, etc).

Ces transformations sont dépendantes de l'effecteur, non seulement par rapport aux neurones moteurs commandant le mouvement, mais aussi par rapport à la représentation nécessaire au calcul du mouvement : les cibles sensorielles doivent être exprimées dans un référentiel lié à la configuration de l'effecteur. Par exemple, pour un objet donnant la même information visuelle, le mouvement du bras permettant de le saisir ne sera pas le même suivant que le bras est à gauche ou à droite de l'objet. Un des rôles de la proprioception est ainsi, dans le cas des transformations sensorimotrices, de permettre l'expression de la position d'une cible donnée dans un référentiel lié à l'effecteur.

Nous nous limiterons dans ce chapitre à l'étude des transformations visiomotrices, étant donné le rôle prépondérant des informations visuelles dans l'exécution du mouvement. Notons seulement que les transformations audio-motrices (principalement la stéréo-localisation) utilisent principalement des structures sous-corticales spécifiques (comme les colliculi inférieurs). Nous détaillerons dans un premier temps

(section 3.1) l'architecture du système visuel et ses principales propriétés, puis dans la section 3.2 nous étudierons les principaux modèles connexionnistes de transformation visiomotrice et en pointerons les principaux défauts d'un point de vue de la plausibilité biologique. Nous introduirons alors dans la section 3.3 une notion très importante dans ce type de transformation : l'attention visuelle.

3.1 Le système visuel

Dans cette section, nous allons présenter rapidement l'architecture du système visuel depuis la lumière reçue par l'œil jusqu'aux différents traitements effectués dans le cortex cérébral. Ceci nous permettra de mieux cerner l'information disponible pour effectuer les transformations visiomotrices nécessaires à la préparation du mouvement.

3.1.1 L'œil

Grâce au cristallin, la lumière captée par l'œil converge sur le fond de l'œil appelé *rétilne*. Comme on peut le voir sur la figure 3.1-a en haut, cette rétilne est tapissée de cellules photoréceptrices de deux types : les bâtonnets et les cônes. Ces cellules ont la capacité de s'hyperpolariser sous l'effet de rayons lumineux. Les bâtonnets sont sensibles aux basses intensités lumineuses mais sont relativement peu sensibles aux couleurs (vision scotopique, utile en vision nocturne), tandis que les cônes ont besoin de fortes intensités lumineuses mais sont sélectifs à des longueurs d'onde différentes. Comme le montre la figure 3.1-a en bas, on distingue trois types de cônes selon la longueur d'onde à laquelle ils sont le plus sensibles : les cônes de type S sensibles aux faibles longueurs d'onde (420nm dans le bleu) ; ceux de type M sensibles aux moyennes longueurs d'onde (530nm dans le vert) ; ceux de type L sensibles aux grandes longueurs d'onde (560nm dans le rouge). Ces spectres sont néanmoins assez larges, une même longueur d'onde pouvant activer deux voire trois types de cônes différents.

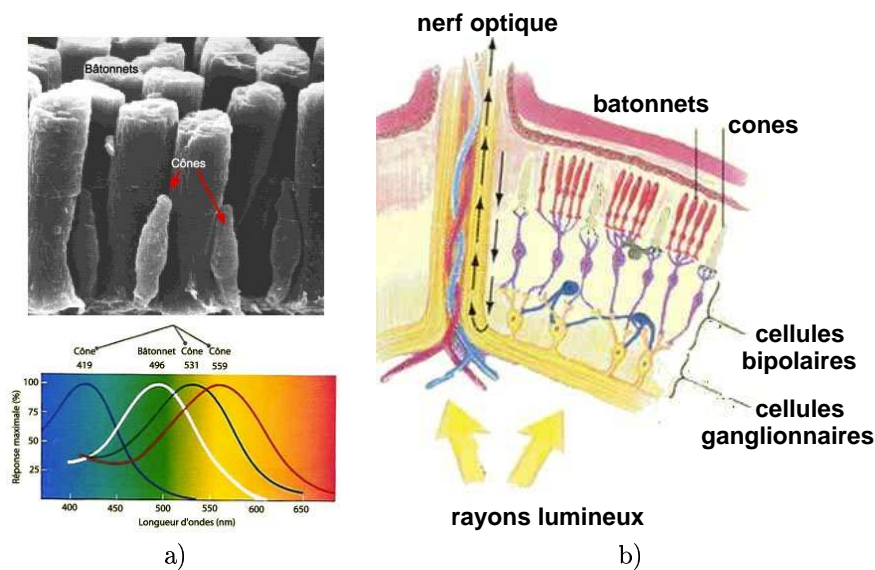


FIG. 3.1 – a) En haut : cellules photoréceptrices de la rétilne (bâtonnets et cônes). En bas : réponse d'un bâtonnet et des trois types de cônes suivant la longueur d'onde de la lumière reçue. Notons que contrairement aux bâtonnets, les cônes ne sont sensibles qu'aux fortes intensités lumineuses. b) Coupe de la rétilne : l'information reçue par les cellules photoréceptrices de la rétilne est transmise aux cellules bipolaires puis aux cellules ganglionnaires, qui émettent des potentiels d'action transmis au reste du cerveau *via* le nerf optique.

La répartition des cônes et des bâtonnets sur la surface de la rétilne n'est pas uniforme : si les bâtonnets sont plus nombreux que les cônes sur la majorité de la rétilne, il existe une zone au centre de la rétilne appelée *fovéa* comportant uniquement des cônes avec une grande densité. Cette fovéa est ainsi une zone d'acuité maximale, distinguant finement les couleurs intenses, tandis que le reste de la rétilne est plus sensible aux variations d'intensité, même s'il comporte quand même une certaine densité de cônes.

Cette inhomogénéité de la répartition des cellules photoréceptrices sur la rétine est encore amplifiée par la transmission de leurs signaux en dehors de l'œil. Comme le décrit la figure 3.1-b, ils sont d'abord intégrés par des cellules bipolaires qui réagissent aux signaux issus d'une petite surface circulaire de la rétine : cette surface est appelée *champ récepteur*. Une particularité des cellules bipolaires est que leur réponse dépend de la position d'un stimulus lumineux dans ce champ récepteur, à savoir au centre ou à la périphérie du champ récepteur. On appelle ce type de champ récepteur un *champ center-surround*. Les cellules bipolaires de type ON se dépolarisent quand le stimulus est au centre du champ récepteur et s'hyperpolarisent quand il est à la périphérie, tandis que les cellules bipolaires de type OFF s'hyperpolarisent lorsqu'il est au centre et se dépolarisent à la périphérie. Cette différence entre le centre et la périphérie d'un même champ récepteur s'explique par la présence de *cellules horizontales* qui se connectent latéralement à plusieurs cellules photoréceptrices et transmettent de façon inhibitrice ce signal à la cellule bipolaire correspondante : c'est le mécanisme d'inhibition latérale décrit au chapitre 1.1.

Ce signal visuel intégré est ensuite transmis aux cellules ganglionnaires, qui, contrairement aux cellules photoréceptrices et aux cellules bipolaires, sont des neurones et émettent des potentiels d'action. Les cellules ganglionnaires ont également des champs récepteurs circulaires de type ON ou OFF, et leurs axones se regroupent pour former le *nerf optique* qui va transmettre les signaux visuels au reste du cerveau. Notons que la taille des champs récepteurs des cellules ganglionnaires n'est pas uniforme sur la rétine : au centre de la fovéa, le centre du champ récepteur d'une cellule ganglionnaire ne correspond qu'à une ou deux cellules photoréceptrices, alors qu'il rassemble plusieurs milliers d'entre elles à la périphérie de la rétine. Ceci renforce donc la différence d'acuité entre la fovéa et le reste de la rétine : non seulement il y a une plus forte densité de capteurs dans la fovéa, mais le signal n'est pas « compressé ».

Il existe de plus différents types de cellules ganglionnaires : les cellules dites magnocellulaires (M), dont le champ récepteur est très large et qui se trouvent principalement dans la périphérie de la rétine, et les cellules parvocellulaires (P), dont le champ récepteur est plus étroit et qui se trouvent principalement dans la fovéa. Les cellules M exhibent des réponses phasiques, c'est-à-dire qu'elles produisent une brève salve de potentiels d'action à l'apparition d'une stimulation. Ces potentiels d'action se propagent très rapidement dans leur axone, et parviennent tôt au cortex. Elles sont considérées comme impliquées dans la détection du mouvement, même pour de faibles contrastes. A l'inverse, la réponse des cellules P est tonique, en ce sens qu'elle dure tant que la stimulation est présente dans le champ récepteur. Comme les cellules P sont surtout présentes dans la fovéa, leurs champs récepteurs intègrent de petites populations de cônes et exhibent une propriété particulière, l'opposition simple de couleur : le centre et la périphérie du champ récepteur répondent à des types de cônes différents, indépendamment de son caractère ON ou OFF. Par exemple, une cellule P peut avoir un centre sensible aux cônes L (rouges) et une périphérie sensible aux cônes M (verts). Ainsi, une telle cellule peut détecter un contraste entre la couleur rouge et la couleur verte. L'autre opposition possible est entre le bleu (cônes S) et le jaune (à la fois les cônes M et L). Les cellules P ne possèdent pas cette propriété car leurs larges champs récepteurs intègrent plusieurs types de cônes.

On peut donc constater que le signal issu de l'œil n'est pas comparable à celui issu d'une caméra : quatre types de cellules photoréceptrices (bâtonnet, cônes S, M, L) dont les densités respectives varient suivant la position sur la rétine fournissent un signal qui est ensuite compressé par le biais des cellules bipolaires et ganglionnaires pour exhiber la propriété de champ récepteur *center-surround*, avec possibilité d'opposition simple de couleur. L'intérêt de cette propriété est l'indépendance au niveau global de luminosité : par exemple, une cellule ganglionnaire magnocellulaire de type ON décharge lorsque la luminosité au centre de son champ récepteur est 2% plus forte qu'à la périphérie, ceci quel que soit le niveau de luminosité [Hubel, 1988]. Cette propriété peut pourtant sembler contre-intuitive étant donné qu'elle signifie que le signal issu de l'œil ne concerne que les contours et les contrastes de couleur : les surfaces homogènes ne sont pas vues en tant que telles, elles sont interprétées par le reste du cerveau.

3.1.2 Le chemin visuel jusqu'au cortex

Composé des axones des cellules ganglionnaires, le nerf optique se dirige vers plusieurs structures sous-corticales impliquées dans le traitement visuel. Les cibles principales des deux nerfs optiques sont les corps genouillés latéraux (CGL) qui sont deux noyaux du thalamus et se projettent ensuite sur le cortex visuel primaire. Ce ne sont toutefois pas les seules, les nerfs optiques contactant également les colliculi supérieurs (impliqués dans les mouvements oculomoteurs, voir la section 2.2.4), le noyau suprachiasmatique de l'hypothalamus (impliqué dans la régulation de l'horloge interne, ce qui confirme l'importance de la luminosité ambiante dans la régulation des cycles éveil/sommeil) ainsi que le noyau pulvinar du thalamus.

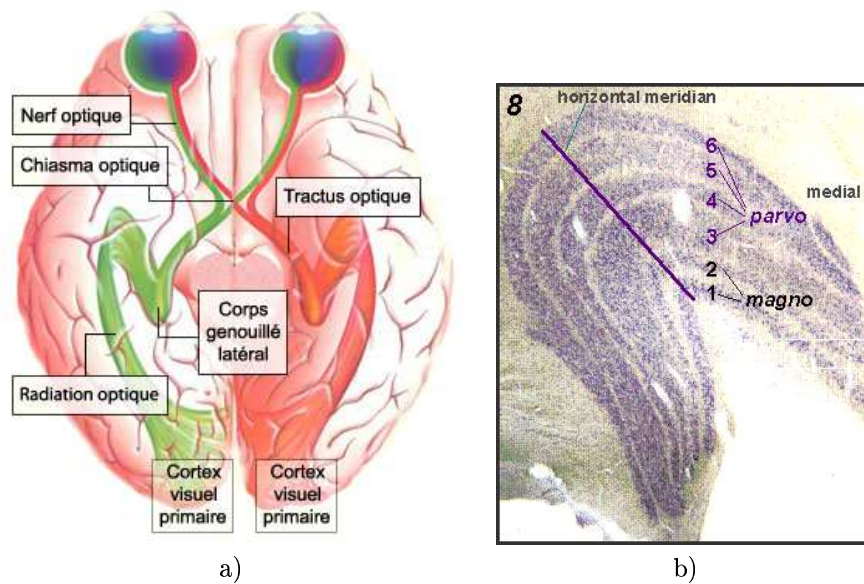


FIG. 3.2 – a) Chemin visuel principal depuis les yeux jusqu'au cortex visuel primaire. Les informations des deux champs visuels droit et gauche se séparent au niveau du chiasme optique, font un relais au niveau des corps genouillés latéraux puis atteignent le cortex visuel primaire par l'intermédiaire des radiations optiques. b) Structure laminaire en 6 couches d'un corps genouillé latéral. Les couches 1 et 2 traitent l'information issue des cellules magnocellulaires, tandis que les quatre autres concernent les cellules parvocellulaires.

La particularité de la projection des nerfs optiques sur les CGL est leur croisement au niveau du *chiasme optique* (dont le nom vient de la forme de la lettre χ). Le champ visuel gauche (partie de l'espace visuel située à gauche du point devergence des yeux) se projette sur le corps genouillé latéral droit et réciproquement pour le champ visuel droit comme on peut le voir sur la figure 3.2-a. Chaque nerf optique se divise donc en deux parties selon l'origine des cellules ganglionnaires (à droite ou à gauche de la fovéa). De même qu'au niveau moteur l'hémisphère droit contrôle la partie gauche du corps, l'information du champ visuel gauche se projette dans l'hémisphère droit.

Comme on peut le voir sur la figure 3.2-b, les corps genouillés latéraux ont une structure laminaire à six couches. Une couche ne reçoit des fibres que d'un seul œil : les couches 1, 4 et 6 reçoivent des informations de l'œil situé du même côté que le CGL (ipsilatéral), et les couches 2, 3 et 5 de l'autre œil (contralatéral). Les couches 1 et 2 reçoivent les projections des cellules magnocellulaires de la rétine, tandis que les couches 3 à 6 reçoivent les projections des cellules parvocellulaires. Les champs récepteurs des neurones de chaque couche d'un CGL ont ainsi les mêmes propriétés que ceux des cellules ganglionnaires correspondantes. Toutes les couches ont de plus la même topologie : en se déplaçant perpendiculairement aux couches, le centre du champ récepteur de tous les neurones rencontrés sera le même. Les CGL conservent donc

qualitativement le traitement effectué dans la rétine, tout en l'exprimant dans une topologie adaptée au champ visuel.

Les axones issus des six couches se rassemblent alors dans une bande large appelée *radiation optique* qui atteint le cortex visuel primaire. D'autres axones se projettent sur des structures sous-corticales comme les colliculi supérieurs ou le noyau pulvinar du thalamus. Toutefois, cette vision hiérarchique du chemin visuel rétine \rightarrow CGL \rightarrow cortex visuel primaire est à modérer, en ce sens que les CGL reçoivent cinq fois plus de connexions issues du cortex visuel primaire que de la rétine, ce qui souligne le rôle très important du *feed-back* dans la perception.

3.1.3 Le cortex visuel primaire

Comme nous l'avons vu dans la section 2.2.1, l'architecture du cortex cérébral est globalement homogène sur toute sa surface. En particulier, les afférences et efférences de chacune de ses six couches concernent les mêmes types de structure. D'après la classification de Brodmann, la spécialisation fonctionnelle de chaque aire cérébrale est liée à la taille relative de chacune des couches. En tant qu'aire sensorielle primaire, le cortex visuel primaire (V1) possède une couche IV très développée qui reçoit des afférences du thalamus (en l'occurrence, les corps genouillés latéraux).

Ces afférences sont organisées selon la couche des CGL dont elles proviennent : la séparation de l'information issue de chaque œil observée dans les CGL est par exemple conservée dans V1. Sur la figure 3.3-a, on peut observer une représentation du cortex visuel primaire droit, où sont représentées en noir les régions où les neurones sont sensibles à l'information de l'œil gauche, et en blanc celles sensibles à l'œil droit. Ces bandes de $0.5mm$ de large sont appelées *bandes de dominance oculaire*. Cette spécialisation par bandes est due à une réorganisation synaptique intervenant pendant une *période critique* du développement de l'enfant (vers deux ans environ), comme le montrent les expériences de saturation de paupière chez les chatons menées par Torsten Wiesel et David Hubel [Wiesel et Hubel, 1963].

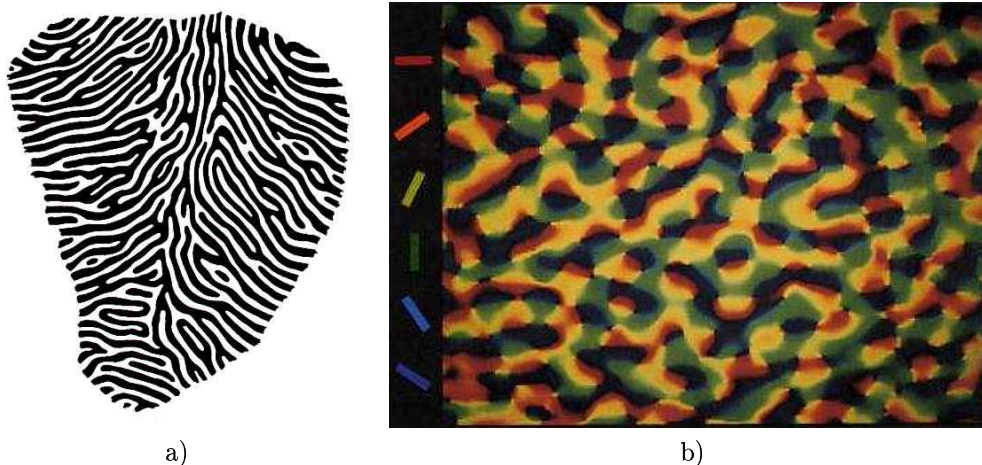


FIG. 3.3 – a) Reconstruction du cortex visuel primaire droit du macaque. Les bandes noires représentent la dominance oculaire gauche, les bandes blanches la dominance oculaire droite. Tiré de [Hubel et Wiesel, 1977]. b) Orientations privilégiées d'une région du cortex visuel primaire. On note la topologie selon laquelle deux cellules voisines ont des orientations privilégiées proches. Tiré de [Blasdel et Salama, 1986].

En 1959, Hubel et Wiesel (qui obtinrent le prix Nobel de médecine pour ces travaux en 1981) observèrent trois types de cellules dans le cortex visuel primaire selon la complexité de leur champ récepteur :

- les cellules à champ récepteur *center-surround circulaire*, dont la réponse est similaire à celles des cellules ganglionnaires et des neurones des CGL ;
- les cellules *simples*, qui ont un champ récepteur non plus circulaire mais allongé, avec une bande centrale et deux bandes périphériques. Ces cellules ne répondent que lorsqu'un contraste présent dans le champ récepteur correspond exactement à la bande centrale. Elle détectent ainsi la présence d'un contraste orienté dans une direction privilégiée. On suppose que cette réponse est obtenue en intégrant celles de plusieurs cellules *center-surround* ;
- les cellules *complexes*, qui ont également un champ récepteur allongé, mais qui ne sont plus sensibles à sa position exacte. Tout contraste orienté dans la direction privilégiée de la cellule et en mouvement dans le champ récepteur provoque une réponse de cette cellule. Certaines sont même sélectives à la direction du mouvement.

Les cellules simples et complexes de V1 sont donc sensibles à l'orientation des contrastes (de luminosité ou de couleur) présents dans leur champ récepteur. L'orientation privilégiée des cellules est conservée verticalement sur l'épaisseur du cortex : toutes les cellules d'une même colonne corticale ont la même orientation privilégiée. On peut même se rendre compte sur la figure 3.3-b de l'auto-organisation de ces orientations privilégiées : deux colonnes corticales proches ont des orientations privilégiées proches. Un déplacement tangentiel à la surface du cortex d'à peu près un millimètre permet de rencontrer toutes les orientations possibles entre 0 et 180°, ce qui correspond à une vingtaine de colonnes corticales environ.

Il est également intéressant de remarquer que ces différents types de cellule se trouvent dans des couches différentes du cortex. Comme le montre la figure 3.4-a, il est possible de subdiviser la couche IV du cortex visuel primaire en trois sous-parties notées IV-A, IV-B et IV-C. On trouve les cellules *center-surround* dans la couche IV-C, les cellules simples dans l'ensemble de la couche IV et les cellules complexes dans les autres couches (II, III, V, VI). Il existe aussi une différenciation de la couche IV-C en deux sous-couches IV-C α et IV-C β selon l'origine magnocellulaire ou parvocellulaire des afférences thalamiques. Le traitement de ces deux voies est ainsi encore séparé dans V1 : la couche IV-C α magnocellulaire se projette principalement sur la couche IV-B tandis que la couche IV-C β parvocellulaire se projette sur les couches II et III.

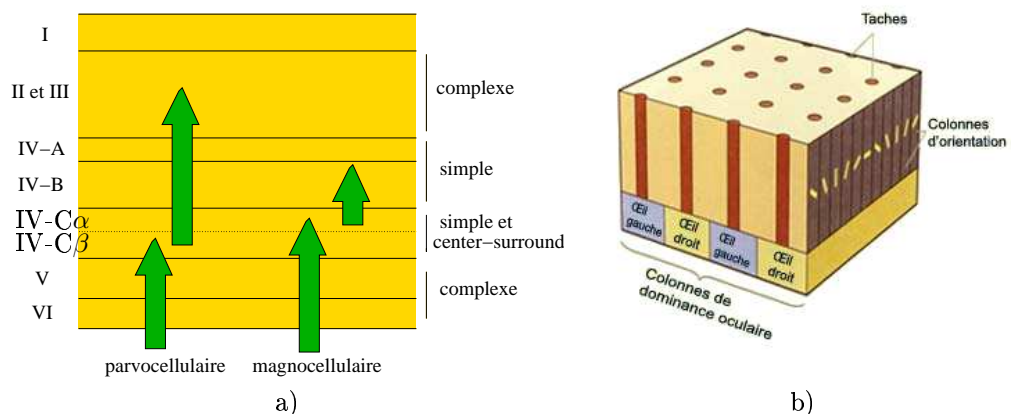


FIG. 3.4 – a) Décomposition des couches du cortex visuel primaire. La couche IV est subdivisée en sous-couches IV-A, IV-B, IV-C α et IV-C β . La couche IV-C α reçoit des afférences de la voie magnocellulaire et se projette sur la couche IV-B, alors que la couche IV-C β reçoit des afférences de la voie parvocellulaire et se projette sur les couches II et III. b) Vue schématique d'une hypercolonne du cortex visuel primaire. Ce module fonctionnel contient deux bandes complètes de dominance oculaire, seize taches et des colonnes d'orientation représentant deux fois l'ensemble des orientations de 0° à 180°.

La particularité de la projection de la couche IV-C β parvocellulaire sur les couches II et III est

qu'elle atteint indirectement des colonnes particulières centrées sur les bandes de dominance oculaire appelées *taches* (ou *blob* en anglais). Les cellules de ces taches ne sont plus sensibles à l'orientation du contraste, mais à la longueur d'onde de la stimulation (sa couleur). Le traitement de la couleur est donc séparé de celui de l'orientation grâce aux taches. Hubel et Wiesel ont ainsi montré qu'une position du champ visuel est entièrement traitée par une portion du cortex de $2\text{mm} \times 2\text{mm}$ comportant deux bandes de dominance oculaire, seize taches et des colonnes d'orientation couvrant deux fois l'ensemble des orientations possibles [Hubel et Wiesel, 1977]. Ils ont appelé cette région corticale une *hypercolonne*. Une hypercolonne (représentée sur la figure 3.4-b) est ainsi un module fonctionnel complet effectuant un ensemble de traitements d'extraction de caractéristiques (mouvement, orientation, couleur) sur une même petite région du champ visuel.

D'après [Burnod, 1989], une hypercolonne est définie de façon générique par un ensemble de colonnes partageant leur champ récepteur mais effectuant des traitements différents. Elles ont été décrites également dans le cortex somatosensoriel par [Mountcastle, 1978] et semblent être un élément fondamental du fonctionnement du cortex cérébral.

Le cortex visuel primaire segmente ainsi le champ visuel en modules fonctionnels spécialisés sur de petites régions et effectuant une décomposition du signal visuel en caractéristiques primaires comme le mouvement, l'orientation ou la couleur. Ces caractéristiques sont de plus physiquement séparées (dans des couches différentes ou dans des colonnes spécifiques), ce qui permet au reste du cortex de les traiter séparément.

3.1.4 Les traitements visuels du cortex cérébral

Dans la section 2.2.1, nous avons brièvement présenté l'implication de différentes aires corticales dans le traitement visuel : le cortex visuel proprement dit (qui compose le lobe occipital), le cortex pariétal postérieur et le cortex temporal visuel, ce qui représente une importante partie du lobe postérieur. Tandis que le cortex visuel primaire traite l'ensemble des informations visuelles de façon modulaire, les autres aires de ce lobe se spécialisent petit à petit sur des caractéristiques spécifiques de l'information visuelle. Sur la figure 3.5-a, on peut observer les principales aires du cortex visuel :

- le cortex visuel secondaire (V2) reçoit des connexions feed-forward de V1 et a des propriétés similaires (les chemins parvocellulaire et magnocellulaire sont toujours séparés), avec néanmoins des champs récepteurs plus larges et de l'intégration binoculaire (ses neurones sont sensibles aux informations provenant des deux yeux, contrairement à V1) ;
- une partie du cortex visuel tertiaire (V3A) reçoit des connexions du chemin magnocellulaire de V2 et ses neurones sont sensibles au mouvement global de l'image. Il transmet ensuite cette information à l'aire medio-temporale (MT, aussi appelée V5) dont les neurones sont sélectifs à une direction donnée du mouvement dans leur champ récepteur, ainsi qu'à V7, qui semble engagée dans les processus attentionnels ;
- une autre partie de V3 (notée VP) reçoit l'information parvocellulaire issue de V2 et la relaie vers la partie ventrale de V4 (V4v) dont les neurones sont sensibles à certaines formes élémentaires (angles, cercles...) et vers V8 qui est fortement sensible à la couleur.

Cette séparation des chemins parvocellulaire et magnocellulaire à partir des aires visuelles secondaires a conduit L. Ungerleider et M. Mishkin à proposer la notion de chemins fonctionnellement séparés et hiérarchiquement organisés appelés voie ventrale (ou *what*) et voie dorsale (ou *where*) [Ungerleider et Mishkin, 1982]. Le chemin *what* correspond à la voie parvocellulaire qui se dirige vers le lobe temporal et intègre les informations visuelles comme la couleur, l'orientation, la forme pour aboutir à de la reconnaissance de formes, tandis que le chemin *where* correspond à la voie magnocellulaire qui se projette dans le lobe pariétal et permet le traitement d'informations spatiales comme le mouvement ou la position dans des référentiels egocentrés.

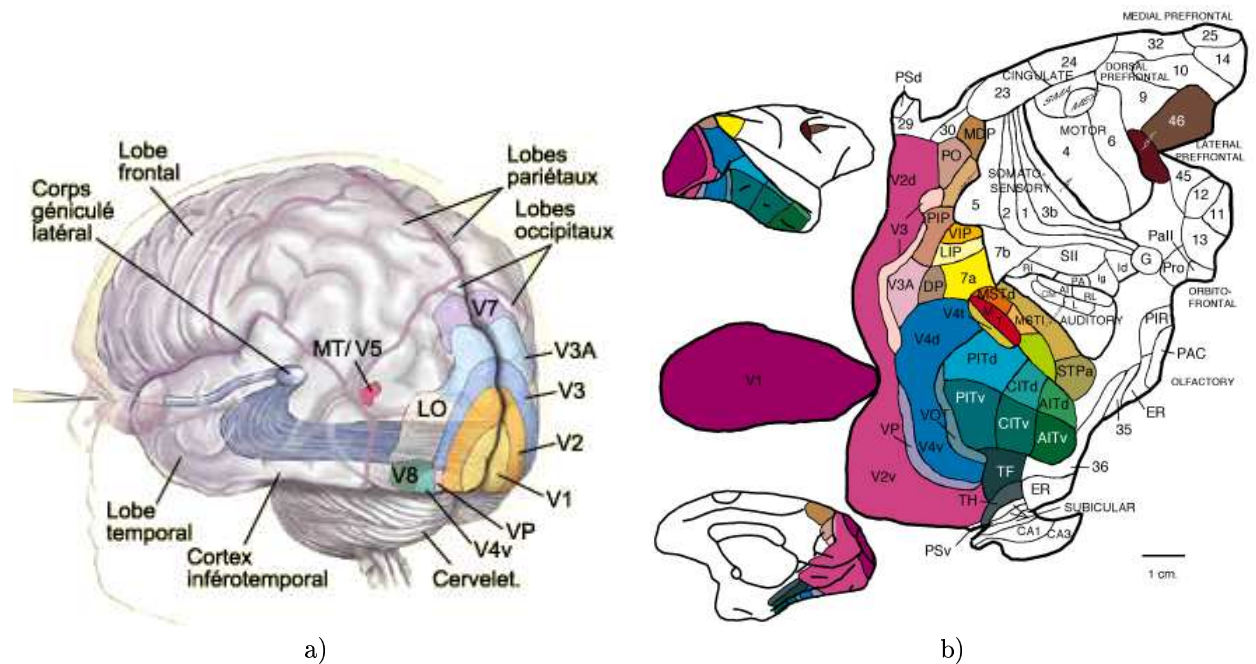


FIG. 3.5 – a) Position dans le lobe occipital des aires visuelles V1, V2, V3 (dont seules les parties V3a et VP ont une fonction connue à ce jour chez l'homme), V4v, MT, V7 et V8. Se référer au texte pour leurs caractéristiques. b) Vue éclatée du cortex cérébral qui met en valeur les deux voies *what* et *where* se dirigeant respectivement vers le lobe temporal (jusqu'à AIT) et le lobe pariétal (jusqu'à 7a).

Cette distinction entre la reconnaissance des formes et le traitement spatial est mise en évidence par les déficits produits par des lésions dans le cortex inférotemporal ou le cortex pariétal. Si le cortex inférotemporal est touché, le sujet n'est plus capable de reconnaître un objet mais peut le manipuler sans problème : c'est l'agnosie visuelle. Si à l'inverse le cortex pariétal est lésé, le sujet reconnaît les objets mais est incapable de les utiliser : c'est l'ataxie optique. On peut voir sur la figure 3.6-a les principales aires impliquées dans chacune des deux voies.

La voie ventrale se prolonge à partir de V4 et V8 vers le cortex inférotemporal et en particulier les aires TEO (PIT sur la figure 3.5-b) et TE (AIT sur la figure 3.5-b). La particularité de cette voie est l'élargissement progressif de la taille des champs récepteurs : la largeur du champ récepteur d'un neurone centré dans la fovéa est d'environ 0.2° dans V1, 6° dans V4 et 25° dans TE. Ainsi, tous les neurones de TE, même si le centre de leur champ récepteur est dans la périphérie, sont sensibles aux stimuli présents dans la fovéa. TE permet ainsi de reconnaître des formes complexes (comme des objets) indépendamment de leur position sur la rétine. Notons toutefois qu'un objet n'est pas représenté dans TE par l'activité d'un unique neurone (le fameux *neurone grand-mère*) mais par l'activité de la population entière, chaque neurone participant à un aspect du codage distribué.

La voie dorsale passe par MT (sensible au mouvement) et PO (aire pariétale-occipitale, aussi appelée V6, dont les réponses visuelles sont modulées par la position de l'œil [Galletti et al., 1993]) et atteint le sillon intrapariétal (IPS) qui partage les aires pariétales 5 et 7 et qui est représenté sur la figure 3.6-b. Ce sillon comporte plusieurs aires fonctionnellement distinctes qui réalisent une intégration multimodale entre les informations visuelles et les informations somesthésiques afin de représenter l'information visuelle dans des référentiels centrés sur les effecteurs :

- PIP (*posterior intraparietal area*) est considérée comme une extension de PO par [Galletti et al., 2001], donc purement visuelle, mais ses neurones sont sélectifs à des formes élémentaires particulières

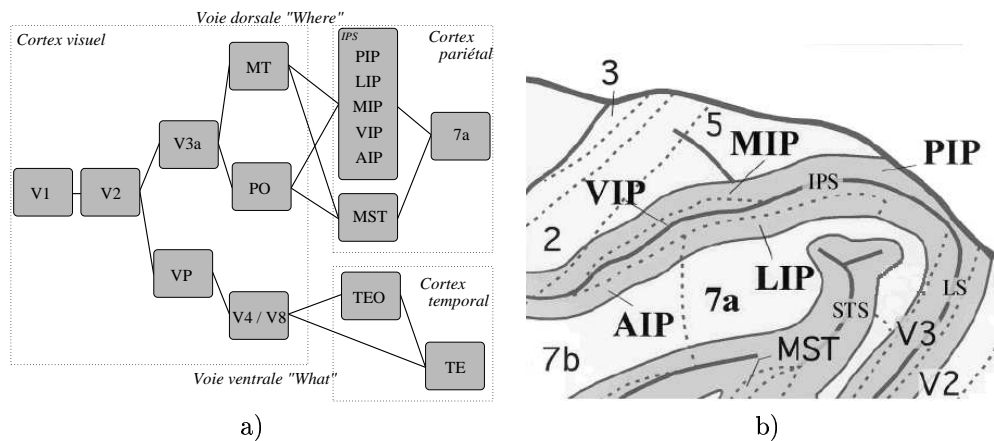


FIG. 3.6 – a) Vue schématique des deux voies dorsale et ventrale. Elles se différencient au niveau de V3 (V3a pour la voie dorsale, VP pour la voie ventrale). La voie dorsale est ensuite composée de MT et PO qui se projettent dans l'IPS (sillon intrapariétal) et dans MST (aire mediale supérieure temporale). L'IPS est constitué de plusieurs aires (PIP, MIP, LIP, VIP, AIP) dont le rôle est décrit dans le texte. La voie dorsale passe par V4 et V8 avant d'atteindre le cortex inférotemporal (en particulier les aires TEO et TE). b) Détail du sillon intrapariétal et position des aires PIP, MIP, LIP, VIP et AIP par rapport aux aires pariétales 5 et 7.

(par exemple des cylindres, des cubes ou des sphères de taille donnée) dans leur champ récepteur [Sakata et al., 1997]. PIP encode ainsi l'information visuelle dans un référentiel allocentrique centré sur l'objet (*object-centered*), c'est-à-dire dépendant des relations géométriques entre les parties d'un objet (une tasse et son anse, par exemple) ;

- LIP (*lateral intraparietal area*) est une aire d'association visiomotrice : elle reçoit des connexions feed-back de FEF (copie éfférente de la saccade programmée) et sa partie ventrale se projette sur les colliculi supérieurs afin de produire des saccades réflexes. Elle encode ainsi l'information visuelle dans un référentiel centré sur l'œil (*eye-centered*) dans le but de préparer et produire des saccades. Elle est également active lors de la mémorisation de cibles visuelles [Batista et al., 1999] et est fortement influencée par l'attention [Bendixby et Platt, 2003] ;
- MIP (*medial intraparietal area*) reçoit des informations proprioceptives liées au bras du cortex somatosensoriel. Les propriétés de ses neurones présentent un gradient dans l'axe du sillon depuis des réponses purement proprioceptives jusqu'à des réponses purement visuelles, en passant par des propriétés bimodales visio-proprioceptives [Colby, 1991]. Ces neurones bimodaux sont très intéressants car ils représentent l'information visuelle dans un référentiel lié au bras (*arm-centered*) : les champs récepteurs visuels de ces neurones se trouvent à proximité du bras contralatéral et se déplacent en même temps que lui. Il faut donc qu'ils aient accès à une information visuelle très large pour exhiber cette propriété de modulation par la proprioception ;
- VIP (*ventral intraparietal area*) présente comme MIP un gradient entre la vision et la proprioception tactile de la tête (en particulier le visage). Les neurones bimodaux ont ainsi la propriété de signaler le mouvement d'un stimulus visuel vers une région donnée de la tête, indépendamment de la position des yeux : c'est un référentiel centré sur la tête (*head-centered*). Ceci permet à la fois de guider les mouvements de la tête vers des cibles visuelles indépendamment de l'orientation du regard ;
- AIP (*anterior intraparietal area*) a un rôle très important dans le contrôle des mouvements du bras, en particulier pour la saisie d'un objet. Elle utilise l'information *object-centered* envoyée par PIP pour en déduire le type de position de la main le plus approprié pour saisir un objet selon sa taille, son orientation ou sa forme [Sakata et al., 1995, Murata et al., 2000]. Ce type de référentiel visiomoteur est appelé *grasp-related*.

Comme nous l'avons souligné dans la section 2.2.3, une particularité de la connectivité du cortex est la réciprocité des connexions entre le cortex pariétal et le cortex frontal, d'où la notion de réseau pariéto-frontal. S'il est intuitif que les représentations visuelles exprimées par les différentes aires pariétales dans des référentiels liés aux effecteurs se projettent sur le cortex prémoteur pour être transformées en actions (LIP \rightarrow FEF, MIP \rightarrow PMD par exemple), il reste à comprendre le rôle de la rétroaction du cortex prémoteur vers les aires pariétales. Une première explication est fournie par la notion de *dynamic remapping* découverte dans LIP par [Duhamel et al., 1992]. Dans cette expérience impliquant une saccade oculaire vers une cible visuelle, les auteurs ont observé qu'un neurone de LIP s'active dans trois conditions :

1. un stimulus apparaît dans le champ récepteur du neurone avant la saccade ;
2. la saccade amène le champ récepteur du neurone sur un stimulus visuel ;
3. la saccade amène le champ récepteur du neurone à un emplacement où était présent un stimulus avant le début de la saccade.

La troisième condition peut paraître surprenante : le stimulus visuel n'était pas présent dans le champ récepteur du neurone avant la saccade et disparaît pendant la saccade. Ce phénomène ne peut donc s'expliquer que par l'anticipation de la position du stimulus après la saccade à partir de sa position initiale et d'une copie efférente de la saccade effectuée. Cette copie efférente peut s'obtenir à partir des connexions feedback issues de FEF [Stanton et al., 1995] ou à partir du noyau pulvinar du thalamus qui reçoit des connexions des colliculi supérieurs et du cervelet [Clower et al., 2001]. [Colby et Goldberg, 1999] interprètent ce *dynamic remapping* comme un moyen pour le cerveau d'avoir l'impression d'évoluer dans un monde visuel stable alors que l'information visuelle varie avec les saccades. Le feedback des aires prémotrices vers les aires pariétales est alors un moyen d'évaluer les conséquences sensorielles des actions. Nous verrons dans la section 3.3 que la notion d'attention permet aussi d'expliquer l'importance de cette rétroaction du cortex frontal vers le cortex pariétal.

Bilan du système visuel

L'étude de la physiologie et du fonctionnement du système visuel a permis de dégager plusieurs propriétés fondamentales :

- le traitement de l'information visuelle reste locale et distribuée : chaque neurone possède un champ récepteur de taille limitée, même si les champs récepteurs de certains neurones du cortex inférotemporal sont relativement grands. Au niveau des aires corticales, les neurones interagissent cependant de façon latérale pour permettre des traitements de compétition locale ;
- les informations parvocellulaires et magnocellulaires issues des deux grands types de cellules photoréceptrices coexistent indépendamment le long du chemin visuel et se séparent au niveau de V3 pour être traitées par les voies ventrale et dorsale ;
- la voie ventrale intègre des informations visuelles comme la couleur, l'orientation et le contraste de façon hiérarchique : les champs récepteurs des neurones se complexifient et s'élargissent le long de la voie ventrale ;
- la voie dorsale combine les informations spatiales de mouvement avec des informations proprioceptives et motrices pour fournir des représentations adaptées à l'élaboration de mouvements moteurs de l'œil, de la tête ou de la main.

La séparation physique de la reconnaissance des formes et du traitement spatial orienté action laisse ainsi penser qu'il est possible d'étudier séparément ces deux phénomènes. Dans la section suivante, nous allons présenter les principaux modèles de transformation visiomotrice qui utilisent ainsi principalement la voie dorsale pour transformer la position rétinienne d'un stimulus en un acte moteur (principalement du bras) permettant de le saisir. Nous verrons les limitations de ces modèles d'un point de vue fonctionnel.

3.2 Les transformations visiomotrices

Nous allons nous restreindre dans cette section à la transformation entre la position visuelle d'un stimulus (la cible) et le mouvement du bras nécessaire pour le saisir (ou tout du moins approcher la main de la cible, la saisie proprement dite pouvant être vue comme un problème séparé). Pour analyser ce problème, nous allons utiliser un modèle de bras très simple par rapport à la physiologie réelle (décrite dans la section 2.1) mais qui permet déjà de souligner les principaux problèmes des transformations sensorimotrices. La figure 3.7 décrit les variables utilisées dans ce type de modèle de bras planaire à trois degrés de liberté.

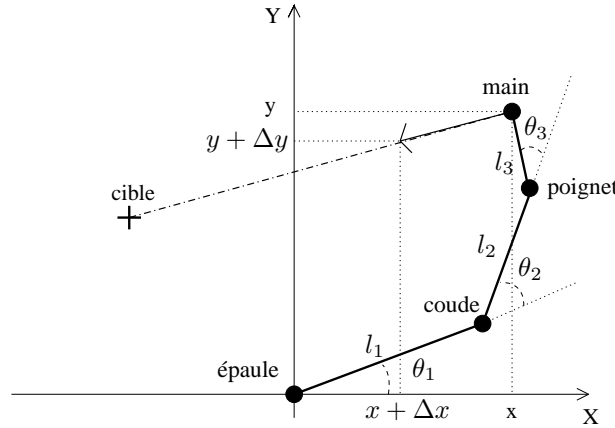


FIG. 3.7 – Modèle de bras planaire à trois degrés de liberté. L'extrémité du bras est repérée dans l'espace extrinsèque par ses coordonnées (x, y) sur l'image (tête et œil fixes) et dans l'espace intrinsèque par la proprioception angulaire $(\theta_1, \theta_2, \theta_3)$. l_1, l_2 et l_3 sont les longueurs des trois segments. Pour rapprocher la main de la cible, il faut trouver les variations angulaires $(\Delta\theta_1, \Delta\theta_2, \Delta\theta_3)$ amenant la main en $(x + \Delta x, y + \Delta y)$.

Le bras est modélisé par trois segments (deux dans certains modèles) de longueur l_1, l_2 et l_3 reliés par trois articulations représentant respectivement l'épaule, le coude et le poignet. Ces articulations n'ont qu'une rotation possible dans le plan, définie par les angles $\vec{\theta} = (\theta_1, \theta_2, \theta_3)$. L'épaule est située à l'origine $(0, 0)$ d'un référentiel dit « visuel » représentant le bras vu du dessus. Ce référentiel n'est pas plausible d'un point de vue physiologique et ne prend pas en compte la position de la tête et des yeux. Il permet seulement de représenter la position de l'extrémité de la main notée $\vec{v} = (x, y)$ dans un repère extrinsèque.

Le but de ce type de modèle est d'amener l'extrémité du bras sur une cible située en $\vec{c} = (x_c, y_c)$. Une hypothèse forte est de considérer que le mouvement du bras se fait de manière différentielle, c'est-à-dire que la position de la main est connue à chaque instant du mouvement. Encore une fois, cette hypothèse n'est pas biologiquement plausible car elle ne prend pas en compte le temps mis par l'information visuelle à arriver au cortex et à être transformée en ordre moteur (environ $200ms$). Le problème se réduit alors à déterminer à chaque instant les variations élémentaires des angles des articulations à effectuer pour se rapprocher de la cible. Ces paramètres cinétiques sont liés au vecteur visuel entre la main et la cible par la formule suivante :

$$\delta\vec{v} = \mathbf{J}_{\vec{\theta}} \times \delta\vec{\theta}$$

où $\delta\vec{v}$ est le vecteur unitaire défini par la différence des positions de la main et de la cible ($\delta\vec{v} = \frac{\vec{c} - \vec{v}}{\|\vec{c} - \vec{v}\|}$), $\delta\vec{\theta}$ le vecteur défini par les variations angulaires ($\delta\vec{\theta} = (\delta\theta_1, \delta\theta_2, \delta\theta_3)$) et $\mathbf{J}_{\vec{\theta}}$ la matrice jacobienne reliant ces deux vecteurs pour une position du bras donnée. Comme la position de l'extrémité du bras est donnée par :

$$\begin{cases} X = l_1 \cdot \cos(\theta_1) + l_2 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2) + l_3 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) \\ Y = l_1 \cdot \sin(\theta_1) + l_2 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2) + l_3 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) \end{cases}$$

la transposée de la matrice jacobienne est définie par : $\mathbf{J}_{\vec{\theta}}^T =$

$$\begin{pmatrix} -l_1 \cdot \sin(\theta_1) - l_2 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2) - l_3 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) & l_1 \cdot \cos(\theta_1) + l_2 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2) + l_3 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) \\ -l_2 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2) - l_3 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) & l_2 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2) + l_3 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) \\ -l_3 \cdot \sin(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) & l_3 \cdot \cos(\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) \end{pmatrix}$$

Ce modèle direct de la géométrie permet ainsi d'obtenir les conséquences visuelles $\vec{\delta v}$ d'un mouvement moteur $\vec{\delta \theta}$. Cependant le problème des transformations sensorimotrices est de trouver l'ordre moteur qui génère un déplacement visuel désiré. Dans le cas d'un bras à deux degrés de liberté, la matrice $\mathbf{J}_{\vec{\theta}}$ est carrée et inversible et on obtient facilement le modèle inverse par :

$$\vec{\delta \theta} = \mathbf{J}_{\vec{\theta}}^{-1} \times \vec{\delta v}$$

Si la bras possède plus de deux degrés de liberté, il existe une infinité de matrices permettant de passer de $\vec{\delta v}$ à $\vec{\delta \theta}$ pour une position donnée. Il faut donc choisir une *pseudo-inverse* minimisant un certain critère. Par exemple, la solution minimale au sens des moindres carrés (la norme du vecteur de déplacement angulaire $\vec{\delta \theta}$ pour toute position du bras est minimale) est donnée par la *pseudo-inverse de Moore-Penrose* définie par :

$$\mathbf{J}_{\vec{\theta}}^+ = \mathbf{J}_{\vec{\theta}}^T \cdot (\mathbf{J}_{\vec{\theta}} \cdot \mathbf{J}_{\vec{\theta}}^T)^{-1}$$

Dans ce cadre, l'apprentissage d'une transformation sensorimotrice revient à apprendre la valeur de la matrice pseudo-inverse désirée en tout point de l'espace afin de pouvoir calculer à chaque instant le déplacement angulaire rapprochant la main de la cible. Nous allons voir dans les sections suivantes des exemples de modèles utilisant ce paradigme.

3.2.1 Le modèle de Baraduc

Dans sa thèse [Baraduc, 1999], Pierre Baraduc a proposé un modèle neuronal d'inspiration biologique de transformation visiomotrice sur le modèle de bras précédent. Il repose sur un codage distribué des informations visuelles, proprioceptives et motrices. De manière analogue aux fuseaux intramusculaires, la proprioception $\vec{\delta \theta}$ est ici codée par des neurones semi-linéaires : leur activité augmente avec l'angle d'une articulation de façon proportionnelle jusqu'à un certain seuil. Supposons que chaque angle soit codé sur M neurones. Chacun des M neurones est alors associé à un seuil situé dans la plage de fonctionnement de l'angle en question (entre 0 et π principalement) et son activité P_k évolue de manière semi-linéaire comme suit :

$$\begin{cases} 0 & : \text{Angle} \leq \text{Seuil} \\ (\text{Angle} - \text{Seuil})/\text{Plage} & : \text{Seuil} < \text{Angle} < \text{Seuil} + \text{Plage} \\ 1 & : \text{Angle} \geq \text{Seuil} + \text{Plage} \end{cases}$$

ou

$$\begin{cases} 1 & : \text{Angle} \leq \text{Seuil} \\ (\text{Seuil} - \text{Angle})/\text{Plage} & : \text{Seuil} < \text{Angle} < \text{Seuil} + \text{Plage} \\ 0 & : \text{Angle} \geq \text{Seuil} + \text{Plage} \end{cases}$$

selon le caractère croissant ou décroissant avec l'angle qui lui est affecté. Les caractéristiques de décharge de la population sont représentées sur la figure 3.8-a.

L'effet de ce codage est de représenter de façon précise et distribuée la valeur d'un angle au milieu de sa plage de fonctionnement et de saturer (c'est-à-dire que tous les neurones seront soit éteints soit maximalelement actifs) à ses extrémités. Une conséquence immédiate est que l'encodage de $\vec{\delta \theta}$ sur $3 \times M$ neurones sera beaucoup moins riche aux bordures de l'ensemble des positions atteignables par le bras qu'en son centre.

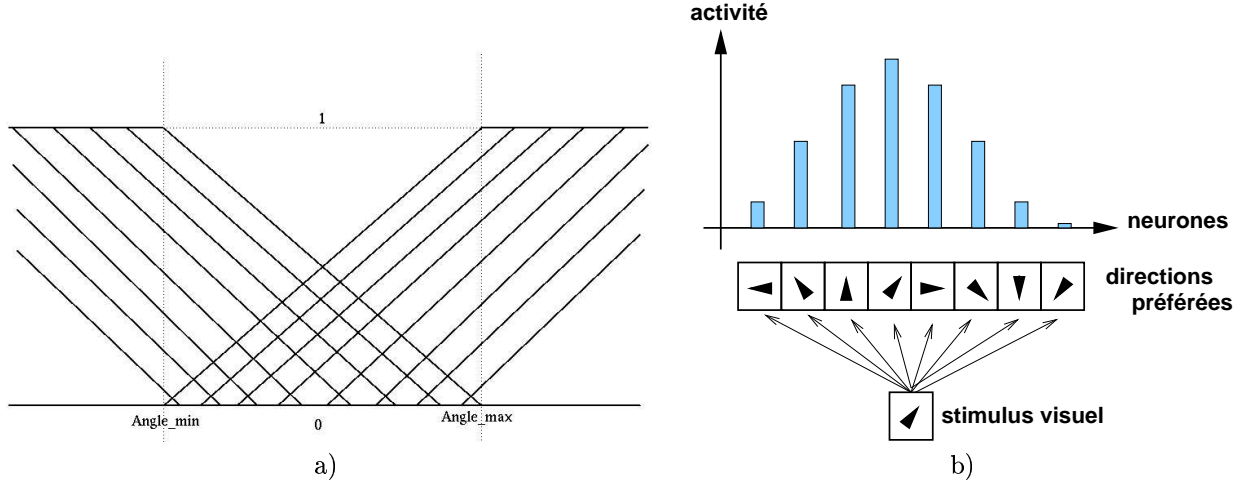


FIG. 3.8 – a) Caractéristiques de décharge de la population de neurones codant un angle du bras. Chaque neurone est associé à un seuil uniformément réparti dans la plage de fonctionnement de l'angle (angle_min, angle_max) et sa réponse croît ou décroît au delà de ce seuil. b) Principe d'encodage d'une distribase : chaque neurone (ici huit) est associé à une direction préférée qui est comparée à la direction désirée avec une courbe d'accord de type cosinusoïdale.

La direction visuelle désirée $\vec{\delta v}$ est quant à elle codée par une population de N neurones sélectifs à des directions différentes. A chaque neurone i est associée une direction préférée unitaire $D\vec{P}_i$ dans l'espace visuel à deux dimensions. Ces directions préférées sont uniformément réparties dans cet espace et chaque neurone calcule son activité V_i par la formule :

$$V_i = \frac{1 + \cos(\vec{\delta v}, D\vec{P}_i)}{2}$$

qui utilise le cosinus de l'angle formé par la direction préférée du neurone et la direction désirée. On obtient alors un codage par population de la direction visuelle désirée qui est appelé *distribase* par P. Baraduc. Un exemple de ce codage est représenté sur la figure 3.8-b.

Le même principe est utilisé pour le codage du déplacement angulaire en deux ou trois dimensions : chacun des N neurones est associé à une synergie motrice $S\vec{M}_j$ qui représente le déplacement angulaire provoqué par le neurone lorsque son activité est maximale. On décode alors le déplacement angulaire par la moyenne des synergies motrices pondérées par l'activité C_j de chaque neurone :

$$\vec{\delta \theta} = \sum_{j=1}^N C_j \times S\vec{M}_j$$

Le réseau proposé par Pierre Baraduc utilise donc des codages distribués des trois informations visuelle, proprioceptive et motrice pour apprendre la transformation visiomotrice correspondante. Son architecture est représentée sur la figure 3.9. Outre les trois cartes visuelle (neurones d'activité V_i) proprioceptive (neurones d'activité P_k) et motrice (neurones d'activité C_j), le modèle utilise une carte associative intégrant les informations visuelle et proprioceptive. Un neurone de la carte associative a pour activité :

$$M_{ij} = \sigma \left(V_i + \sum_{k=1}^{3 \times M} w_{ijk} \times P_k \right)$$

où σ est une fonction de transfert de type sigmoïde. La connectivité entre la carte proprioceptive et la carte associative est totale (un neurone de la carte associative est connecté à tous les neurones de la carte

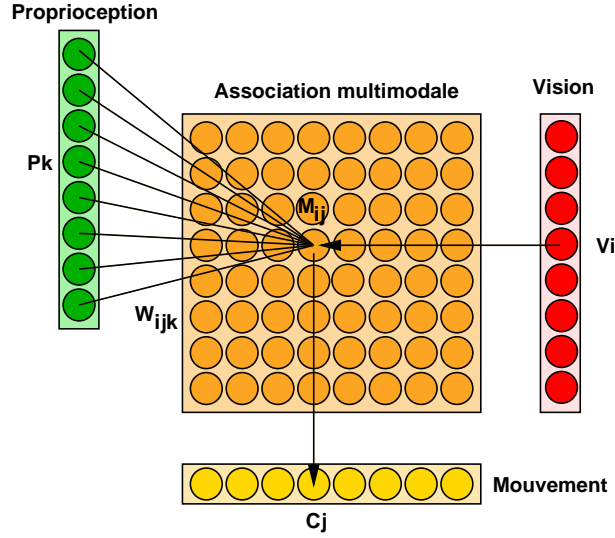


FIG. 3.9 – Modèle de transformation visiomotrice proposé par P. Baraduc. Il est composé d'une carte visuelle encodant la distance main-cible, d'une carte proprioceptive encodant les angles du bras, d'une carte motrice générant les mouvements du bras grâce aux synergies motrices et d'une carte associative permettant la transformation grâce à une connectivité réduite.

proprioceptive à travers les poids w_{ijk}) alors que celle entre la carte visuelle et la carte associative se fait par lignes (tous les neurones d'une ligne de la carte associative sont connectés au même neurone de la carte visuelle). La carte motrice utilise l'information multimodale proposée par la carte associative pour calculer son activité :

$$C_j = \sigma \left(\frac{1}{N} \times \sum_{i=1}^N M_{ij} - \tau \right)$$

Le facteur $\frac{1}{N}$ se justifie par le fait qu'un neurone moteur reçoit N connexions de la carte associative (une colonne entière) et le seuil τ permet au neurone de ne s'activer que lorsque la représentation multimodale est suffisamment intense. La structure de ce réseau ressemble ainsi fortement à celle d'un perceptron à une couche cachée, la couche d'entrée étant la réunion des cartes visuelle et proprioceptive avec toutefois une connectivité moindre entre les couches.

L'apprentissage de ce réseau se fait par le principe des balbutiements moteurs : dans une position articulaire θ^* donnée, on génère aléatoirement un profil d'activité de la carte motrice $(C_j)_{j \in [1..N]}$ que l'on interprète pour générer un déplacement articulaire et observer le déplacement visuel $\delta \vec{V}$ correspondant. Le but est que la carte associative présente un profil d'activité qui permette d'associer ce déplacement visuel au déplacement angulaire qui l'a provoqué. Pour cela, le réseau modifie les poids w_{ijk} entre la carte proprioceptive et la carte associative par la règle suivante :

$$\Delta w_{ijk} = \eta \times \left(\sum_{q=1}^N l_{iq} \times C_q \times V_j - M_{ij} \right) \times P_k$$

où $l_{iq} = \cos\left(\frac{2\pi(i-q)}{N}\right)$ est un terme de régulation de l'activité de la carte motrice. Cette règle d'apprentissage est similaire à celle utilisée dans les perceptrons, l'activité désirée des neurones de la couche cachée étant ici explicitement définie par le terme $\sum_{q=1}^N l_{iq} \times C_q \times V_j$ qui représente la corrélation entre les activités visuelle et motrice. Le terme l_{iq} permet de s'assurer que le réseau apprend à produire des activités motrices sinusoïdales (au niveau de la population) alors que les commandes motrices générées aléatoirement ne le sont pas.

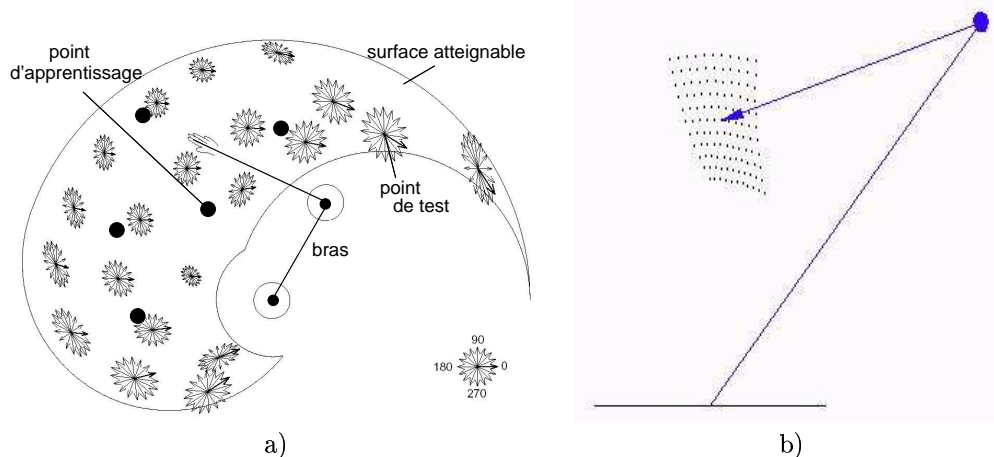


FIG. 3.10 – a) Résultat de l'apprentissage du réseau de P. Baraduc. Les points noirs montrent les cinq positions articulaires ayant servi à l'apprentissage, les autres points sont des positions de tests montrant la direction réelle du mouvement produit par le réseau en réponse à une direction de mouvement désirée. La flèche grasse correspond à une direction désirée de 0° (tiré de [Baraduc, 1999]). b) Illustration de la déformation entre la distribution des déplacements visuels et celle des déplacements articulaires. Pour un bras à deux degrés de liberté dans la position de la figure, la réalisation de déplacements angulaires uniformément répartis sur une grille se traduit par des déplacements visuels non-uniformes. Reproduite avec l'autorisation de H. Frezza-Buet.

L'apprentissage s'effectue autour de seulement quelques positions du bras dans l'espace de travail (ensemble des positions atteignables par le bras). Sur la figure 3.10-a, P. Baraduc n'a utilisé que cinq positions du bras différentes en effectuant pour chacune seize balbutiements moteurs uniformément répartis dans l'espace visuel. On peut alors observer que le réseau a une intéressante capacité de généralisation de cet apprentissage pour les positions de test : le mouvement obtenu pour une direction désirée donnée est correct pour la région où l'apprentissage a eu lieu et légèrement faussé lorsque la position du bras atteint les limites de l'espace de travail. Cette déformation sur les bords est due à la forte non-linéarité de la fonction apprise pour les valeurs extrêmes des angles : au centre de l'espace de travail, cette fonction est quasiment linéaire. Cette baisse de performance est due au fait qu'il n'y a qu'une couche de poids entre la carte proprioceptive et la carte associative (voir le problème du *ou exclusif* à la section 1.2.3).

L'inconvénient majeur de ce réseau est la contrainte qui porte sur la distribution des déplacements visuels en chaque point : les déplacements visuels utilisés pour l'apprentissage doivent être uniformément distribués dans l'espace visuel. Le problème vient de la non-linéarité de la relation entre les déplacements angulaires du bras et les conséquences visuelles : la figure 3.10-b montre un exemple de cette non-linéarité pour un bras à deux degrés de liberté. Dans cette position, si on effectue des déplacements angulaires choisis sur une grille rectangulaire, les déplacements visuels qui en découlent sont fortement déformés. Cette déformation est encore plus importante aux limites de l'espace de travail. Si l'on veut que le réseau apprenne correctement, il faut donc s'assurer que les balbutiements moteurs effectués génèrent des déplacements visuels uniformément distribués. Ce n'est possible qu'en connaissant la relation entre les déplacements visuels et les déplacements angulaires, c'est-à-dire le modèle indirect du bras qui est justement ce que l'on veut apprendre. Ceci explique le manque d'intérêt applicatif de ce modèle.

Cependant, au niveau conceptuel, ce réseau utilise des principes très intéressants dans le but de comprendre les transformations sensorimotrices effectuées dans le système nerveux central. En premier lieu, il est le premier modèle à proposer l'utilisation de représentations distribuées de la proprioception (un neurone décharge de façon monotone avec la position du bras) par opposition aux représentations tabulaires (un neurone s'active pour une position donnée du bras) des modèles classiques de transformation de

coordonnées [Albus, 1975, Bullock et al., 1993]. Ce principe permet d'éviter l'explosion combinatoire des représentations tabulaires pour lesquelles le nombre de neurones nécessaires pour apprendre une transformation augmente de façon exponentielle avec la précision désirée. Il permet de plus la généralisation de l'apprentissage de la transformation à des positions du bras jamais explorées pendant l'apprentissage.

En second lieu, on peut calculer pour chaque neurone de la carte motrice sa direction préférée (DP, direction visuelle pour laquelle son activité est maximale) et donc obtenir le vecteur de population (VP) à partir de la moyenne des directions préférées pondérée par l'activité (voir la section 2.2.2). P. Baraduc a pu observer que le VP de la carte motrice n'était pas forcément aligné avec la direction visuelle effective du mouvement : elle l'est au centre de l'espace d'apprentissage, mais s'en écarte relativement rapidement. Cela s'explique par le fait que les neurones moteurs sont associés à des directions d'action (ou synergies motrices) dont l'influence visuelle n'est pas la même dans des positions du bras différentes. Ce phénomène ne s'observe pas dans la carte associative, qui reçoit directement des informations visuelles. Ceci s'accorde très bien avec l'expérience de [Kakei et al., 1999] décrite à la section 2.2.2 ainsi qu'avec l'hypothèse de Todorov selon laquelle les propriétés « globales » des neurones du cortex moteur primaire, comme la sélectivité à la direction, à l'amplitude ou à la vitesse, ne sont que des effets secondaires de la géométrie du bras [Todorov, 2000].

Ce modèle est donc d'une grande importance théorique grâce aux concepts utilisés (codage distribué de la proprioception, effets de population, etc.) et aux prédictions expérimentales qu'il peut produire, mais s'est avéré peu utile d'un point de vue computationnel à cause de la condition sur la distribution des exemples d'apprentissage, comme j'ai pu l'expérimenter durant mon stage de DEA [Vitay, 2002].

3.2.2 Le modèle de Pouget

Dans le modèle de Baraduc, les informations visuelle et proprioceptive interagissent de façon additive au niveau des neurones de la carte associative. Si on observe ces neurones du point de vue uniquement de leur champ récepteur visuel, on constate que ce champ est fixe : la direction visuelle préférée d'un neurone associatif est toujours la même quelle que soit la position du bras. En revanche, l'activité maximale de ce neurone est modulée par la position du bras : le neurone sera plus ou moins actif pour sa direction visuelle préférée selon la région de l'espace de travail concernée. Ce phénomène de modulation de l'information visuelle par la proprioception du bras a été observé dans le cortex pariétal (dont LIP) par [Andersen et al., 1998]. Une modulation similaire d'aires pariétales par la position de l'œil [Andersen et al., 1985] ou de la tête [Brochier et al., 1995] a également été observée. Cette notion de modulation d'une représentation visuelle par la proprioception d'un effecteur est appelée *champ de gain* (*gain fields*). L'hypothèse proposée par Alexandre Pouget notamment dans [Pouget et Sejnowski, 1997] est que ces champs de gain observés sont mathématiquement un cas particulier des bases de fonctions (*basis functions*).

Toute fonction non-linéaire peut s'exprimer comme une somme (éventuellement infinie) de fonctions élémentaires pondérées par des coefficients. Les séries de Fourier en sont un exemple bien connu dans lequel les fonctions élémentaires sont des cosinus ou des sinus de périodes différentes. Pouget considère que les transformations sensorimotrices (qui sont des fonctions non-linéaires) peuvent s'effectuer en utilisant une représentation neuronale où chaque neurone encode une fonction élémentaire des informations visuelle et proprioceptive. Cette représentation est ensuite linéairement décodée pour produire le mouvement. Le choix des fonctions de base permettant cette transformation est quasiment infini, c'est pourquoi il est important d'observer la manière dont les champs de gain corticaux combinent la vision et la proprioception. De façon similaire à ce qui a été utilisé dans le modèle de Baraduc, les meilleures fonctions candidates par rapport à la biologie sont des produits de deux fonctions : gaussienne pour l'information visuelle (le champ récepteur visuel du neurone), sigmoïdale pour l'information proprioceptive (comparable à la fonction semi-linéaire du modèle de Baraduc).

$$\text{activité} = \text{gaussienne}(\text{vision}) \times \text{sigmoïde}(\text{proprioception})$$

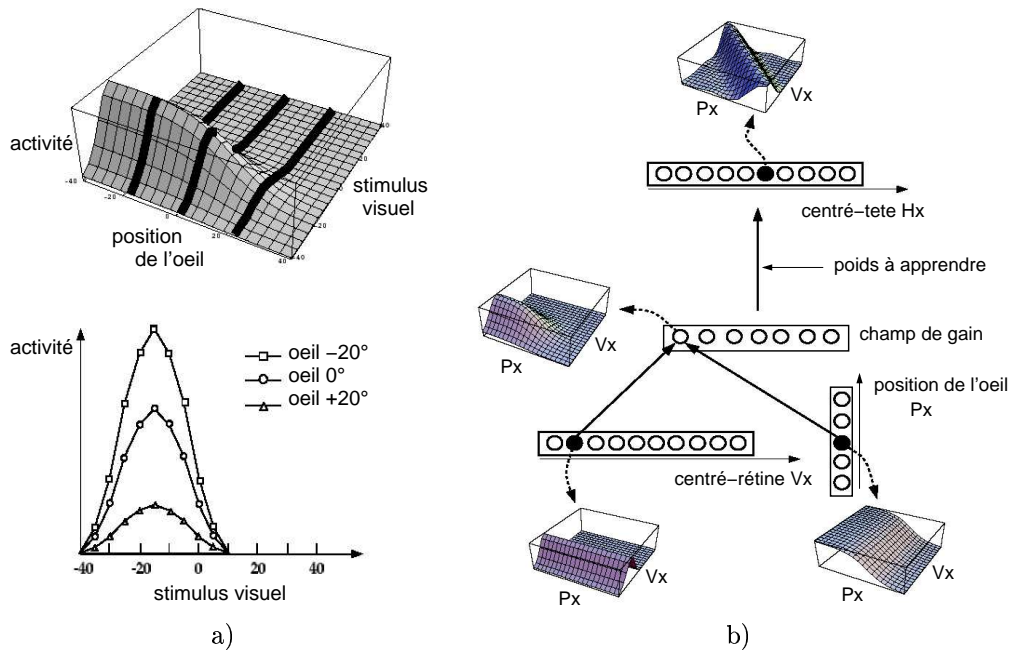


FIG. 3.11 – a) En haut : réponse d'un neurone dont l'activité est le produit d'une gaussienne centrée sur une position d'un stimulus visuel et d'une sigmoïde décroissant avec la position de l'œil dans l'orbite. En bas : pour trois positions données de l'œil, la direction visuelle préférée du neurone est toujours la même, mais l'amplitude de la réponse varie. b) Réseau permettant d'apprendre la transformation 1D entre un référentiel centré sur la rétine et un référentiel centré sur la tête en utilisant la position de l'œil dans l'orbite. Les cartes neuronales visuelle et proprioceptive servent de fonctions élémentaires à un champ de gain représentant toutes les combinaisons possibles entre la vision et la proprioception. Une couche de poids modifiables par apprentissage supervisé entre le champ de gain et une carte de sortie permet d'apprendre à représenter le stimulus visuel dans un référentiel centré-tête (indépendant de la position de l'œil). Les champs récepteurs de neurones des quatre cartes sont représentés dans l'espace visio-proprioceptif. Adaptés de [Pouget et Sejnowski, 1997].

La figure 3.11-a montre la réponse d'un neurone de ce type lors de la variation de la position horizontale d'un stimulus visuel et de la position horizontale de l'œil. Quelle que soit la position de l'œil, le neurone a toujours la même direction préférée, mais l'amplitude de la réponse varie (avec la sigmoïde) en fonction de la position de l'œil. L'utilisation d'une population de neurones de ce type dont les centres des gaussiennes et les seuils des sigmoïdes sont uniformément répartis permet alors de représenter le stimulus visuel dans un référentiel indépendant de la position de l'œil (lié à la tête). La figure 3.11-b montre l'architecture d'un réseau neuronal permettant cette transformation d'un référentiel centré sur la rétine à un référentiel centré sur la tête. Le champ de gain associe deux à deux tous les neurones des cartes visuelle et proprioceptive, créant ainsi une représentation multimodale distribuée de ces deux informations. Pour obtenir la position d'un stimulus visuel dans un référentiel centré sur la tête, il suffit d'apprendre de manière supervisée à exprimer l'information redondante du champ de gain dans une carte neuronale à l'aide d'une seule couche de poids.

Le principe de cette transformation est de rendre linéaire le problème de l'apprentissage en représentant les informations visuelle et proprioceptive dans un espace de grande dimension (l'ensemble des fonctions élémentaires). Le problème évident de ce type de solution (qui est également un des principes de base des *support vector machines* SVM) est l'explosion combinatoire générée par la base de fonction : le nombre de neurones nécessaires pour combiner la vision et la proprioception augmente exponentiellement avec la précision des espaces d'entrée. Un moyen d'éviter cet écueil est d'utiliser des neurones *sigma-pi* où la multiplication des informations visuelle et proprioceptive se fait directement au niveau des connexions vers la couche de sortie, comme décrit dans [Fix, 2005].

Malgré ce problème combinatoire, l'idée centrale du modèle de Pouget d'utiliser une représentation distribuée et multimodale comme support de l'apprentissage contraste avec le modèle précédent : le modèle de Baraduc apprend à créer une représentation multimodale adaptée à la transformation sensorimotrice, alors que celui de Pouget apprend à utiliser la représentation multimodale existante (potentiellement apprise par auto-organisation) pour effectuer la transformation. Biologiquement, il est impossible de trancher entre ces deux hypothèses, l'apprentissage neuronal se déroulant à la fois en amont (coté perception) de la représentation multimodale pariétale et en aval (coté action).

3.2.3 Enjeux et limites des modèles de transformation sensorimotrice

Nous avons présenté deux modèles complémentaires de transformation visiomotrice différant principalement par le lieu de l'apprentissage. Il en existe plusieurs autres comme par exemple [Salinas et Abbott, 1995], [Zipser et Andersen, 1988] ou [Droulez et Berthoz, 1991], dont proviennent certaines des idées des précédents modèles, ou les améliorations ultérieures comme [Sausser et Billard, 2005], [Frezza-Buet et Menard, 2005], [Fix, 2005] ou [Avillac et al., 2005] utilisant des connexions feedback entre les cartes perceptives ou motrice et la carte associative pour permettre des comportements dynamiques plus réalistes. Ces modèles reposent cependant tous sur la convergence vers une même carte neuronale d'informations visuelle et proprioceptive utilisées afin de produire un mouvement ou une représentation dans un autre référentiel. Cette représentation multimodale associative présente entre autres comme intérêt la distribution du calcul, la représentation non-tabulaire de la proprioception ainsi que la possibilité d'apprentissage par balbutiements moteurs.

Ces modèles utilisent en revanche des informations visuelles très différentes de l'image rétinienne : la plupart encodent le vecteur à deux dimensions entre la main et la cible sur une population de neurones sélectifs à une direction privilégiée. Si un tel phénomène a été observé dans MIP [Colby, 1991], il reste le problème de savoir comment une telle représentation peut être construite à partir d'une information visuelle rétinotopique et d'informations proprioceptives concernant le bras, le tronc, la tête et l'œil, ce qui est loin d'être trivial. Le nom de transformation visiomotrice appliqué à ces modèles est donc un peu excessif, étant donné que l'information traitée n'est pas purement visuelle mais déjà très intégrée. En plus de ce prétraitement qui n'est jamais réalisé de façon neuronale, la cible du mouvement est toujours unique : ces modèles ne prennent pas en compte le fait qu'une scène visuelle peut comporter

plusieurs cibles potentielles et n'expliquent pas comment le choix est fait de n'en représenter qu'une seule dans le référentiel centré sur la main. Il manque donc beaucoup de mécanismes neuronaux en amont de l'information visuelle utilisée par ces modèles pour qu'ils puissent être implantés sur une plate-forme robotique par exemple.

La connectivité des aires intrapariétales impliquées dans la représentation des stimuli visuels dans des référentiels liés aux différents effecteurs laisse penser que ces référentiels ne sont pas indépendants les uns des autres, mais liés. La vue classique (représentée sur la figure 3.12-a) consiste à considérer que les transformations de coordonnées permettant de passer d'un référentiel à un autre s'effectuent de façon hiérarchique : l'information visuelle est d'abord exprimée dans un référentiel centré sur l'œil qui est transformé pour devenir centré sur la tête, puis sur le tronc, puis sur le bras [Zipser et Andersen, 1988]. Une proposition alternative formulée par A. Pouget dans [Pouget et Sejnowski, 1997] est que ces différents référentiels peuvent n'être qu'un effet de bord des champs de gain pariétaux où la modulation par la proprioception (œil, tête, tronc et bras) s'effectuerait de façon graduelle sur une large population pariétale. Cette information multimodale très riche serait alors utilisée différemment par le cortex prémoteur selon l'effecteur engagé dans l'action. Cette hypothèse d'un gradient de modulation du champ de gain par la proprioception a l'avantage d'expliquer la diversité des réponses des neurones pariétaux qui ne sont pas réellement réparties par référentiels successifs, mais sont plutôt des modulations par la proprioception d'un même référentiel centré sur l'œil [Cohen et Andersen, 2002].

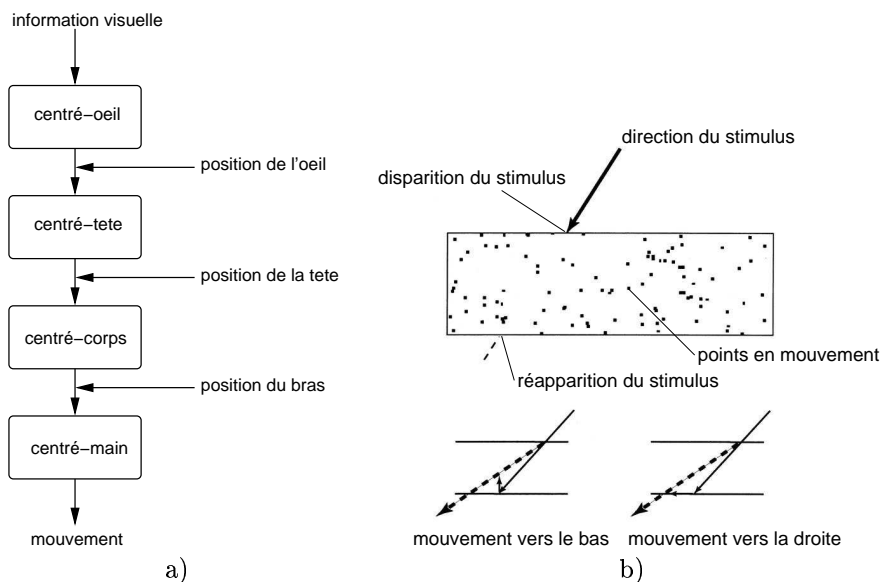


FIG. 3.12 – a) Vue classique du problème des transformations de coordonnées entre l'information visuelle exprimée dans un référentiel rétinien et les différents référentiels intermédiaires intégrant la proprioception de l'œil, de la tête et du bras. Adapté de [Pouget et Sejnowski, 1997]. b) Illusion de Duncker. En haut : un stimulus visuel se déplace dans une direction donnée avant de disparaître derrière un nuage de points se déplaçant de façon désordonnée dans une direction globale. La tâche pour le sujet est d'estimer où va réapparaître le stimulus. En bas : si le mouvement global du nuage est vers le bas ou la droite (resp. le haut ou la gauche), le sujet estime que le stimulus va ressortir plus à gauche (resp. droite) que sa trajectoire réelle.

Dans [Soechting et al., 2001], les auteurs ont utilisé l'illusion de Duncker pour montrer cette dépendance entre les représentations visiomotrices nécessaires à la coordination de l'œil et de la main. Cette tâche, illustrée sur la figure 3.12-b, consiste pour le sujet à observer un stimulus visuel en déplacement sur un écran mais qui disparaît derrière un nuage de points en mouvement désordonné mais dans une direction donnée. L'objectif pour le sujet est d'estimer, soit par une saccade oculaire, soit par pointage manuel,

l'endroit où réapparaîtra le stimulus. Le résultat de l'expérience est que les deux types de mouvement sont biaisés de la même manière par le déplacement du nuage : si les points se déplacent globalement vers la droite ou le haut, l'estimation est décalée vers la gauche par rapport à la trajectoire réelle du stimulus de façon proportionnelle à la vitesse du nuage. A l'inverse, si les points se déplacent vers la gauche ou le bas, l'estimation est trop à droite : il y a composition entre la vitesse du stimulus et celle du nuage. Si cette illusion est connue depuis longtemps [Duncker, 1929], il est intéressant de constater dans cette expérience que l'erreur observée lors du pointage manuel est fortement corrélée avec la position de l'œil après la saccade et les ajustements qui suivent (les saccades étant peu précises, l'œil effectue des micro-saccades pour corriger cette erreur [Becker et Fuchs, 1969]), plutôt qu'avec la saccade elle-même. L'hypothèse des auteurs est donc que c'est la direction du regard qui détermine la cible d'un mouvement manuel en l'absence d'information visuelle. Une copie efférente des saccades effectuées permettrait ainsi de mettre à jour la position d'un stimulus dans un référentiel lié au bras [Lewis et al., 1998]. Ceci est cohérent avec ce qui est connu des projections *feedback* de FEF sur le cortex pariétal.

Même s'il est possible d'atteindre avec la main un objet qui ne soit pas au centre de la rétine [Crawford et al., 2000], il semble donc que ce soit la position de l'œil qui guide la main lorsqu'aucune consigne particulière n'est donnée au sujet lors de tâches de coordination main/œil. La préparation d'un mouvement manuel se ferait ainsi principalement dans des coordonnées oculomotrices [Batista et al., 1999]. Le rôle des saccades (ou plus exactement de la direction du regard) dans la cognition spatiale est selon ces résultats beaucoup plus important que ne le laissait penser la vue classique des transformations sensorimotrices. Un mouvement moteur quelconque est d'abord exprimé dans un référentiel oculomoteur (même si la saccade n'est pas effectuée), puis adapté à l'effecteur. Cette notion correspond à la théorie prémotrice de l'attention, développée par l'équipe de G. Rizzolatti, dans laquelle l'attention visuelle, définie comme la préparation d'une saccade vers un endroit de l'espace, permet d'améliorer le traitement des informations visuelles présentes à cet endroit [Rizzolatti et al., 1987]. Nous allons dans la section suivante présenter les principaux résultats mettant en évidence cette notion d'attention visuelle.

3.3 L'attention visuelle

Bien que la notion d'attention soit complexe et chargée d'interprétations philosophiques, elle est facilement accessible à l'intuition. Un des pionniers de la psychologie moderne, William James, eut cette remarque désormais classique dans [James, 1890] :

Everyone knows what attention is. It is the taking possession of the mind, in clear and vivid form, of one out of what seem several simultaneously possible objects or trains of thought. Focalization, concentration of consciousness are of its essence. ...

On peut tenter de la définir comme la capacité de concentrer à un instant donné les capacités cognitives sur une partie restreinte des informations sensorielles ou sur des processus mentaux. Sur le plan visuel, cette capacité s'exprime par le fait que seule une partie de l'image rétinienne est réellement utilisée dans l'élaboration de plans moteurs ou de raisonnements cognitifs. Une preuve de cette restriction spatiale des traitements visuels est fournie par les expériences de *change blindness* présentées dans [O'Regan et Noë, 2001]². Si on présente à un sujet deux images ne différant que par un détail séparées par un écran blanc pendant quelques millisecondes, il est très difficile pour lui de trouver où a eu lieu le changement, même si ce changement est très important (disparition d'une aile d'avion, déplacement de Notre-Dame-De-Paris, etc.). Ceci s'explique par le fait que l'analyse visuelle d'une scène ne se fait pas en traitant globalement l'image rétinienne d'un seul coup, mais en analysant séquentiellement les différents points intéressants pour la compréhension, éventuellement à l'aide de saccades oculaires. L'analyse des mouvements oculaires lors de l'exploration d'une scène visuelle confirme d'ailleurs que le regard ne se porte que sur les régions intéressantes d'un point de vue sensoriel (pas besoin d'analyser finement un mur blanc, par exemple) ou cognitif (sur une photographie de personnes dans une pièce, si la tâche est d'estimer leurs âges, le regard

² Animations visibles à l'adresse <http://nivea.psycho.univ-paris5.fr>

se portera plutôt sur leurs visages, alors que si la tâche est de déterminer leur niveau social, il se portera plutôt sur le mobilier).

Alors que le cortex visuel dispose d'informations sur l'ensemble du champ visuel, comment expliquer que seule une portion restreinte en soit effectivement utilisée dans les processus cognitifs ? Dans cette section, nous allons d'abord présenter les effets de l'attention sur l'exploration d'une scène, puis montrer les observations expérimentales sur les changements que provoque l'attention sur l'activité des neurones du cortex visuel. Nous distinguerons ensuite deux types d'attention, l'attention *overt* qui utilise les saccades oculaires et l'attention *covert* qui ne les utilise pas afin de mettre en évidence la théorie prémotrice de l'attention.

3.3.1 Mise en évidence de l'attention visuelle

L'attention visuelle sur une partie de l'image rétinienne peut avoir deux origines : soit les propriétés visuelles d'un stimulus sont suffisamment contrastées par rapport au reste de l'image (par exemple un gros point rouge clignotant attire l'attention, on dit alors que ce stimulus est saillant), soit la tâche dans laquelle est impliqué le sujet nécessite de privilégier certaines caractéristiques visuelles (par exemple trouver un objet rouge dans une scène). Ces deux origines créent deux formes d'attention différentes : l'attention *bottom-up* qui est induite par les stimuli (*stimulus-driven*) et l'attention *top-down* qui est induite par la tâche (*task-driven*).

Une mise en évidence intéressante de l'attention a été faite dans [Treisman et Gelade, 1980]. Sur les figures 3.13-a à 3.13-c, on peut observer des exemples de configurations visuelles dans lesquelles un seul élément diffère des autres :

- *recherche parallèle* : dans les configurations de la figure 3.13-a, le singleton ne diffère des autres éléments que par une caractéristique visuelle fondamentale comme l'orientation (à gauche) ou les intersections (au centre, repérer un 'X' parmi des 'T'). Dans ce cas, comme le montre la figure 3.13-d, le temps de réponse pour trouver le singleton ne dépend que très peu du nombre total d'éléments dans la configuration : c'est comme si le singleton « sautait aux yeux » de l'utilisateur (phénomène de *pop-out*) par ses caractéristiques différentes du reste de l'image. Ce type de recherche est appelé recherche simple ou recherche parallèle.
- *recherche séquentielle* : dans les configurations de la figure 3.13-b, le singleton possède une caractéristique visuelle en commun avec les autres éléments : couleur/orientation à gauche, angularité au centre (un 'T' parmi des 'L'). La figure 3.13-d montre alors que le temps de réaction moyen augmente linéairement avec le nombre d'éléments dans la configuration : c'est comme si le sujet devait analyser un à un (sans forcément effectuer de saccade) tous les éléments jusqu'à trouver le bon. Ce type de recherche est appelé recherche séquentielle ou *conjunction search*.

Parmi les exceptions à ces principes, notons que les configurations de droite des figures 3.13-a et 3.13-b représentent toutes les deux des gradients (de luminosité ou de couleur), mais que seule la première a un effet *pop-out* à cause de l'interprétation tridimensionnelle qu'il est possible d'en faire : les boules 3D semblent illuminées par la droite, sauf le singleton qui est ainsi rapidement repéré. La figure 3.13-c montre également une asymétrie dans la recherche d'éléments : alors que trouver la lettre 'Q' parmi des 'O' est une recherche parallèle (à gauche), trouver la lettre 'O' parmi des 'Q' est une recherche séquentielle [Treisman et Gormican, 1988].

Suite à cette découverte expérimentale, [Treisman et Gelade, 1980] ont formulé la *Feature-Integration Theory* (FIT) selon laquelle les différentes composantes visuelles (couleur, orientation, etc.) sont traitées dans des cartes primaires différentes par le cerveau, ce qui correspond aux découvertes de la même époque sur la spécificité fonctionnelle des différentes aires visuelles (section 3.1). Se pose alors le problème de la cohérence des représentations visuelles d'un même objet : sa vitesse et sa couleur, par exemple, sont extraites dans des cartes différentes. Comment le cerveau peut-il alors lier ces deux informations pour

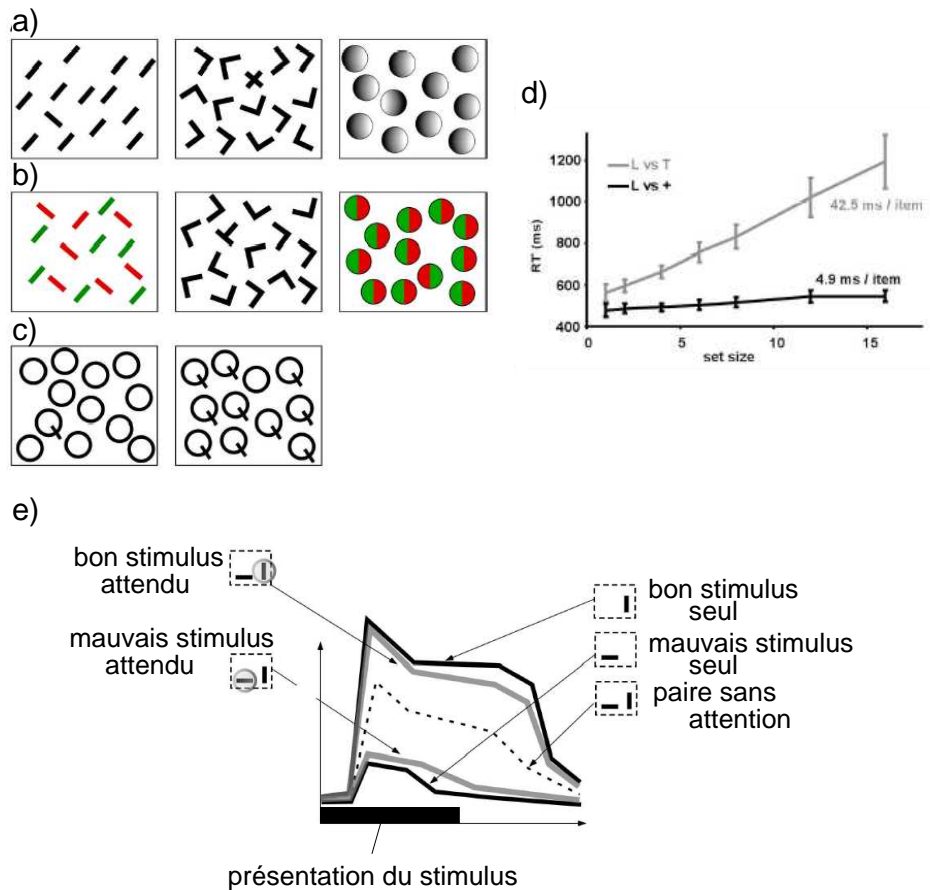


FIG. 3.13 – a) Ensembles de stimulus permettant une recherche parallèle. b) Ensembles de stimulus nécessitant une recherche séquentielle. c) Exemple d'asymétrie de recherche : rechercher un 'Q' parmi des 'O' peut se faire en parallèle, alors que rechercher un 'O' parmi des 'Q' se fait de manière séquentielle. d) Mesure des temps de réaction (RT) lors de la recherche du stimulus différent dans les configurations centrales des figures a (un 'X' parmi des 'L') et b (un 'T' parmi des 'L'). On note que les temps de réaction augmentent très peu avec le nombre d'items dans la configuration a (recherche parallèle) alors qu'ils augmentent linéairement avec la configuration b (recherche séquentielle). e) Activité d'un neurone de V4 lors de la présentation de stimuli dans son champ récepteur. A droite on observe la réponse du neurone à son stimulus préféré (réponse forte au « bon stimulus »), à un autre stimulus (réponse faible au « mauvais stimulus ») et à la présentation simultanée des deux (réponse intermédiaire à la paire). A gauche, quand un des deux stimuli est sous l'effet de l'attention (à cause de la tâche), la réponse du neurone à la présentation de la paire se rapproche de celle observée lors de la présentation du stimulus attendu seul : forte si le bon stimulus est attendu, faible si c'est le mauvais stimulus. Figures a), b), c) et d) adaptées de [VanRullen et al., 2004]. Figure e) adaptée de [Reynolds et Desimone, 1999].

percevoir globalement l'objet ? Ce problème est appelé le problème du *binding* et reste encore énigmatique aujourd'hui. La *Feature-Integration Theory* propose que l'attention serve de lien entre les différentes caractéristiques visuelles d'un objet : seule la région de l'espace visuel soumise à l'attention verrait ses caractéristiques visuelles *liées* dynamiquement pour être traitées globalement. Une recherche parallèle ne nécessite alors que d'utiliser une caractéristique visuelle tandis qu'une recherche séquentielle nécessite de déplacer un point d'attention sur les différents objets potentiellement candidats, ce qui ne peut se faire que séquentiellement. Cette notion de point d'attention (ou focus) spatial qui doit être déplacé dans l'espace visuel est aussi appelée la métaphore du faisceau lumineux (*spotlight metaphor*) dans laquelle l'attention agirait comme une lampe-torche illuminant une région de l'espace visuel.

Outre que cette théorie ne précise pas le mécanisme neuronal permettant de lier dynamiquement les attributs visuels d'une région de l'espace, des expériences ultérieures ont conduit A. Treisman à modifier la théorie pour tenir compte de la trop grande rigidité de la dichotomie recherche parallèle / recherche séquentielle [Treisman et Sato, 1990]. La recherche visuelle s'effectuerait plutôt selon un gradient lié à la difficulté de la tâche : plus la tâche est complexe, plus la recherche sera séquentielle [McLeod et al., 1991, Wolfe, 1998]. Toutefois, cette théorie, même caricaturale dans sa formulation originelle, a l'avantage de proposer une explication structurelle des notions d'attention *bottom-up* et *top-down* : la compétition spatiale à l'intérieur des cartes primaires permet les effets de *pop-out* pour une dimension visuelle tandis que l'influence du déplacement du *spotlight* attentionnel est liée à la tâche cognitive. L'attention *bottom-up* est ainsi appelée dans la FIT « vision pré-attentive », réduisant l'attention à son aspect *top-down*.

3.3.2 Corrélats neuronaux de l'attention visuelle

D'après la Feature-Integration Theory, le rôle de l'attention est de lier dynamiquement les différentes composantes visuelles d'un même endroit de l'espace visuel traitées séparément par le cortex visuel. Si cette théorie est cohérente, il doit être possible d'observer des traces de ce lien dynamique, ou tout du moins observer un comportement différent des neurones du cortex visuel selon que leur champ récepteur est sous l'effet de l'attention ou non. Ces effets de l'attention sur l'activité des neurones sont appelés *corrélats neuronaux de l'attention* et ont fait l'objet de nombreuses recherches ces vingt dernières années.

Dans [Moran et Desimone, 1985], les auteurs ont mis en évidence l'effet de l'attention sur le comportement de neurones de V4, TE et TEO. Sur la figure 3.13-e, on peut observer la réponse d'un neurone de V4 chez le singe à la présentation de stimuli sous diverses conditions. Si l'on suppose que ce neurone est sensible à une orientation privilégiée dans son champ récepteur (ici verticale), on obtient les cas suivants :

- présentation d'une barre orientée dans la direction préférée du neurone : ce stimulus est appelé « bon stimulus ». La réponse du neurone est alors forte ;
- présentation d'une barre orientée dans une direction différente de la direction préférée du neurone (par exemple horizontale) : ce stimulus est appelé « mauvais stimulus ». La réponse du neurone est alors faible ;
- présentation du bon et du mauvais stimulus en même temps dans le champ récepteur du neurone. La réponse du neurone est alors intermédiaire entre la réponse au bon et celle au mauvais stimulus.

Lorsque la tâche dans laquelle le singe est impliqué nécessite de porter son attention sur un des deux stimuli présentés en même temps dans le champ récepteur de ce neurone, on observe que sa réponse devient quasiment identique à celle du stimulus attendu seul. Le fait de prêter attention à un stimulus augmente ainsi artificiellement son contraste par rapport aux autres stimuli et favorise le traitement de ses caractéristiques visuelles par rapport aux autres.

Cette *interaction suppressive* entre stimuli à l'intérieur du champ récepteur d'un neurone de V4 ou du cortex inférotemporal (TE et TEO) a été étendue à l'aire V2 par [Luck et al., 1997] et [Reynolds et Desimone, 1999], tandis que [Treue et Maunsell, 1996] l'ont observée dans les aires MT et MST impliquées dans la détection du mouvement. Elle n'est cependant pas le seul effet de l'attention sur

l'activité neuronale : les neurones de V1, dont la petite taille des champs récepteurs ne permet pas de distinguer deux stimuli, voient leur activité modulée par l'attention spatiale [Motter, 1993]. Dans cette expérience, un neurone de V1 sélectif à une orientation donnée était enregistré pendant que l'attention du singe devait se porter sur différents éléments d'une scène visuelle. Lorsque l'attention était portée dans le champ récepteur du neurone, son activité augmentait significativement alors que l'influx visuel restait le même. Une telle modulation de l'activité de V1 par l'attention a été confirmée électrophysiologiquement [Vidyasagar, 1998] et par IRMf [Kastner et al., 1998, Watanabe et al., 1998]. Le même phénomène a été observé dans le cortex pariétal [Colby et al., 1996] et V3A [Nakamura et Colby, 2000] qui sert de relais entre V1 et le cortex pariétal, montrant que l'attention n'influence pas seulement la voie ventrale.

Quel est le rôle fonctionnel de cette modulation de l'activité neuronale par l'attention ? Selon les auteurs, cette modulation représente un effet *winner-take-all* [Lee et al., 1999], un contrôle du gain [McAdams et Maunsell, 1999], une augmentation du contraste [Reynolds et Desimone, 1999] ou du rapport signal-à-bruit [Carrasco et al., 2000]. Le dénominateur commun de ces interprétations est que l'attention tend à restaurer la représentation neuronale d'un objet d'intérêt qui serait obtenue si des distracteurs, du bruit ou un faible contraste ne la perturbait pas. Cette idée est à la base du paradigme de *compétition biaisée* introduit par [Desimone et Duncan, 1995] et directement inspiré de la Feature-Integration Theory. Dans ce paradigme, les stimuli visuels sont en compétition pour utiliser les ressources neuronales et ainsi être représentés de manière utile pour le comportement. Par exemple dans l'expérience de [Moran et Desimone, 1985], le bon et le mauvais stimulus sont en compétition pour dominer la réponse du neurone. En l'absence d'attention, la réponse du neurone est intermédiaire car le contraste des deux stimuli ne leur permet pas de se départager, ce qui risque de nuire à la compréhension de la scène visuelle : la représentation des deux stimuli dans la voie ventrale sera une moyenne des représentations des stimuli seuls, ce qui risque d'être ambigu. Le rôle de l'attention est alors de biaiser la compétition entre les stimuli et ainsi favoriser la représentation neuronale des caractéristiques visuelles de l'objet attendu : celui qui a la plus grande importance comportementale.

L'attention permet de lever l'ambiguïté sur le codage par population utilisé dans la voie ventrale (peu spatiale) : au lieu d'obtenir un codage moyen de toute la scène visuelle, il n'y a à chaque instant que le codage de l'objet attendu. Ceci explique qu'il soit nécessaire d'utiliser une recherche séquentielle pour trouver un objet dans une scène lorsqu'il partage une composante visuelle avec les distracteurs et ne peut donc être trouvé par compétition dans cette composante. La reconnaissance visuelle complexe est ainsi un *bottleneck* ne permettant de traiter qu'un seul objet à la fois.

3.3.3 Modèles utilisant une carte de saillance

Parallèlement à ces travaux théoriques et expérimentaux, des modélisateurs ont utilisé ces avancées pour créer des modèles de recherche visuelle permettant d'expliquer comment l'attention peut servir à lier dynamiquement les caractéristiques visuelles d'un stimuli. Nous ne présenterons pas les modèles trop éloignés du fonctionnement cérébral (dont on trouvera toutefois une excellente revue dans [Heinke et Humphreys, 2005]) mais nous concentrerons dans cette section sur les modèles utilisant le concept de *carte de saillance* introduit dans [Koch et Ullman, 1985]. Dans cet article, les auteurs ont considéré que les différentes caractéristiques visuelles (orientation, couleur, etc.) sont représentées dans des cartes rétiniotopiques séparées et parallèles, ce qui est en accord avec la Feature-Integration Theory. Comme on peut le voir sur la figure 3.14 en haut, ces cartes se projettent ensuite sur une autre carte rétiniotopique appelée *carte de saillance* (ou *saliency map*) qui somme la valeur de chaque caractéristique extraite dans les cartes primaires en chaque point de l'image : l'activité d'un neurone de la carte de saillance reflète donc l'importance visuelle du point situé dans son champ récepteur. Un point de l'image peut ainsi être important à cause d'un fort contraste (forte activité dans la carte primaire extrayant les contrastes) ou bien à cause d'un contraste moyen en mouvement (moyenne activité dans les deux cartes primaires extrayant le contraste et le mouvement). Cette importance visuelle s'appelle la saillance et s'explique par l'attention bottom-up : le point le plus saillant attire l'attention par ses caractéristiques propres.

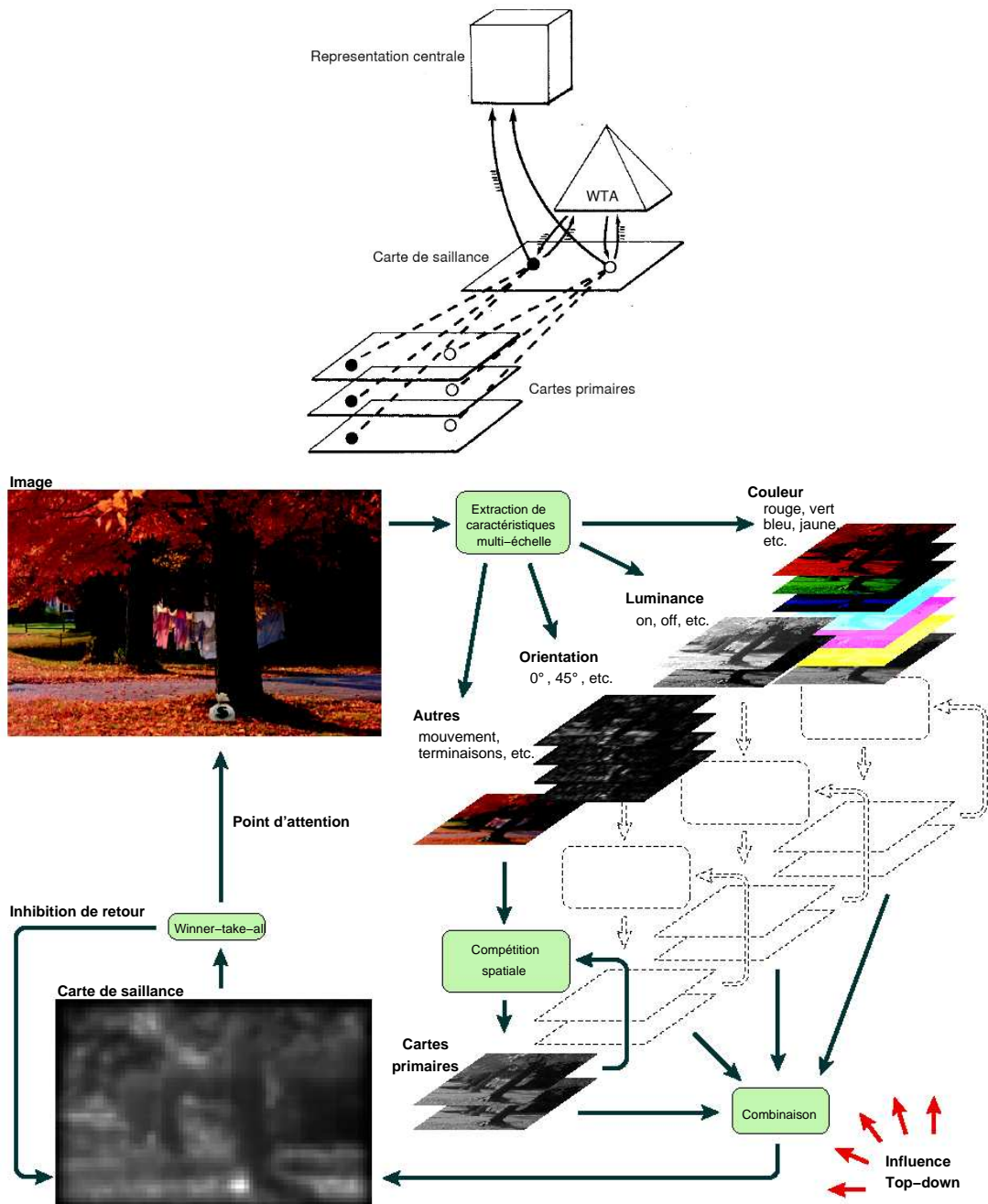


FIG. 3.14 – En haut : modèle de [Koch et Ullman, 1985]. L'image est décomposée selon différentes caractéristiques dans des cartes primaires qui convergent ensuite point à point vers une carte de saillance. Un mécanisme de *winner-take-all* (WTA) assure la sélection des points les plus saillants par ordre décroissant. Le point d'attention voit ses caractéristiques visuelles redirigées vers une représentation centrale. En bas : modèle de [Itti et Koch, 2001]. L'extraction multi-échelles des caractéristiques visuelles (couleur, luminance, orientation, mouvement, etc.) permet d'obtenir des cartes primaires où une compétition locale permet d'amplifier le contraste. Ces cartes primaires sont combinées dans une carte de saillance où un algorithme *winner-take-all* permet de focaliser les points saillants par ordre décroissant. Un biais *top-down* permet de pondérer l'influence de chaque carte primaire dans la carte de saillance.

Pour créer un effet d'attention, Koch et Ullman appliquent un algorithme de type *winner-take-all* sur la carte de saillance afin de déterminer le point le plus saillant, considéré comme le point d'attention. Les caractéristiques visuelles de ce seul point sont ensuite envoyées vers un module de représentation centrale capable d'analyser et reconnaître l'objet situé autour de ce point d'attention. Une fois cette analyse terminée, le point d'attention est inhibé activement (sa saillance est forcée à être nulle) et le deuxième point le plus saillant devient le gagnant de la compétition. Cet algorithme permet ainsi de parcourir séquentiellement tous les points saillants de l'image par ordre décroissant, reproduisant à la fois la recherche parallèle (le point le plus saillant est celui qui « *pop-out* » de l'image et est analysé en premier) et la recherche séquentielle (le point d'attention se déplace sur les points saillants jusqu'à ce que la représentation centrale concorde avec ce qui est recherché).

Etant le premier modèle neuronal utilisant cette notion de carte de saillance, cette architecture a été modifiée par la suite, en particulier dans la série des Guided Search [Wolfe, 1994, Wolfe et Gancarz, 1996], le modèle de [Cave, 1999] ou celui de [Itti et Koch, 2001]. Même si ces versions diffèrent par les modèles de neurones utilisés, l'architecture et le principe restent les mêmes, ce qui est illustré sur la figure 3.14 en bas avec le modèle de [Itti et Koch, 2001]. Outre l'utilisation de cartes primaires extrayant un grand nombre de caractéristiques visuelles (couleur, luminance, orientation, etc.) à différentes échelles (depuis le pixel jusqu'à l'image entière), et d'une carte de saillance intégrant ces différentes cartes, la grande différence avec le modèle de [Koch et Ullman, 1985] est l'utilisation de connexions *feedback* modulant l'importance relative des cartes primaires dans le calcul de la saillance. Comme le prévoit le paradigme de compétition biaisée, les différentes caractéristiques visuelles d'une région de l'image sont en compétition pour être considérées comme saillantes. Le rôle des connexions *feed-back* lors de la recherche d'un objet rouge par exemple est alors de favoriser les régions actives de la carte primaire extrayant la couleur rouge dans la compétition au sein de la carte de saillance.

La qualité de la décomposition de l'image en cartes primaires (50 cartes décomposant la couleur, l'orientation et la luminance à six échelles spatiales) permet d'obtenir de bonnes performances sur des images réelles : on trouvera des vidéos sur le site de Laurent Itti <http://ilab.usc.edu/bu/>. Deux critiques sont néanmoins formulables à l'encontre de ce type de modèle :

- l'existence d'une carte de saillance dont les neurones représentent l'importance comportementale des stimuli (via le biais attentionnel) et non l'ensemble de la scène visuelle est toujours controversée. Certains auteurs ont trouvé un comportement similaire dans V1 [Zhaoping, 2002], les colliculi supérieurs [Kustov et Robinson, 1996], le noyau pulvinar du thalamus [Shipp, 2004], les *frontal eye fields* [Thompson et al., 2005] ou l'aire LIP du cortex pariétal [Gottlieb et al., 1998, Colby et Goldberg, 1999]. Cette multiplicité d'aires candidates laisse penser que la notion d'une unique carte de saillance n'est pas valable et que la représentation de la saillance d'une scène visuelle est plutôt distribuée sur l'ensemble des aires impliquées dans le traitement spatial de la vision.
- le déplacement du point d'attention sur les points saillants par ordre décroissant n'est possible que sur des images fixes et non bruitées : il ne peut y avoir en particulier de saccade oculaire sur les points attendus sans que la recherche séquentielle ne soit réinitialisée. Nous allons pourtant voir dans la section 3.3.4 que les effets de l'attention sont identiques et impliquent les mêmes structures cérébrales avec ou sans mouvement oculaire.

3.3.4 Théorie prémotrice de l'attention

Les expériences mettant en évidence l'effet de l'attention sur l'activité neuronale portent sur des neurones dont le champ récepteur peut se situer dans tout l'espace visuel. Elles sont généralement conçues en forçant le sujet à maintenir son œil fixe et à réagir après analyse de la scène visuelle. Ce n'est pourtant pas le mode de recherche visuelle le plus naturel étant donné l'importance des saccades dans la compréhension d'une scène [Yarbus, 1967]. Le type d'attention utilisant les saccades oculaires pour centrer un objet sur la fovea est appelée *attention overt* tandis que celle portant sur des objets péri-fovéaux sans mouvement oculaire est appelée *attention covert*. Ces deux types d'attention, fonctionnellement différents, utilisent-ils

des structures neuronales identiques, indépendantes ou recouvrantes ?

Dans [Posner et Petersen, 1990], les auteurs défendent l'idée que l'attention est générée par un système supramodal anatomiquement séparé du traitement des flux sensorimoteurs. Ce système supramodal serait capable de moduler le traitement des informations sensorimotrices sans en faire partie, en étant en quelque sorte hiérarchiquement supérieur à l'ensemble du système sensorimoteur. En particulier, l'attention covert serait alors totalement indépendante du déclenchement d'une saccade (attention overt). Une hypothèse plus séduisante car moins centralisatrice est la *théorie prémotrice de l'attention* proposée dans [Rizzolatti et al., 1987] et étendue dans [Chelazzi et al., 1993]. Selon eux, l'attention est au contraire complètement modulaire et dépendante des flux sensorimoteurs. L'attention covert n'est alors que la conséquence de l'activation des circuits neuronaux impliqués dans la préparation d'une saccade oculaire. Seule la décision de déclencher ou non la saccade diffère entre les deux modes d'attention : c'est le point d'attention covert qui sert de cible à la saccade oculaire si celle-ci est déclenchée [Kowler et al., 1995].

De nombreuses expériences neurophysiologiques étayaient cette hypothèse : on en trouvera une excellent revue dans [Craighero et al., 1999]. Parmi les plus convaincantes, on notera l'expérience de [Sheliga et al., 1995] montrant que porter son attention sur un stimulus périphérique dévie la trajectoire des saccades vers ce stimulus. Réciproquement, la position de l'œil influe sur la capacité à diriger l'attention covert sur un stimulus [Craighero et al., 2004]. Parmi les aires impliquées dans la préparation des saccades, nous avons vu que les frontal eye fields ont un rôle central et sont capables de provoquer un mouvement moteur. Si on stimule électriquement une région de FEF en dessous du seuil de déclenchement d'une saccade (toute stimulation supplémentaire déclencherait une saccade), on observe que les capacités de discrimination du sujet à l'endroit de la saccade « préparée » sont augmentées, ce qui est équivalent à ce qui se passe lorsque le sujet porte son attention covert à cet endroit [Moore et Fallah, 2001]. Simuler la préparation d'une saccade dans FEF attire l'attention sur la portion du champ visuel qui est la cible de cette saccade.

Les structures cérébrales impliquées dans le déploiement de l'attention covert sont ainsi les mêmes que celles préparant les saccades oculaires : LIP, FEF, SEF, les colliculi supérieurs, le noyau pulvinar du thalamus [Colby et al., 1996, Nobre et al., 1997, Corbetta, 1998, Gitelman et al., 1999]. Tous ces résultats expérimentaux indiquent donc que l'attention n'est pas produite par une structure indépendante des flux sensorimoteurs, mais qu'elle est au contraire une conséquence de l'activation des circuits permettant la préparation des saccades oculaires. Ceci permet ainsi de mieux comprendre comment le cerveau sélectionne la cible d'un mouvement moteur parmi un vaste espace sensoriel : le rôle de l'attention est de permettre une meilleure discrimination d'une région de cet espace en simulant un mouvement vers elle.

Conclusion

Nous avons vu dans ce chapitre de quelle manière le cortex visuel sépare le traitement spatial d'une scène visuelle (comment agir sur un stimulus) du traitement de ses caractéristiques (reconnaitre un stimulus). La voie ventrale se distingue par des champs récepteurs de plus en plus larges et de plus en plus complexes selon l'axe cortex visuel primaire \rightarrow cortex inférotemporal. La voie dorsale a pour particularité d'être insensible à la nature d'un stimulus pour ne représenter que sa position spatiale par rapport à un effecteur donné (œil, tête, tronc, bras). La relative séparation de ces deux voies pose le problème du *binding* : comment lier la représentation neuronale d'un stimulus dans TE (par exemple) à sa représentation spatiale relative à la position de la main dans MIP ?

Concernant la voie dorsale, nous avons vu qu'il existe un certain nombre de modèles efficaces et capables d'apprendre la relation entre un vecteur représentant l'écart entre la main et la cible d'une part, et le vecteur de déplacement angulaire permettant de rapprocher la main de la cible d'autre part. Ces modèles ont pour caractéristique d'utiliser une représentation monotone de la proprioception du bras, conformément aux résultats expérimentaux. Cette représentation de la proprioception permet de réaliser

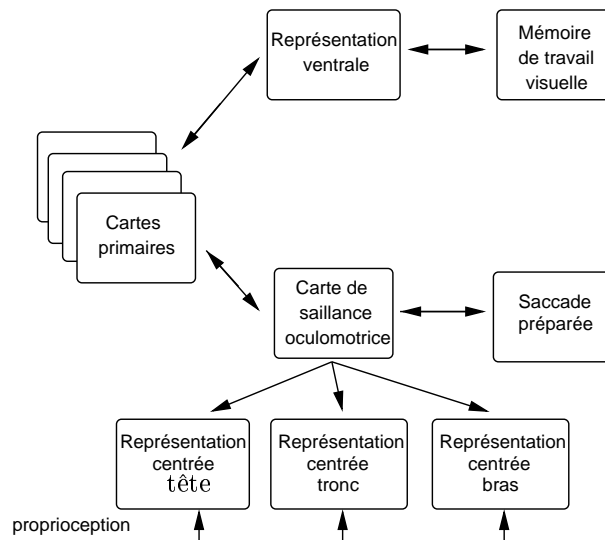


FIG. 3.15 – Schéma de principe des transformations sensorimotrices. Une fois l'image décomposée dans les cartes primaires, la voie ventrale représente la scène visuelle de manière distribuée et interagit avec la mémoire de travail visuelle. La voie dorsale représente l'espace visuel par une carte de saillance qui permet de préparer une saccade oculaire vers ce qui est considéré comme le point d'attention. La carte de saillance sert ensuite de référentiel oculomoteur pour les champs de gain permettant de représenter le stimulus-cible dans des référentiels liés aux effecteurs.

des champs de gain, permettant un passage progressif d'un référentiel à un autre. Si le mécanisme des champs de gain commence à être bien compris, il reste le problème de l'architecture globale des différentes transformations possibles. Les différentes représentations liées aux effecteurs s'enchaînent-elles de façon hiérarchique (œil → tête → tronc → bras) ou ont-elles toutes la même base oculomotrice comme proposé dans [Pouget et Sejnowski, 1997] ?

L'avantage d'utiliser un référentiel oculomoteur comme base de toutes les transformations sensorimotrices est d'unifier les différentes opérations cognitives opérables sur l'espace perceptif, comme par exemple la sélection de la cible qui n'est jamais évoquée dans les modèles de transformation sensorimotrice. En effet, l'espace visuel comporte généralement plusieurs cibles potentielles qui ne se distinguent pas forcément par leurs caractéristiques visuelles intrinsèques (on ne désire pas forcément saisir l'objet le plus lumineux) mais par leur intérêt comportemental : le stimulus permettant de satisfaire un but doit être sélectionné parmi l'ensemble de la scène visuelle. C'est l'intérêt de la notion d'attention visuelle, en particulier sa composante *top-down* : elle permet de favoriser un stimulus parmi les autres pour que sa représentation dans la voie ventrale devienne prépondérante par rapport aux autres stimuli (compétition biaisée).

Si l'attention spatiale sur une région de l'espace visuel permet de favoriser la représentation ventrale du stimulus présent à cet endroit, l'attention fonctionne aussi dans l'autre sens : en recherchant les stimuli possédant certaines caractéristiques visuelles dans la voie ventrale, l'attention permet de favoriser la représentation des régions de l'espace visuel possédant ces caractéristiques dans la voie dorsale : c'est la *feature-based attention*. Cette dualité peut s'interpréter comme l'influence d'un *a priori* sur les représentations des voies dorsale (par préparation d'une saccade vers une région visuelle donnée) et ventrale (par retenue en mémoire de travail de la représentation d'un objet-cible) se propageant via les connexions feedback sur les cartes primaires : c'est l'hypothèse de la réentrée [Seth et al., 2004, Hamker, 2005b]. Cette hypothèse n'a pas besoin de carte de saillance ni de focus attentionnel unique pour expliquer le phénomène d'attention : l'attention émerge par l'interaction dynamique des voies ventrale et dorsale. Les modèles de [Lanyon et Denham, 2004] et [Hamker, 2005a] étant à ce jour les seuls modèles utilisant

cette idée, nous n'avons pas eu le temps durant cette thèse d'exploiter complètement cette hypothèse dans nos travaux, ce qui fait que nous avons utilisé une carte de saillance comme entrée au modèle que nous proposons dans le chapitre 4. Toutefois, les principes que nous avons utilisés dans ce modèle restent *a priori* valides avec l'hypothèse de la réentrée.

Sur la figure 3.15, nous proposons un schéma de principe résumant les flux d'informations permettant de réaliser des transformations sensorimotrices. Après décomposition de l'image dans des cartes primaires similaires à [Itti et Koch, 2001], les différentes cartes de la voie ventrale représentent les différents éléments de la scène visuelle de manière distribuée et non-spatiale. Cette représentation est en interaction avec une mémoire de travail visuelle retenant la représentation d'un objet à rechercher (sa couleur, sa forme, etc.). Lorsqu'on veut que le système trouve cet objet dans l'image, la représentation ventrale de ses caractéristiques est favorisée afin que les connexions feedback vers les cartes primaires amplifient les neurones détectant ces caractéristiques. Dans la voie dorsale, ces neurones auront une saillance plus importante que les autres objets, ce qui fait que l'endroit où se trouve cet objet sera préférentiellement la cible d'une saccade oculaire. La préparation de cette saccade aura également un effet amplificateur sur la saillance de l'objet, ce qui permet aux champs de gain transformant le référentiel oculomoteur de la carte de saillance en référentiels centrés sur les effecteurs de préparer le mouvement vers cet objet.

Ce schéma de principe nous semble cohérent avec ce que nous avons compris des études neurobiologiques. Il est cependant très complexe à implémenter d'un point de vue informatique vu le nombre d'aires impliquées. En particulier, la voie ventrale est très demandeuse en calculs si nous voulons utiliser des images réelles issues de la caméra d'un robot. Nous avons donc choisi de nous concentrer sur un aspect particulier de ce modèle qui est la préparation de la saccade à effectuer et la gestion de la recherche séquentielle.

Chapitre 4

Un modèle de contrôle spatial du point d'attention

La connaissance tue l'action, pour agir il faut que les yeux se voilent d'un bandeau d'illusion.

Friedrich Nietzsche
La naissance de la tragédie, 1872

Introduction

Dans le cadre du projet européen Mirrorbot ³, nous avons été amenés à nous intéresser à un scénario dans lequel un robot doit évoluer dans une pièce comportant divers objets (des fruits) sur lesquels il doit agir de façon sélective. Ce type de comportement nécessite de reconnaître les objets à partir de l'image de la caméra mobile du robot et de pouvoir les localiser spatialement pour agir dessus (se diriger vers eux pour les saisir, par exemple). La notion de recherche visuelle séquentielle présentée au chapitre 3 nous a alors paru intéressante pour pouvoir isoler chaque objet les uns après les autres. Le problème des modèles d'attention visuelle que nous avons présentés est qu'ils fonctionnent sur des images statiques, c'est-à-dire que le déplacement du point d'attention se fait sur les points les plus saillants par ordre décroissant à condition que ceux-ci ne se déplacent pas sur l'image. Un tel fonctionnement est gênant pour un robot en mouvement et dont les cibles peuvent elles-aussi se déplacer.

Nous avons donc été amenés à nous intéresser à un mécanisme permettant de parcourir les différents points saillants d'une scène visuelle même si ceux-ci sont en mouvement par rapport à l'image. Dans les modèles décrits précédemment, le déplacement du point d'attention sur les différents points saillants s'effectue par un simple mécanisme de feedback inhibiteur sur les points déjà visités. Ceci est inspiré par la notion d'*inhibition de retour* découverte dans [Posner et Cohen, 1984]. Nous présenterons dans la section 4.1 les principaux résultats expérimentaux mettant en évidence cette notion et montrerons qu'elle permet des propriétés dynamiques beaucoup plus intéressantes que ce qui est effectivement utilisé dans les modèles d'attention visuelle.

Pour que l'inhibition de retour empêche les points déjà examinés d'être visités à nouveau, il faut notamment qu'elle utilise une mémoire de travail stockant dynamiquement leur position. Nous proposerons

³Biomimetic multimodal learning in a mirror neuron-based robot <http://www.his.sunderland.ac.uk/mirrorbot>

dans la section 4.2 une architecture neuronale utilisant l'attention comme signal permettant de garder en mémoire la position spatiale d'un objet, même si celui-ci est en mouvement. Nous avons également besoin d'un mécanisme permettant de contrôler l'instant où le changement de point d'attention a lieu afin de pouvoir le conditionner à des opérations cognitives : c'est l'objet de la section 4.3. Nous présenterons alors les résultats du modèle complet, à la fois en simulation et sur une plate-forme robotique, dans la section 4.3.2. Enfin, nous décrirons dans la section 4.4 un modèle inspiré du fonctionnement des ganglions de la base permettant de compter le nombre d'objets dans une scène visuelle en coopérant dynamiquement avec le précédent modèle.

4.1 L'inhibition de retour

4.1.1 Inhibition de retour et recherche visuelle

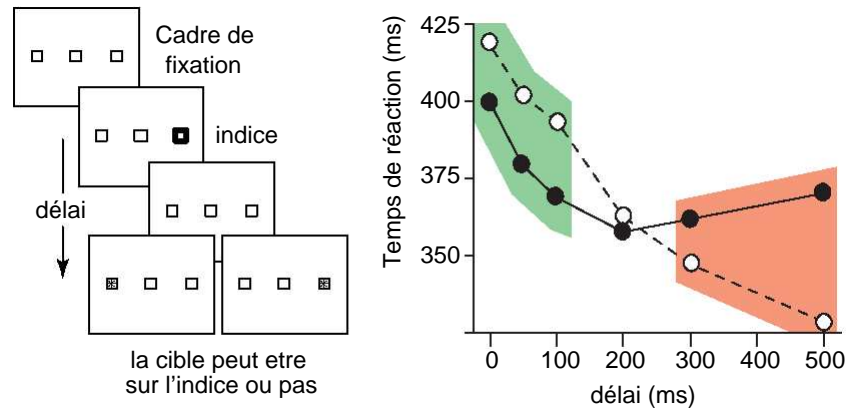


FIG. 4.1 – Mise en évidence de l'inhibition de retour d'après l'expérience de [Posner et Cohen, 1984]. La tâche pour le sujet est de fixer le point central d'un cadre de fixation composé de trois points. Un des deux points périphériques est alors brièvement illuminé : c'est l'*indice* dont le rôle est d'attirer l'attention du sujet. Après un certain délai, un des deux points est à nouveau illuminé : c'est la *cible* vers laquelle le sujet doit exécuter une réponse manuelle le plus rapidement possible. On peut observer à droite le temps de réaction moyen des sujets selon que la cible correspond à l'indice (points noirs) ou non (points blancs). Si le délai entre la présentation de l'indice et celle de la cible est court (≤ 150 ms, zone verte), on observe une facilitation : la réponse est plus rapide lorsque la cible correspond à l'indice. Inversement, lorsque le délai est grand (≥ 300 ms, zone rouge), on observe une inhibition : la réponse est plus lente lorsque la cible correspond à l'indice. Adapté de [Klein, 2000]

Le phénomène d'inhibition de retour (*inhibition of return* IOR) a été découvert dans [Posner et Cohen, 1984]. Dans cette expérience, on place un sujet humain devant un dispositif visuel composé de trois points en lui donnant comme consigne de fixer le point central, comme représenté sur la figure 4.1. Un des deux points périphériques est alors illuminé brièvement : c'est l'*indice*, qui sert à attirer l'attention du sujet vers cette position spatiale. Au bout d'un laps de temps variable (délai ou *cue-target onset asynchrony* CTOA), un des deux points est illuminé et le sujet doit exécuter une réponse manuelle vers cette *cible*. Si on mesure le temps de réaction du sujet selon que la cible correspond à l'indice ou pas, on observe la chose suivante : lorsque le délai est court (≤ 150 ms), le temps de réaction moyen est plus faible lorsque la cible apparaît au même endroit que l'indice, ce qui correspond à un effet facilitateur de l'attention portée sur l'indice ; lorsque le délai est long (≥ 300 ms), c'est le contraire : le temps de réaction moyen est plus long lorsque la cible apparaît à l'endroit de l'indice. On peut interpréter cet effet inhibiteur de l'attention non seulement par le fait que l'attention ne reste pas sur l'indice (désengagement attentionnel) mais en plus par le fait qu'un système assure que l'attention ne puisse pas retourner au même endroit dans les secondes qui suivent ce désengagement (sinon il n'y aurait pas de différence entre la réponse à la cible correspondant à l'indice et l'autre).

Le rôle de l'IOR est ainsi d'empêcher le point d'attention de retourner à un endroit de l'espace visuel ayant déjà été la cible de la préparation d'une saccade oculaire, comme montré ultérieurement dans [Rafal et al., 1989] : en distinguant le cas où l'indice est exogène (la position spatiale de l'indice est explicite comme dans l'expérience de Posner et Cohen) du cas où l'indice est endogène (par exemple en présentant une flèche en position centrale indiquant de quel côté se trouve l'indice), les auteurs ont pu observer que l'inhibition de retour apparaît dans les deux cas quand la réponse du sujet est une saccade ou la

préparation d'une saccade mais qu'elle n'apparaît que pour les indices exogènes lorsqu'aucune réponse oculomotrice n'est demandée. C'est donc la position spatiale du point d'attention qui est sous l'influence de l'IOR, confirmant encore une fois le lien entre attention visuelle et préparation d'une saccade supposé par la théorie prémotrice de l'attention.

L'IOR peut ainsi jouer un rôle très important dans la recherche visuelle, en particulier séquentielle : elle permet de s'assurer que le point d'attention ne retourne pas systématiquement sur le point le plus saillant de l'image mais au contraire se déplace sur le plus grand nombre possible de points saillants [Klein, 1988]. Elle a en effet une durée qui peut atteindre plusieurs secondes : la figure 4.2-a intègre différentes expériences similaires à celle de Posner et Cohen et montre un effet inhibiteur pouvant durer une seconde et demie. [Vaughan, 1984] a observé un effet de l'IOR jusqu'à trois secondes après disparition de l'indice. Comme le temps nécessaire pour changer de point d'attention varie entre 50 ms et 300 ms selon que ce changement est endogène ou exogène [Müller et Rabbitt, 1989], l'inhibition de retour a un effet assez long pour que plusieurs points soient focalisés successivement : elle peut être considérée comme constante dans une recherche visuelle.

C'est cette propriété statique de l'IOR qui est utilisée dans la plupart des modèles de recherche visuelle présentés au chapitre 3. Elle est généralement modélisée par un simple processus de feedback inhibiteur entre une mémoire statique des positions des points de l'image déjà visités et la carte de saillance où a lieu une compétition de type *winner-take-all*. Cette mémoire est composée de neurones ayant des constantes d'intégration suffisantes pour que le point d'attention reste au même endroit le temps de traiter les informations visuelles. Ce mécanisme simple fonctionne lorsque les points saillants sont fixes par rapport à l'image, ce qui est pourtant une vision trop réduite de l'inhibition de retour comme nous allons le voir dans la section suivante.

4.1.2 Une vue plus dynamique de l'inhibition de retour

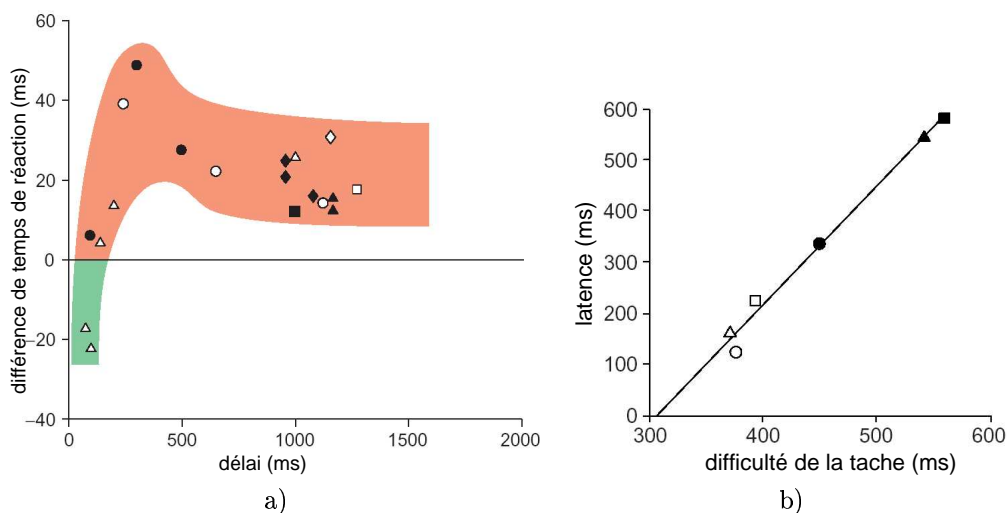


FIG. 4.2 – a) Intégrations des résultats de différentes expériences similaires à [Posner et Cohen, 1984]. L'ordonnée représente la différence des temps de réaction entre le cas où la cible correspond à l'indice et celui où elle ne correspond pas. Les références de ces expériences (représentées par des symboles différents) peuvent être trouvées dans la figure 3 de [Klein, 2000]. b) Temps de latence de l'inhibition de retour selon la difficulté de la tâche. Cette difficulté est mesurée par le temps de réaction moyen du sujet pour un délai égal au temps de latence. Les références des expériences permettant de produire cette courbe peuvent être trouvées dans la figure 4 de [Klein, 2000].

Difficulté de la tâche

L'apparition de l'inhibition de retour n'est pas constante d'un point de vue temporel : dans l'expérience de Posner et Cohen, le passage de la facilitation à l'inhibition se situe lorsque le délai entre l'indice et la cible est aux alentours de 225ms . Ce temps où les courbes de la figure 4.1 se croisent est appelé *temps de latence* ou *crossover latency*. Si la tâche devient plus complexe (discrimination au lieu d'une simple détection de l'indice, présence de distracteurs, réponse manuelle plutôt qu'oculaire, etc.), le temps de latence augmente comme le montre la figure 4.2-b. L'IOR n'est donc pas qu'un simple phénomène réflexe dû à la constante d'intégration de neurones inhibiteurs comme le supposent les principaux modèles d'attention visuelle mais est liée au niveau d'engagement attentionnel nécessité par la tâche : c'est la notion d'*attentional control setting* (ACS) introduite par [Folk et al., 1992]. Cette notion suppose que plus une tâche est complexe, plus l'attention doit être engagée longtemps sur les stimuli utiles pour sa résolution. En conséquence, l'inhibition de retour aurait pour rôle de mettre fin à cet engagement attentionnel en inhibant les assemblées neuronales correspondantes.

Dans le cas de l'expérience de Posner et Cohen, l'indice n'a aucune valeur prédictive sur l'emplacement de la cible : il n'est donc pas nécessaire de laisser l'attention longtemps sur l'indice, ce qui explique la rapidité (225ms) de la survenue de l'inhibition de retour. Si l'indice représente la couleur de la cible vers laquelle produire la saccade, ce qui est une tâche beaucoup plus complexe, l'inhibition de retour apparaît après 700ms [Lupiáñez et al., 1997]. La probabilité de présence ou non d'un distracteur avec la cible influe également sur la survenue de l'IOR [Lupianez et Milliken, 1999].

Indexation visuelle

Le mécanisme d'IOR utilisé dans les modèles de recherche visuelle considère que seule la position rétinienne du point d'attention au moment où il apparaît est mémorisée et utilisée pour inhiber tout retour du point d'attention à cet endroit des coordonnées rétinienne. Il apparaît pourtant que c'est la position dans un référentiel extrinsèque (lié à l'environnement du sujet) du point d'attention qui est sujette à l'IOR. Dans [Posner et Cohen, 1984] puis [Maylor, 1985] et [Tipper et al., 1994], les expérimentateurs ont découvert qu'interposer une saccade entre la présentation de l'indice et celle de la cible (la position rétinienne de l'indice ne correspond alors plus à une cible) ne modifie pas le phénomène d'IOR. C'est donc bien l'« objet » représenté par l'indice qui est inhibé et non la position rétinienne à laquelle il est apparu. L'IOR n'est donc pas un phénomène purement visuel, mais intégré et multimodal, utilisant un mécanisme proche du *dynamic remapping* observé dans le cortex pariétal pour l'attention (voir la section 3.1.4).

Le référentiel extrinsèque dans lequel agit l'inhibition de retour (grâce probablement à une copie éférente de la saccade effectuée) permet à l'IOR d'être un élément clé de la recherche visuelle séquentielle : en mémorisant les objets qui ont déjà été soumis à l'attention, elle évite que l'attention (*covert* ou *overt*) ne revienne vers eux. Ceci n'est cependant pas suffisant : dans un environnement naturel, les objets potentiellement intéressants peuvent être en mouvement de façon intrinsèque. Pour être efficace, l'IOR doit être capable de suivre également des stimuli en mouvement : c'est ce qu'ont découvert [Tipper et al., 1990] avec un dispositif composé de points sur un cercle en rotation, résultats confirmés et étendus dans [Gibson et Egeth, 1994, Tipper et al., 1994]. L'IOR est donc à la fois exprimée dans un référentiel extrapersonnel et dépendante de la perception du mouvement des objets inhibés. L'inhibition de retour, baptisée ainsi par Posner et Cohen, correspond donc plus à une *indexation visuelle* : les objets soumis à l'attention, indépendamment de leur mouvement propre ou des saccades oculaires du sujet, sont « marqués » ou « indexés » par l'IOR.

Le nombre d'objets pouvant être indexés par l'IOR est cependant restreint : les études de [Danziger et al., 1998] et [Snyder et Kingstone, 2000] estiment que ce nombre est au maximum cinq (voir la figure 4.3-a). Ces résultats ont été obtenus sur un dispositif similaire à [Posner et Cohen, 1984] mais en utilisant

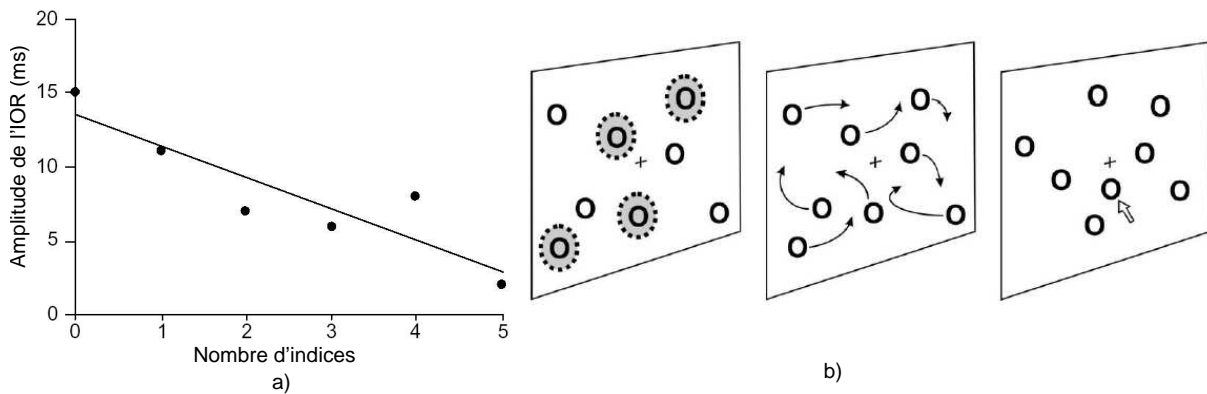


FIG. 4.3 – a) Amplitude de l'inhibition de retour en fonction du nombre d'indices utilisés : l'IOR est significative jusqu'à cinq indices. D'après [Snyder et Kingstone, 2000]. b) Dispositif mettant en évidence le *multiple-object tracking*. D'après [Pylyshyn, 2004].

plusieurs indices (et donc plusieurs positions possibles pour la cible). Les indices sont successivement illuminés (500 ms entre chaque indice). Les auteurs ont ainsi pu observer un effet inhibiteur sur les positions correspondant aux indices, avec décroissance de l'amplitude de l'IOR selon l'ancienneté de l'apparition de l'indice. Même si l'attention a changé cinq fois de position depuis l'apparition du premier indice, il y a toujours un effet inhibiteur à l'endroit où il est apparu.

Ce chiffre maximal de cinq positions inhibées correspond au nombre d'objets pouvant être suivis « simultanément » dans un dispositif composé de différents points en mouvement : c'est le concept de *multiple-object tracking* introduit dans [Pylyshyn et Storm, 1988]. La figure 4.3-b montre le dispositif permettant de mettre en évidence cette capacité : on illumine jusqu'à cinq stimuli parmi un ensemble de distracteurs de nombre variable avant que tous les points ne se mettent en mouvement aléatoire. La tâche pour le sujet est de suivre les cinq objets indexés et de les désigner lorsque le mouvement s'arrête au bout de cinq ou dix secondes. Deux hypothèses peuvent expliquer cette capacité : soit l'attention est capable d'agir simultanément sur plusieurs endroits d'une scène visuelle, soit une mémoire de travail visuelle avec les mêmes propriétés dynamiques d'indexation visuelle que l'IOR est utilisée pour les mémoriser. Une hypothèse centrale pour le modèle que nous allons présenter est que cette mémoire de travail visuelle est un des mécanismes qui permet le fonctionnement de l'inhibition de retour [Castel et al., 2003].

Lien avec la mémoire de travail

Il existe un débat sur l'implication de la mémoire (en particulier la mémoire de travail) dans la recherche visuelle et l'inhibition de retour. Dans [Horowitz et Wolfe, 1999] et [Horowitz et Wolfe, 2001], les auteurs ont déclaré que la recherche visuelle ne pouvait pas utiliser de mémoire en raison de la rapidité à laquelle le point d'attention peut changer d'emplacement (50 ms) par rapport à la durée nécessaire pour observer l'IOR (225 ms dans l'expérience de Posner et Cohen), suggérant que le point d'attention a le temps de changer plusieurs fois de région avant qu'un effet inhibiteur apparaisse. Ils appuient leur raisonnement sur des expériences de recherche visuelle où la configuration des stimuli change aléatoirement au cours de la recherche mais n'influe pas sur les temps de réponse. Leur prédiction concernant l'impossibilité d'observer l'IOR (et donc une mémorisation) lorsque plusieurs indices sont rapidement alternés (période de 50 ms au lieu de 500 ms) dans une expérience similaire à celle de [Snyder et Kingstone, 2000] a été invalidée dans [Dodd et al., 2003]. Il faut donc en conclure que l'inhibition de retour n'apparaît pas au bout de 225 ms dans l'expérience de Posner et Cohen mais est seulement masquée par la persistance de l'attention pendant ces 225 ms.

Depuis cette controverse, de nombreuses confirmations expérimentales vont dans le sens d'une forte implication de la mémoire de travail dans l'inhibition de retour. Dans [Castel et al., 2003], les auteurs ont repris l'expérience de Posner et Cohen en ajoutant une tâche supplémentaire pour le sujet impliquant la mémoire de travail : au point de fixation, entre la présentation de l'indice et celle de la cible, s'affichent successivement trois symboles que le sujet doit retenir pour répondre à une question ultérieure. Si les symboles sont des chiffres (la question étant « y a-t-il eu plus de chiffres pairs qu'impairs ? »), la tâche implique la mémoire de travail verbale (ou plutôt numérique). Si les symboles sont des flèches orientées vers le haut ou vers le bas (la question étant « y a-t-il eu plus de flèches orientées vers le haut que vers le bas ? »), la tâche implique la mémoire de travail spatiale. Le résultat de cette expérience est que le phénomène d'inhibition de retour est toujours présent lorsque la mémoire de travail verbale est occupée, alors qu'il n'existe plus lorsque la mémoire de travail spatiale est occupée. Les auteurs en déduisent donc que la mémoire de travail spatiale est impliquée dans le processus d'inhibition de retour.

Le phénomène de mémoire de travail est une des caractéristiques du cortex préfrontal [Goldman-Rakic, 1987]. Selon la région du cortex préfrontal, on observe que les modalités mémorisées sont différentes : la partie dorsolatérale est ainsi plutôt impliquée dans la mémoire de travail spatiale tandis que la partie ventrale est plutôt concernée par la mémorisation de caractéristiques visuelles comme les formes, les couleurs ou les visages [Fuster, 1989]. Chez l'homme, la partie du cortex préfrontal impliquée dans la mémoire de travail spatiale a été localisée en avant de l'aire FEF et possède de fortes connexions réciproques avec elle [Courtney et al., 1998]. Etant donné que l'aire FEF est impliquée dans l'inhibition de retour (la stimulation d'une région de FEF provoque un effet d'inhibition de retour à l'endroit où la saccade devrait être effectuée [Ro et al., 2003]), le lien entre mémoire de travail spatiale et inhibition de retour est anatomiquement assez clair.

4.2 La mémoire de travail spatiale

D'après ce que nous avons présenté dans la section précédente, l'inhibition de retour n'est pas qu'un simple phénomène réflexe empêchant l'attention de se porter à nouveau sur une région de l'espace rétinien déjà visitée. C'est au contraire un processus cognitif complexe incorporant à la fois des composantes visuelles (par sa capacité à suivre le déplacement sur la rétine des objets inhibés), motrices (le *dynamic remapping* consécutif à une saccade) et mémorielles (plusieurs points d'attention peuvent être inhibés pendant plusieurs secondes). L'inhibition de retour, comme phénomène psychologique, est une propriété émergente de l'interaction de ces composantes.

Pour obtenir un comportement de recherche visuelle cohérent avec les données biologiques, nous devons tenir compte de ces trois composantes dans l'architecture globale de notre modèle. Nous allons présenter dans cette section un modèle de mémoire spatiale utilisant les champs neuronaux présentés dans la section 1.3. Les propriétés dynamiques des champs neuronaux sont en effet très utiles pour réaliser les contraintes que nous voulons imposer au mécanisme de mémoire de travail spatiale : résistance au bruit et aux distracteurs, continuité spatio-temporelle afin que la position des objets mémorisés puisse être mise à jour par la perception. Nous présenterons dans la section 4.2.1 les différents approches existantes de la mémoire de travail en soulignant en quoi elles ne satisfont pas les contraintes que nous nous fixons. Nous présenterons ensuite dans la section 4.2.2 les détails du modèle et ses performances.

4.2.1 La notion de mémoire de travail

La mémoire de travail (ou mémoire à court-terme active) se définit comme la capacité à maintenir les représentations neuronales des événements sensoriels ou moteurs nécessaires à la programmation d'une action pendant tout le temps où elles peuvent être utiles [Fuster, 1989]. D'un point de vue psychologique, elle s'observe par la capacité à retenir jusqu'à environ sept items (mots, nombres, formes visuelles, etc.)

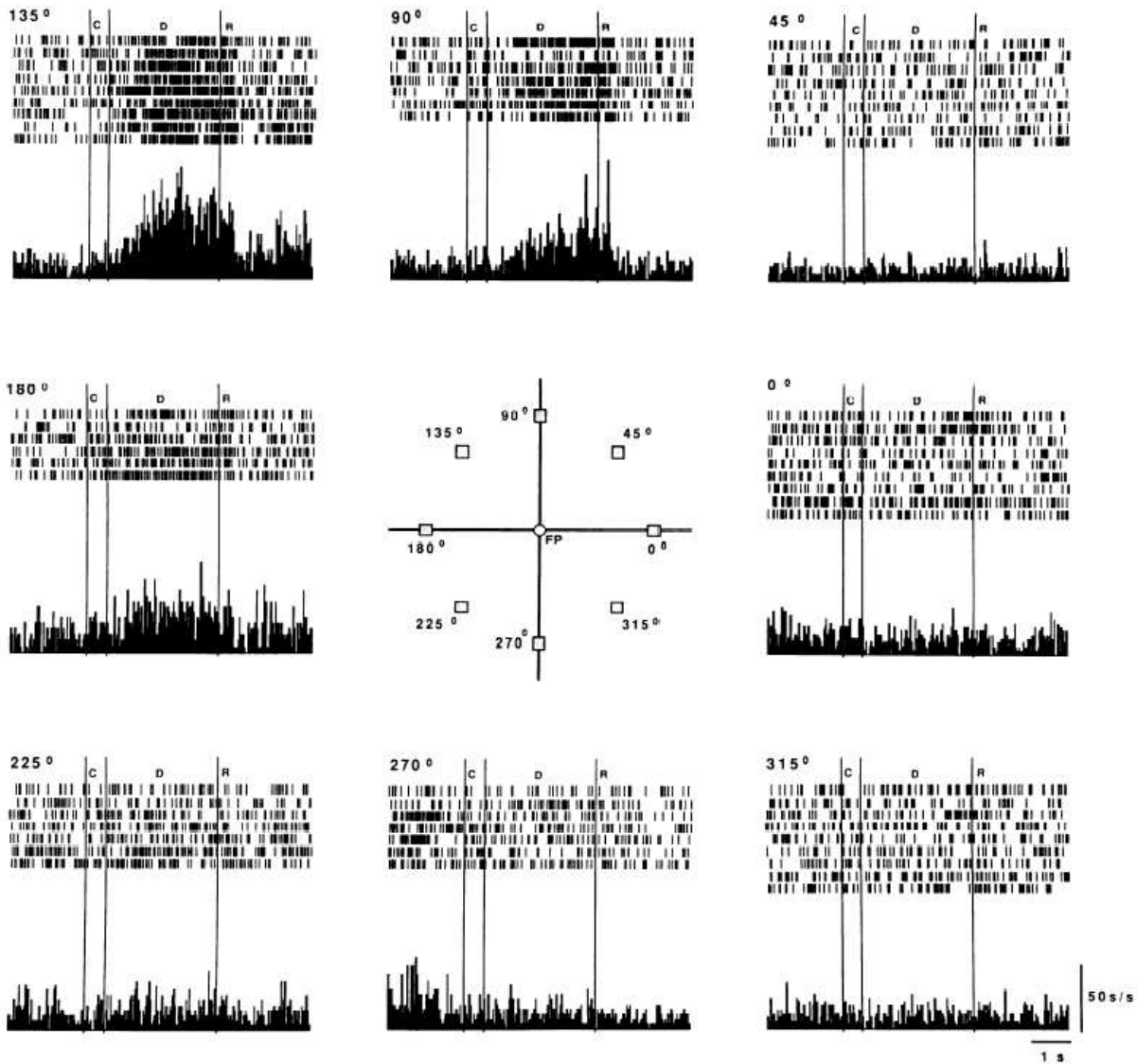


FIG. 4.4 – Activité d'un neurone du cortex préfrontal lors de la mémorisation de saccades dans huit directions. La période appelée 'C' correspond à la présentation de l'indice, celle appelée 'D' au délai de trois secondes et celle appelée 'R' à l'exécution de la saccade. Le neurone est actif pendant le délai lorsque la saccade à exécuter est dans les directions 90° , 135° et 180° , avec un maximum en 135° . Tiré de [Funahashi et al., 1989].

dans le but de répondre à un problème donné [Miller, 1956]. Physiologiquement, elle est classiquement associée au cortex préfrontal vus les déficits observés lors de lésions de cette partie du cerveau [Goldman-Rakic, 1987] mais semble plus vraisemblablement distribuée sur l'ensemble du cortex [Baddeley, 1986] ainsi que dans les ganglions de la base [Goldman-Rakic, 1990].

La caractéristique principale de la mémoire de travail au niveau neuronal est l'observation d'*activité soutenue* de neurones durant une tâche à réponse différée, comme par exemple mémoriser un indice visuel pendant un certain temps puis répondre à une question en fonction de cette mémorisation, ou exécuter une saccade vers un endroit de l'espace visuel précédemment illuminé. On peut ainsi observer des neurones dans le cortex préfrontal dont l'activité devient importante à la présentation de l'indice et le reste jusqu'à l'exécution de la réponse, quelle que soit la durée de l'intervalle [Fuster et Alexander, 1971]. Dans [Funahashi et al., 1989], les auteurs ont même pu montrer que cette activité soutenue est sélective : lorsque la tâche consiste à mémoriser une position dans l'espace visuel puis à exécuter une saccade vers elle après un certain délai, des neurones d'une aire proche des *frontal eye fields* montrent une activité soutenue pendant le délai avec une sélectivité à la direction. La figure 4.4 montre l'activité d'un neurone sélectif aux saccades situées dans le quadrant supérieur gauche. Grâce à ce codage par population, on peut conclure que cette mémoire de travail spatiale est encodée dans un référentiel oculomoteur.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène d'activité soutenue pendant le délai de mémorisation (on en trouvera une excellente revue dans [Durstewitz et al., 2000]) :

- Une première hypothèse suppose que les neurones du cortex préfrontal ont la capacité d'être dans deux états différents (dont l'un correspond à la mémorisation) selon leur influx synaptique : ce fonctionnement bistable nécessite un apprentissage hebbien rapide en fonction de la tâche [Guigon et al., 1995]. Cette dépendance par rapport à l'influx synaptique rend cependant les modèles utilisant cette bistabilité relativement sensibles aux distracteurs et au bruit.
- Une seconde s'appuie sur la notion d'attracteur dynamique au sein d'une petite population de neurones fortement interconnectée, de l'ordre de la colonne corticale. Cette notion est similaire au fonctionnement des réseaux de Hopfield brièvement décrits à la section 1.2.3 [Hopfield, 1982]. L'intérêt des modèles utilisant cette notion est d'être relativement insensibles aux entrées bruitées et de pouvoir exhiber un comportement bistable sans que cette notion soit explicitement codée dans la fonction de transfert des neurones : elle émerge de l'interaction de la population de neurones [Zipser et al., 1993, Amit et Brunel, 1995].
- Une troisième repose sur l'interaction réciproque entre différentes régions corticales ou sous-corticales. Etant donné que l'on a observé des activités soutenues dans le cortex pariétal [Quintana et Fuster, 1993], le cortex inférotemporal [Miller et al., 1993] ou les ganglions de la base [Braver et al., 1999], on peut supposer que l'interaction *via* les connexions *feedforward* et *feedback* entre ces régions et le cortex préfrontal permet de créer des boucles d'interaction aboutissant à des activités soutenues.

Dans [Frank et al., 2001], les auteurs ont utilisé cette troisième hypothèse pour réaliser un modèle computationnel de mémoire de travail symbolique pouvant être contrôlée sélectivement en fonction d'une tâche cognitive. Sans rentrer dans les détails du modèle, on peut voir sur la figure 4.5-a que son architecture est composée d'une aire du cortex postérieure encodant les stimuli à mémoriser, d'une aire préfrontale en connexion excitatrice réciproque avec une région du thalamus qui est toniquement inhibée par les ganglions de la base (dont le fonctionnement a été décrit dans la section 2.4). L'idée est que la boucle entre le cortex préfrontal et le thalamus crée une excitation mutuelle locale dans ces deux régions lorsque le thalamus est localement désinhibé par la sortie des ganglions de la base. Cette excitation mutuelle se traduit par une activité soutenue des neurones préfrontaux tant que la désinhibition est maintenue, en dépit de la disparition du stimulus qui l'a généré. Le choix d'inhiber ou non le thalamus est réglé par la compétition entre les voies directe et indirecte des ganglions de la base grâce à l'influence de la dopamine sur les récepteurs D1 et D2.

Les propriétés intéressantes de ce modèle sont le maintien robuste (les stimuli intéressants du point de vue de la tâche sont maintenus en mémoire même si leur perception disparaît) et la mise à jour sélective (le

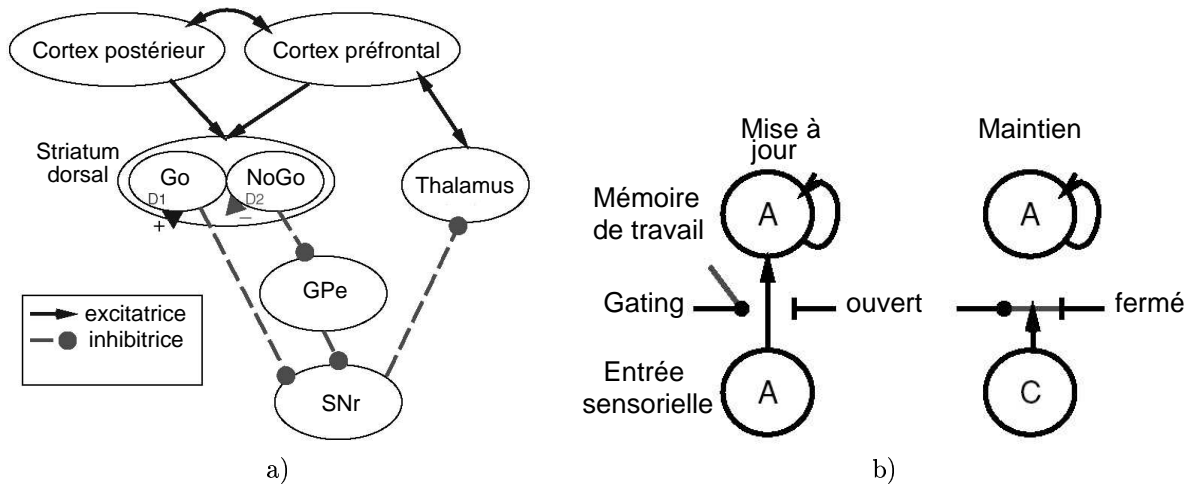


FIG. 4.5 – a) Modèle de mémoire de travail de [Frank et al., 2001]. Le cortex postérieur représente les stimuli à mémoriser ou non et sert d'entrée au cortex préfrontal. Les deux aires se projettent sur le *striatum dorsal* des ganglions de la base qui peuvent désinhiber ou non sous l'influence de la dopamine (récepteurs D1 et D2) la partie du thalamus qui est en connexion réciproque avec le cortex préfrontal. b) Vue classique du *gating actif* permettant de contrôler la mémoire de travail. Dans la phase de mise à jour, le *gating* est ouvert et les informations sensorielles sont copiées en mémoire de travail. Dans la phase de maintien, le *gating* est fermé et la mémoire de travail devient indépendante des informations sensorielles. Les deux figures sont adaptées de [O'Reilly et Frank, 2006].

système « choisit » par apprentissage quels stimuli mémoriser parmi un ensemble). L'entrée d'un stimulus en mémoire est conditionnée à un *gating dynamique* qui peut être contrôlé par l'apprentissage effectué au niveau des ganglions de la base. Dans le cadre du modèle de mémoire spatiale que nous voulons développer, ces propriétés sont essentielles, c'est pourquoi nous avons choisi de retenir l'hypothèse de l'interaction réciproque entre le cortex préfrontal et certaines régions du thalamus et avons utilisé une architecture similaire.

Une propriété essentielle du modèle que nous voulons développer mais qui n'est pas prise en compte dans le modèle de [Frank et al., 2001] est la mise à jour dynamique par la perception (le suivi du mouvement sur la rétine des objets mémorisés pour l'inhibition de retour). En effet, les différents modèles de mémoire de travail implémentent une sorte de registre (au sens électronique), comme présenté sur la figure 4.5-b. Une fois le stimulus mémorisé, le *gating actif* qui contrôle l'entrée dans la mémoire de travail « ferme » l'accès à celle-ci et empêche toute modification de sa représentation en mémoire. Cette vue statique de la mémoire de travail est un inconvénient pour la mémoire spatiale dont nous avons besoin pour la recherche visuelle.

4.2.2 Modèle proposé de mémoire de travail spatiale

L'hypothèse que nous avons retenue pour ce modèle de mémoire de travail spatiale est que c'est le point d'attention qui sert de *gating actif* pour l'entrée des stimuli en mémoire. Elle a pour conséquence que tous les points attendus seront mémorisés, ce qui est gênant lorsqu'un stimulus attendu n'est pas utile à la tâche (cette sélection était assurée par l'apprentissage dans les ganglions de la base dans le modèle de [Frank et al., 2001]). Toutefois, comme nous désirons utiliser ce modèle de mémoire dans l'inhibition de retour d'une recherche visuelle, nous pouvons considérer que tous les emplacements de la scène visuelle ayant reçu l'attention doivent être inhibés de la même façon.

Contrairement à la vue classique de la mémoire de travail représentée sur la figure 4.5-b, la représentation d'un stimulus en mémoire ne doit pas être fixe. Elle doit au contraire pouvoir être mise à jour par la perception, tout en étant robuste au bruit et aux distracteurs. Le mécanisme de mémorisation ne consiste donc pas en une simple « photographie » de la position du stimulus attendu, mais plutôt en l'ouverture d'une connexion entre sa position dans l'espace visuel et sa position en mémoire. Le rôle du *gating actif* dans le modèle que nous allons proposer est donc d'ouvrir cette connexion et de la laisser ouverte le temps de la recherche.

Architecture du modèle

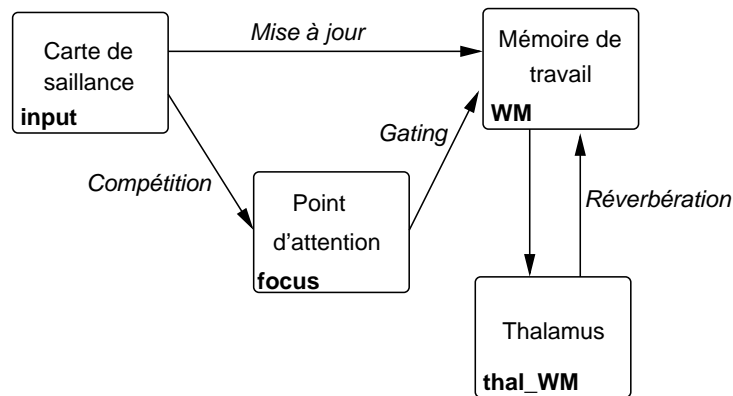


FIG. 4.6 – Modèle de mémoire de travail proposé. La carte de saillance (INPUT) se projette sur la carte implémentant la mémoire de travail (WM) qui est en interaction réciproque avec la carte thalamique (THAL_WM). Le *gating actif* est assuré par la carte sélectionnant le point d'attention (FOCUS) qui permet l'entrée en mémoire de travail du stimulus attendu.

La figure 4.6 décrit l'architecture du modèle avec ses différentes cartes. Chaque carte est un champ neuronal de 30×30 neurones similaire à ceux utilisés dans la section 1.3.2. Les paramètres du modèle sont décrits dans l'annexe A.1. Toutes les connexions entre les cartes utilisent des champs récepteurs gaussiens, de telle sorte que toutes les cartes ont la même topologie.

Les stimuli les plus saillants sont représentés dans une carte de saillance rétino-topique appelée INPUT par des bulles d'activation locales. Ils servent d'entrée à la carte appelée FOCUS dont la fonction de voisinage est suffisamment large pour que seul l'un d'entre eux soit représenté par une bulle. Ce mécanisme et ses propriétés de compétition dynamique ont déjà été présentés dans la section 1.3.2. Nous considérons dans ce modèle que la position du stimulus remportant la compétition dans la carte FOCUS est le point d'attention.

Les deux cartes INPUT et FOCUS se projettent sur la carte appelée WM qui va implémenter la mémoire de travail. La projection de INPUT vers WM n'est pas suffisamment forte pour créer une bulle dans WM à cause du niveau d'activité au repos des neurones de WM qui est fortement négatif (-0.2). Il faut la présence d'une bulle à la même position dans INPUT et FOCUS pour que la carte WM soit activée à cet endroit. Si l'une des deux bulles disparaît (par exemple le point d'attention change), l'activité dans WM disparaît.

Le rôle de la carte THAL_WM est de prendre le relais de la carte FOCUS lorsque le point d'attention change de position : lorsqu'un stimulus est attendu, la carte WM est activée, ce qui crée de l'activité au même endroit dans THAL_WM qui va en retour activer encore plus WM. La boucle entre WM et THAL_WM s'auto-entretient alors et la disparition de la bulle dans FOCUS n'entraîne pas sa disparition dans WM : le stimulus est mémorisé.

La connexion de INPUT vers WM permet en plus de mettre à jour la représentation des stimuli attendus : si la bulle représentant un objet mémorisé « glisse » de quelques neurones dans INPUT, les bulles dans WM et THAL_WM glisseront également, de sorte que le mouvement d'un stimulus mémorisé est pris en compte dans la mémoire de travail, sans que l'attention doive revenir sur lui.

Résultats en simulation

La figure 4.7 montre l'évolution du modèle lorsque trois stimuli (fixes ici) sont présents dans la carte de saillance. Le point d'attention commence par se fixer sur un des trois stimuli au hasard (a). Les deux bulles dans INPUT et FOCUS en créent une dans WM qui rétroagit avec THAL_WM (b). Si on déplace le point d'attention sur un autre stimulus (par un mécanisme qui sera décrit dans la section 4.3), cet autre stimulus est mémorisé de la même manière mais la représentation du précédent stimulus reste active (c). Le même phénomène se passe lorsque le point d'attention se porte sur le troisième stimulus (d).

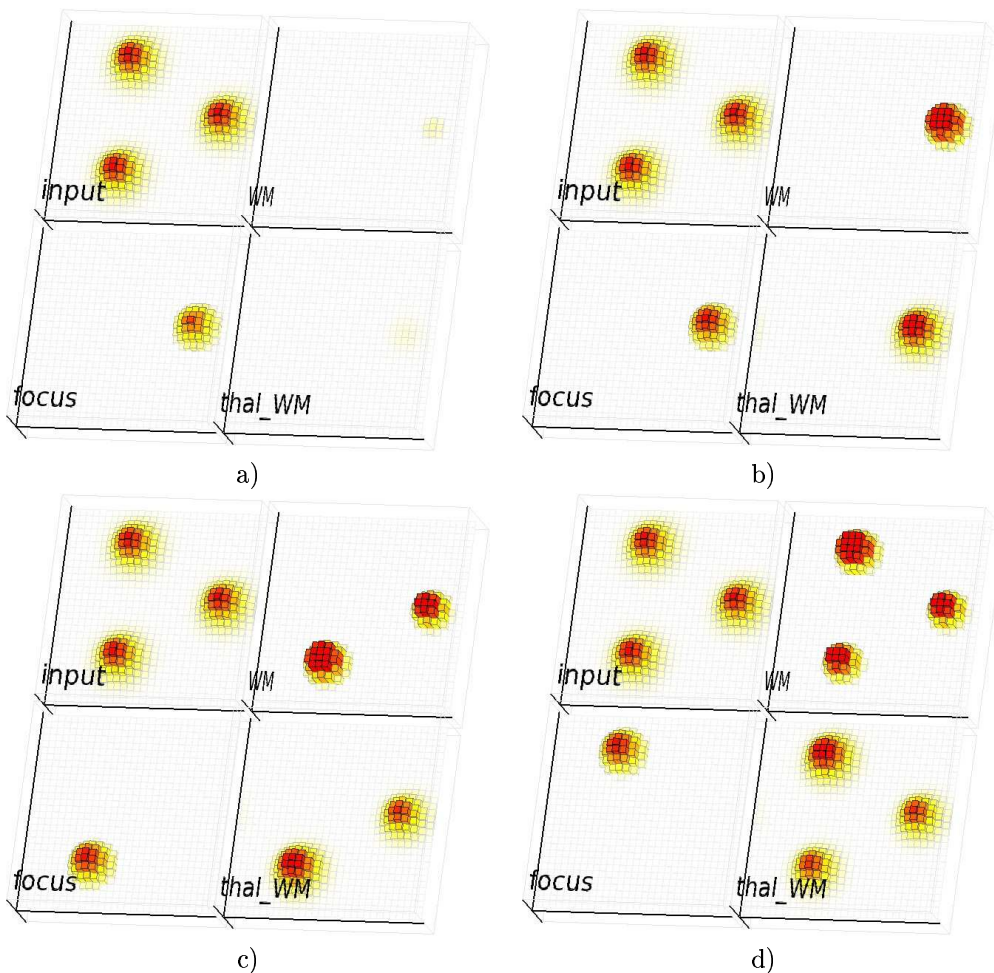


FIG. 4.7 – Evolution du modèle lorsque trois stimuli sont présents dans la carte de saillance. a) le point d'attention se porte sur un des trois stimuli au hasard. b) la position du point d'attention entre dans la mémoire de travail. c) le point d'attention se porte sur un autre stimulus : il entre en mémoire de travail mais le stimulus précédent reste mémorisé. d) le point d'attention se porte sur le troisième stimulus : les trois stimulus sont représentés dans la mémoire de travail.

De plus, grâce à la mise à jour de la mémoire par la connexion de INPUT vers WM, la représentation

des stimuli mémorisés se déplace en même temps que les stimuli sur l'image. Cette propriété est en accord avec le *multiple-object tracking* de Z. Pylyshyn : une fois qu'un objet a été attendu, il peut se déplacer sur la rétine tout en étant mémorisé. Un problème peut survenir lorsque deux stimuli se croisent : leur représentation dans INPUT devient alors unique (une seule bulle). Comme il se passe la même chose dans WM, seul un des deux stimuli sera conservé en mémoire de travail lorsqu'ils se sépareront.

Ce modèle pourtant simple de mémoire de travail spatiale a des propriétés intéressantes dans le but d'être utilisé dans l'inhibition de retour d'une recherche visuelle : l'entrée des stimuli en mémoire de travail est conditionnée à leur focalisation par l'attention (*gating actif*), leur représentation est mise à jour par la perception (suivi des objets en mouvement), le modèle est résistant au bruit (grâce aux propriétés des champs neuronaux). Nous n'avons toutefois pas prévu de mécanisme de « reset » de cette mémoire par manque d'utilité dans la tâche de recherche visuelle, mais elle pourrait être implémentée par une inhibition large sur la carte THAL_WM qui suffirait à annuler l'activité auto-entretenu dans les deux cartes WM et THAL_WM.

4.3 Le contrôle du déplacement du point d'attention

Dans le modèle précédent, une première solution pour déplacer le point d'attention consiste à inhiber la carte FOCUS à l'endroit où une bulle est apparue, de manière similaire à ce qui est fait dans les modèles de [Koch et Ullman, 1985] ou [Itti et Koch, 2001]. On peut par exemple ajouter une connexion fortement inhibitrice entre WM et FOCUS de manière à ce que l'apparition d'une bulle dans la mémoire de travail inhibe le point d'attention courant et force la carte FOCUS à choisir un autre stimulus. En prenant les paramètres $C = 0.0154$ et $\sigma_c = 0.066$ pour les champs récepteurs de cette connexion inhibitrice ajoutée au modèle précédent, on observe que le point d'attention se déplace en une vingtaine d'itérations environ d'un stimulus saillant à un autre jusqu'à ce que tous les points aient été visités.

Nous avons vu dans la section 4.1 qu'un tel mécanisme n'est pas suffisant, non seulement pour rendre compte des propriétés du phénomène d'IOR, mais aussi pour l'utiliser dans une tâche de recherche visuelle. Selon le concept d'*attentional control setting* de [Folk et al., 1992], la durée pendant laquelle l'attention est portée sur un stimulus dépend de la complexité de la tâche et donc des processus cognitifs impliqués. Dans le cas de la recherche visuelle, la complexité des stimulus peut engendrer des temps de maintien de l'attention différents : l'attention n'a pas besoin de rester aussi longtemps sur une barre verte par exemple que sur un motif complexe comme un visage. Nous avons donc voulu expliciter le contrôle temporel du déclenchement de l'inhibition de retour par un mécanisme inspiré des ganglions de la base qui « autorise » ou non le déplacement du point d'attention.

Nous présenterons le modèle dans la section 4.3.1, ses résultats en simulation dans la section 4.3.2 et ceux sur plateforme robotique dans la section 4.3.3. Une extension du modèle fonctionnant en mode *overt* (avec des saccades) sera brièvement décrite dans la section 4.3.4.

4.3.1 Architecture du modèle de déplacement du point d'attention

Pour contrôler le déclenchement de l'inhibition de retour, il faut une carte intermédiaire entre la mémoire de travail spatiale WM et le point d'attention FOCUS. Sur la figure 4.8, cette carte est appelée INHIB. Elle reçoit des connexions excitatrices de WM et inhibe FOCUS. Toutefois, la « copie » de l'activité de WM dans INHIB est modulée par la réverbération de INHIB avec THAL_INHIB : si la carte THAL_INHIB n'existait pas, la projection de WM sur INHIB ne serait pas suffisamment forte pour que l'activité de INHIB déplace le point d'attention dans FOCUS. Il faut que cette activité faible de INHIB soit amplifiée par son interaction réciproque avec THAL_INHIB pour le déplacer.

Un moyen de contrôle sur le déplacement du point d'attention est alors l'inhibition ou non de cette

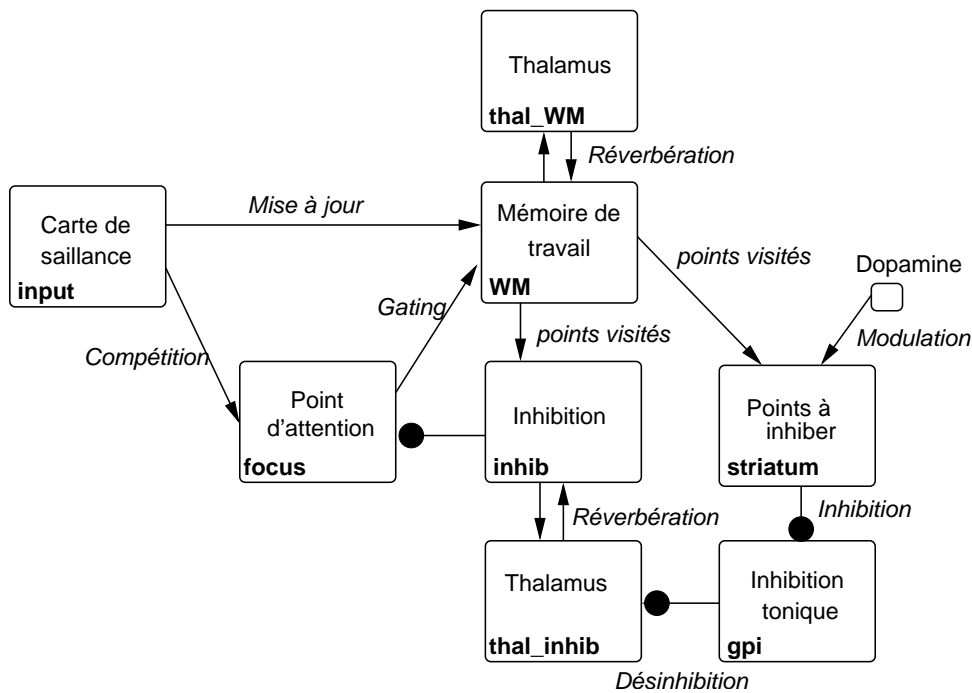


FIG. 4.8 – Modèle de déplacement du point d'attention. Le système composé de INPUT, WM, THAL_WM et FOCUS est le même que dans la section 4.2.2. La carte INHIB copie la carte WM pour inhiber FOCUS et déplacer le point d'attention, mais est modulée par son interaction réciproque avec THAL_INHIB. Cette carte est toniquement inhibée par la sortie GPI des ganglions de la base, elle-même inhibée par STRIATUM. Cette double inhibition est levée quand l'unité DOPAMINE module la connexion de WM vers STRIATUM, ce qui permet d'augmenter l'inhibition de INHIB sur FOCUS. Les connexions excitatrices sont représentées par des flèches et les connexions inhibitrices par des ronds noirs.

carte `THAL_INHIB` : lorsqu'elle est inhibée, le point d'attention reste sur le même stimulus ; lorsque cette inhibition s'arrête, le point d'attention se déplace sur un stimulus qui n'a pas encore été mémorisé. Ce contrôle de l'action par la levée d'une inhibition est un mécanisme fondamental des ganglions de la base (voir la section 2.4), c'est pourquoi nous avons utilisé un modèle simple de cette région du cerveau pour contrôler le déplacement d'attention *via* la levée d'une inhibition.

L'architecture des ganglions est complexe : la voie directe et la voie indirecte sont en compétition pour « autoriser » ou non le déclenchement d'une action selon l'espérance de récompense. Ici, la tâche est simple : il s'agit de déplacer le point d'attention lorsqu'une condition est remplie (par exemple le stimulus situé au point d'attention a été reconnu), pas d'estimer si changer de point d'attention apportera un récompense. Nous nous sommes donc limité à un modèle simple, partiel et donc faux des ganglions de la base en ne considérant que la voie directe. La voie indirecte pourra être prise en compte ultérieurement, mais dans le cadre d'une recherche visuelle aussi simple, ce modèle suffit.

La voie directe est modélisée par deux cartes : une représentant le striatum dorsal (appelée de façon très originale `STRIATUM`) qui est la structure d'entrée des ganglions de la base, l'autre appelée `GPI` représentant la partie interne du *globus pallidus* qui en est une des structures de sortie et dont la particularité est d'être toniquement active (en l'absence d'influence extérieure, ses neurones ont une forte activité qui doit être inhibée). L'activité des neurones du `STRIATUM` est modulée par l'activité d'un unique neurone `DOPAMINE` représentant l'influence du système dopaminergique sur le striatum : comme on ne modélise que la voie directe, cette influence est excitatrice (récepteurs D1).

Le principe de la voie directe est simple : le `STRIATUM` « copie » l'activité de `WM` (les stimuli mémorisés) et inhibe `GPI` aux endroits actifs. Comme `GPI` inhibe toniquement `THAL_INHIB`, cette inhibition permet à `THAL_INHIB` de pouvoir s'activer aux endroits où l'inhibition a été levée et donc d'interagir avec la carte `INHIB` afin de déplacer le point d'attention. Cependant, comme pour la carte `INHIB`, la connexion de `WM` vers `STRIATUM` n'est pas suffisante pour désinhiber suffisamment `THAL_INHIB` : le rôle de la connexion du neurone `DOPAMINE` vers tous ceux de `STRIATUM` est d'amplifier l'activité des neurones représentant les stimuli mémorisés.

L'activation du neurone `DOPAMINE` réhausse donc localement l'activité du `STRIATUM` qui peut ainsi désinhiber `THAL_INHIB` et permettre à la carte `INHIB` de changer le point d'attention dans `FOCUS`. Notons que nous n'avons pas utilisé de connexion modulatrice spécifique pour que l'influence de la dopamine soit uniquement localisée aux neurones représentant un objet mémorisé : cette connexion est excitatrice de la même manière que celle provenant de `WM` (bien que beaucoup plus forte). L'amplification des seules bulles d'activité du `STRIATUM` n'est due qu'aux connexions latérales dans la carte et à la compétition locale qu'elles induisent : les neurones stimulés à la fois par `WM` et la dopamine gagnent sur ceux uniquement stimulés par la dopamine.

4.3.2 Résultats en simulation

Les figures 4.9 et 4.10 montrent l'évolution d'une simulation du comportement du modèle lorsque trois stimuli sont présentés dans la carte `INPUT` (a). Un des trois stimuli reçoit alors le point d'attention et est mémorisé (b). L'activité dans `STRIATUM` est alors trop faible en l'absence de dopamine pour désinhiber `THAL_INHIB` et le point d'attention reste sur le même stimulus. Si on augmente brutalement l'activité du neurone `DOPAMINE` à son maximum en laissant ensuite décroître lentement jusqu'à son activité de repos (ce que nous appellerons un *burst* de dopamine), l'activité dans `STRIATUM` du stimulus mémorisé augmente progressivement jusqu'à être suffisante pour inhiber `GPI` et ainsi désinhiber `THAL_INHIB`. La boucle entre `INHIB` et `THAL_INHIB` est alors libérée et l'activité de `INHIB` peut inhiber la carte `FOCUS` à l'endroit du point d'attention (c). Tant que la dopamine est active, ce point est inhibé et finit par disparaître pour se reformer sur un nouveau stimulus (d).

Ce nouveau stimulus est alors mémorisé dans `WM` et `THAL_WM` aux côtés de l'ancien (e). Si on applique

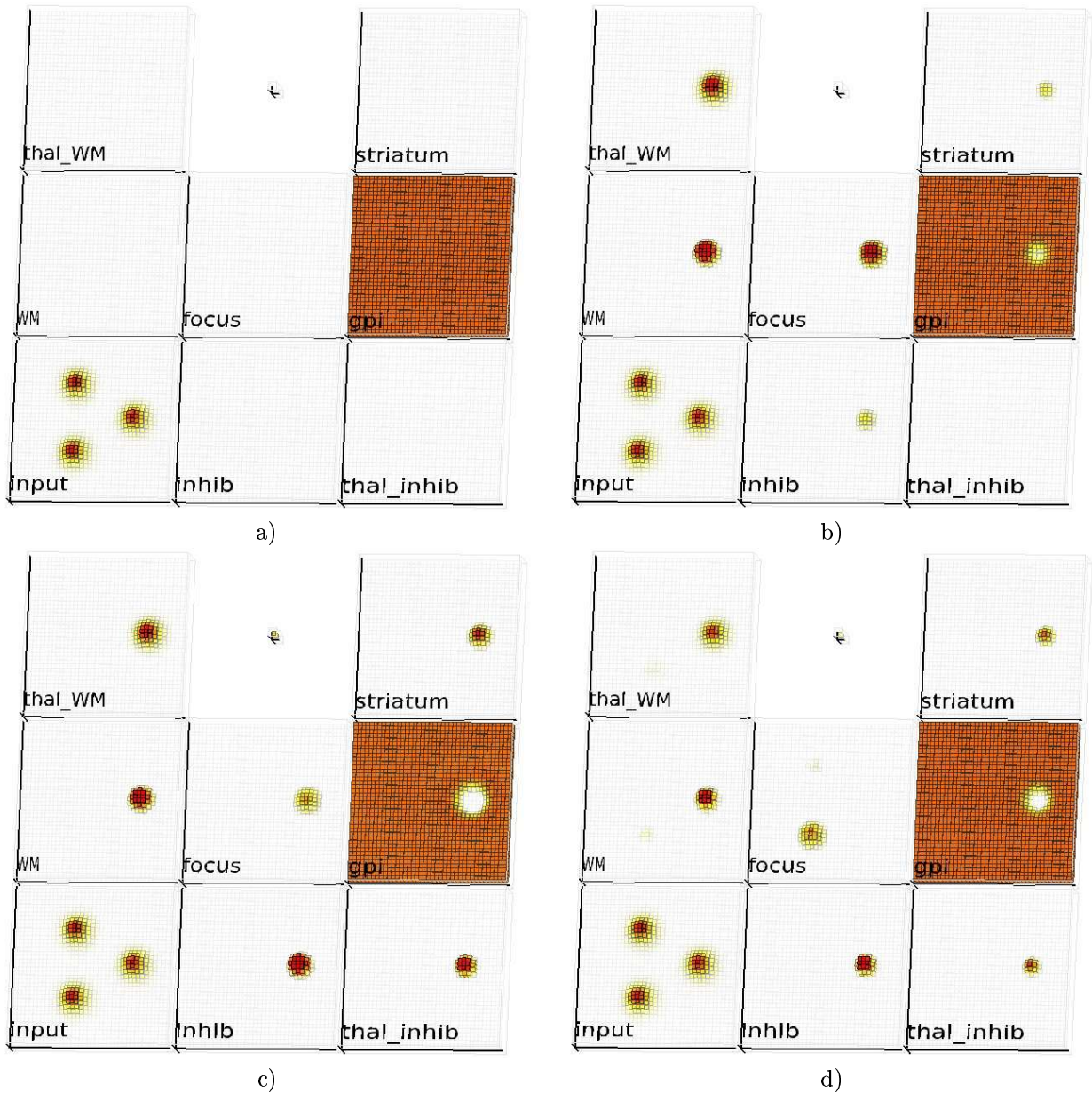


FIG. 4.9 – Evolution du modèle de déplacement du point d'attention. Le neurone DOPAMINE est en haut au milieu. a) On présente trois stimuli dans la carte INPUT. b) Le point d'attention se porte sur un des stimuli qui est aussitôt mémorisé. L'activité dans STRIATUM est trop faible en l'absence de dopamine pour désinhiber THAL_INHIB. c) La dopamine est relâchée brusquement, puis décroît. L'activité dans STRIATUM est amplifiée, THAL_INHIB est désinhibée et peut interagir avec INHIB pour inhiber le point d'attention. d) Le point d'attention a été complètement inhibé et se porte sur un autre stimulus.

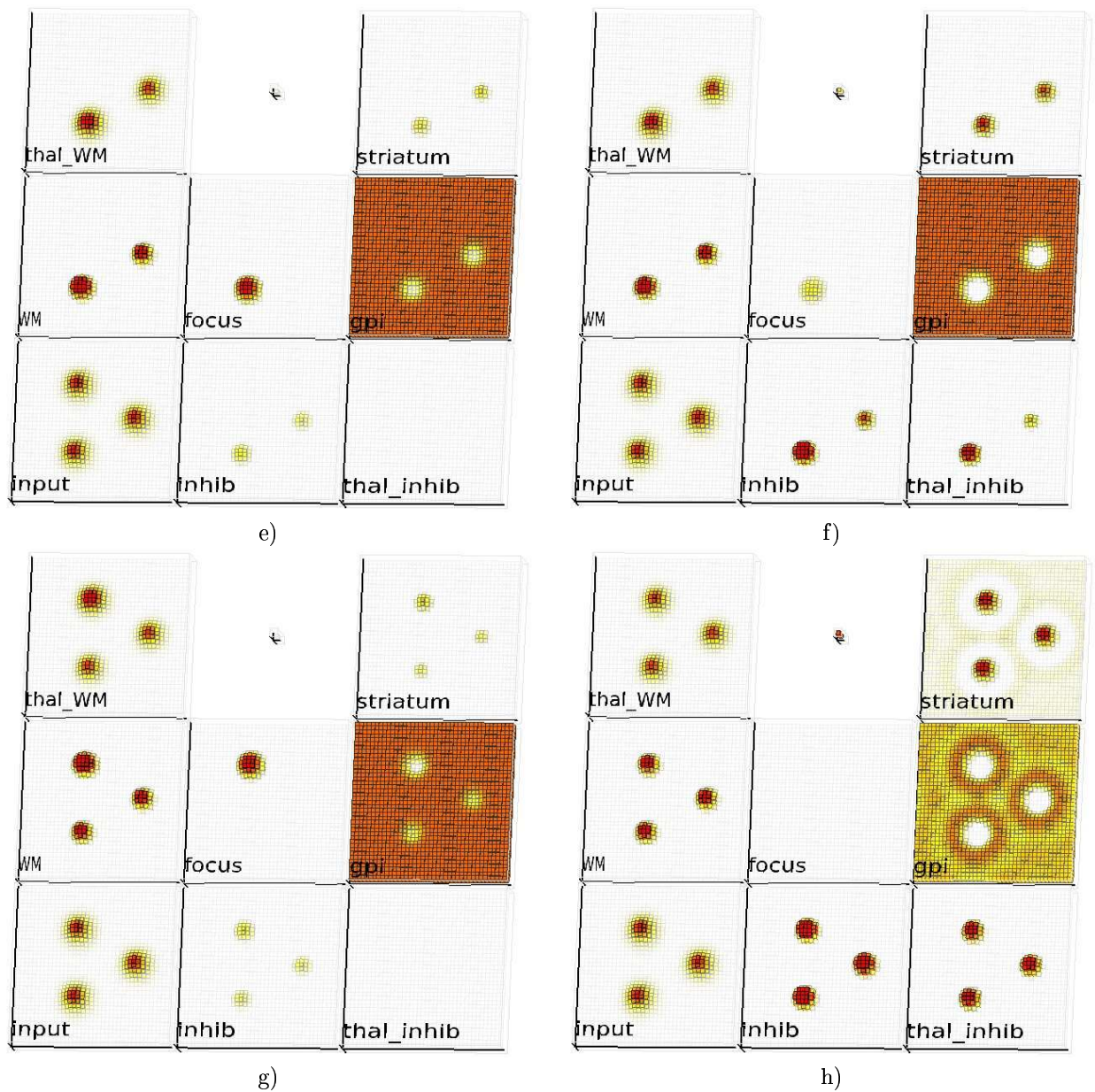


FIG. 4.10 – Suite de la figure 4.9. e) Le nouveau point d'attention est mémorisé et la dopamine est revenue à une activité nulle. f) Nouveau *burst* de dopamine : le nouveau point d'attention est à son tour inhibé mais également l'ancien point d'attention. g) Les positions de l'ancien point d'attention et du nouveau étant inhibées, le point d'attention se porte sur le troisième stimulus, celui qui n'a pas encore été attendu. h) Une fois tous les points saillants de l'image mémorisés, si on maintient la dopamine à un niveau élevé, le point d'attention ne peut plus se porter nulle part : la recherche est finie.

alors un nouveau *burst* de DOPAMINE, on observe que la désinhibition de THAL_INHIB concerne les deux stimuli mémorisés : ces deux positions sont inhibées dans FOCUS (f) et le point d'attention disparaît à nouveau pour se reformer sur le troisième stimulus, celui qui n'a jamais été pointé par l'attention (g). Lorsque tous les stimuli ont été mémorisés, toutes les positions possibles du point d'attention sont inhibées tant que la dopamine est à un niveau élevé : il ne peut se former nulle part (h). Si elle est à un niveau faible, il peut bien sûr pointer n'importe lequel des stimuli mémorisés.

Ce système est ainsi capable de provoquer à chaque *burst* de dopamine un déplacement du point d'attention sur un stimulus qui n'a pas déjà été visité : il est donc utile dans le cadre d'une recherche visuelle nécessitant de visiter les différentes régions d'une image susceptibles de comporter la cible recherchée. Il est en théorie indépendant du nombre de stimuli présents dans l'image car tous les calculs sont locaux et parallèles. Dans les faits, il est limité par la taille des bulles représentant les stimuli par rapport à la taille des cartes (ici 40×40 neurones) pour que l'inhibition d'un stimulus mémorisé ne « déborde » pas sur un nouveau stimulus. Comme on le verra dans les expérimentations robotiques (section 4.3.3), le système fonctionne également lorsque les stimuli sont en mouvement (mais ne se croisent pas).

Le déclenchement du *burst* de dopamine se fait par l'intervention de l'utilisateur qui force le potentiel du neurone à sa valeur maximale (1.0) pendant une itération et en le laissant retourner à sa valeur de repos (0.0) selon sa propre dynamique. Cette intervention pourrait être faite dans un système plus complet par un module estimant que le traitement des informations visuelles au point d'attention est suffisant. On peut néanmoins faire fonctionner ce modèle de manière automatique en conditionnant les pics de dopamine à l'apparition d'une bulle dans FOCUS. Il suffit pour cela de fixer l'activité de repos du neurone dopaminergique à une valeur élevée (1.0), d'augmenter son temps de latence ($\frac{\tau}{\Delta t} = 0.2$) et d'ajouter une connexion inhibitrice de tous les neurones de FOCUS vers le neurone DOPAMINE (poids -0.04). Cette connexion a pour effet que la dopamine va décroître à chaque fois qu'une bulle apparaît dans FOCUS comme l'illustre la figure 4.11 pour une scène composée de trois objets. Au début de cette simulation, la dopamine a une activité nulle et une bulle commence à se former dans FOCUS. Lorsque la dopamine atteint un niveau suffisant, le système de désinhibition est amorcé mais l'apparition de la première bulle fait décroître la dopamine. Lorsque l'inhibition de FOCUS est suffisante, la bulle disparaît et la dopamine remonte. Lorsque la bulle se reforme à un autre endroit de l'espace visuel, la dopamine décroît à nouveau et ainsi de suite. On a alors autant de déplétions de dopamine qu'il n'y a de stimuli sur l'image : on peut se servir de ce signal dopaminergique « automatique » pour compter le nombre d'objets dans une scène visuelle, comme on le verra dans la section 4.4.

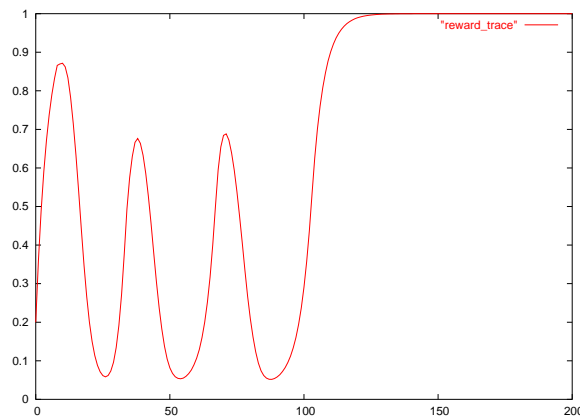


FIG. 4.11 – Evolution de l'activité du neurone DOPAMINE lorsque le modèle utilise une connexion inhibitrice de FOCUS vers DOPAMINE. A chaque fois qu'une bulle apparaît dans FOCUS, la dopamine décroît mais le système a eu le temps de lancer l'inhibition : la bulle disparaît aussitôt et la dopamine recroît jusqu'à ce qu'une nouvelle bulle apparaisse. On observe ainsi autant de déplétions de dopamine qu'il n'y a de stimuli saillants dans l'image (trois ici).

4.3.3 Résultats sur plate-forme robotique

Si la robotique n'est pas l'enjeu de cette thèse, elle reste un excellent moyen de validation de nos modèles dans le but de montrer qu'ils ne sont pas juste des constructions théoriques qui ne fonctionnent en simulation que lorsque l'environnement est contrôlé, les images non bruitées, les mouvements moteurs exécutés sans erreur, etc. Nous avons donc voulu tester notre modèle sur une plate-forme robotique PeopleBot⁴ équipée de roues, d'une pince lui permettant de saisir des objets et d'une caméra mobile. Pour tester le modèle de déplacement du point d'attention, nous avons placé le robot devant une table comportant plusieurs fruits (trois citrons verts en l'occurrence) comme le montrent les figures 4.12-a et 4.12-b. La tâche pour le robot est alors de successivement centrer chacun des trois fruits sans jamais centrer deux fois le même.

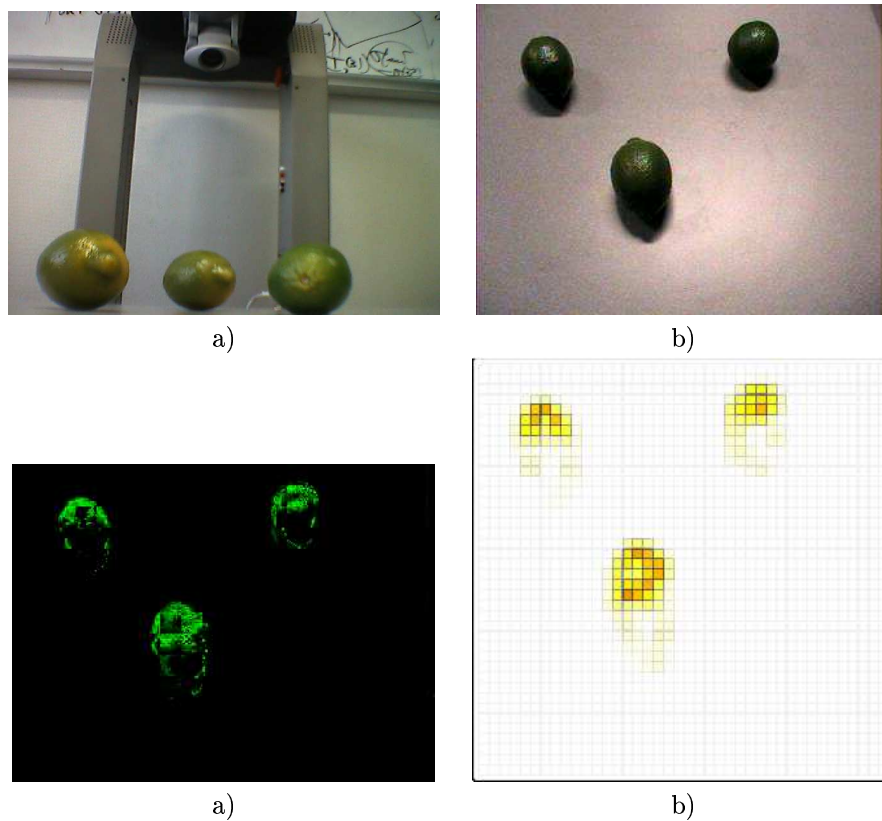


FIG. 4.12 – a) Disposition du robot PeopleBot devant une table comportant trois citrons verts. b) Image perçue par le robot. c) Filtrage de cette image par un filtre gaussien centré sur la couleur verte ($H = 80$, $S = 50$ dans le système HSV). d) Profil d'activité de la carte INPUT lorsque l'image filtrée lui est présentée.

Comme notre modèle ne traite pas du tout les caractéristiques visuelles mais utilise au contraire comme entrée une carte de saillance, nous nous sommes contentés d'extraire la couleur de l'image captée par la caméra du robot pour y trouver la position des fruits. En utilisant des citrons, des pommes ou des oranges, l'avantage est que visuellement ils peuvent se résumer à une tache de couleur uniforme, la plupart du temps différente du reste de l'image. Il suffit donc pour trouver leur position rétinienne de filtrer l'image selon la distance entre la couleur d'un pixel et la couleur recherchée. Par exemple pour les citrons verts, cette couleur désirée a comme coordonnées dans le système HSV (Hue-Saturation-Value) $H = 80$ et $S = 50$: ne pas utiliser la composante V permet de ne pas tenir compte de la luminosité

⁴<http://www.activrobots.com/robots/peoplebot.html>

ambiante. On peut voir sur la figure 4.12-c le résultat du filtrage de l'image de la figure 4.12-b avec un filtre gaussien centré sur cette couleur. Pour chacun des 640×480 pixels de l'image, on obtient une valeur entre 0 et 1 représentant la proximité de la couleur du pixel avec la couleur recherchée.

Ce filtrage sert d'entrée à la carte de saillance INPUT du modèle. C'est bien sûr complètement irréaliste d'un point de vue biologique et inutile d'un point de vue robotique (il faut changer de filtre pour chaque type de fruit), mais cela permet de mettre en avant les propriétés de robustesse au bruit et de suivi d'objets en mouvement du modèle. La carte INPUT comportant 40×40 neurones, chacun de ses neurones utilise comme entrée la moyenne d'une région de l'image de 16×12 pixels, ce qui est une résolution grossière mais suffisante vue la taille des fruits sur l'image dans ce dispositif. On peut observer sur la figure 4.12-d l'activité de la carte INPUT lorsqu'elle utilise comme entrée l'image précédemment filtrée.

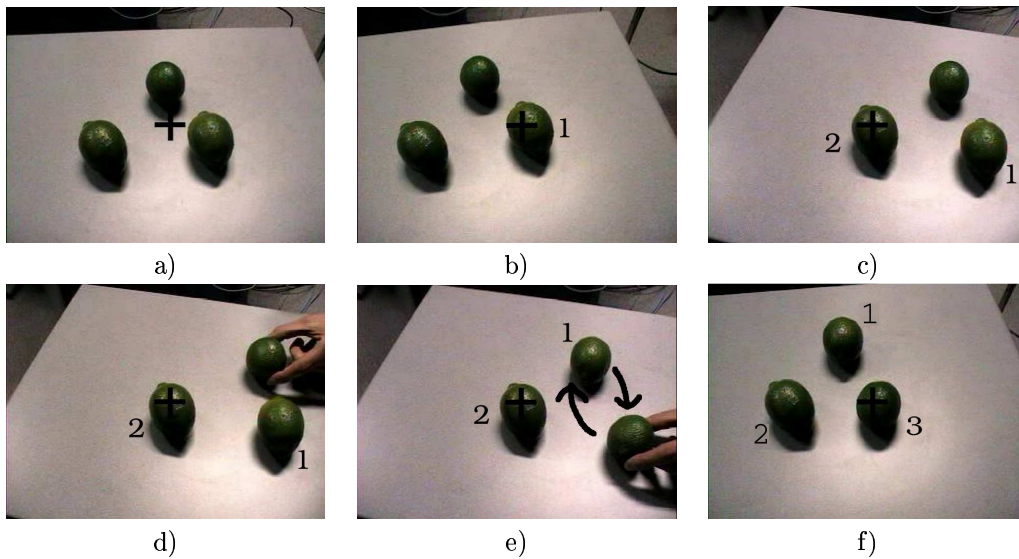


FIG. 4.13 – Séquence d'images prises par la caméra du robot. La caméra centre d'abord le fruit 1 puis, après un *burst* de dopamine, le fruit 2. Même si quelqu'un échange lentement la position du fruit 1 et du troisième fruit, la caméra centre après un nouveau *burst* de dopamine le fruit qui ne l'a pas encore été.

La figure 4.13 montre une séquence d'images prises par la caméra lorsqu'elle se déplace sur les différents fruits. Un mécanisme a été ajouté au modèle pour que la caméra se déplace progressivement afin de centrer le fruit situé sous le point d'attention lorsqu'il s'est formé. A cette fin, il suffit de décoder la position de la bulle dans FOCUS avec un décodage linéaire identique à celui utilisé dans la section 1.3.2 où la position estimée (\hat{x}_c, \hat{y}_c) est calculée à partir des activités $a(i, j)$ de la carte FOCUS par :

$$(\hat{x}_c, \hat{y}_c) = \left(\frac{\sum_{i,j} \left(\frac{i}{n}\right) a(i, j)}{\sum_{i,j} a(i, j)} - 0.5, \frac{\sum_{i,j} \left(\frac{j}{n}\right) a(i, j)}{\sum_{i,j} a(i, j)} - 0.5 \right)$$

Il suffit alors de traduire cette position du stimulus en commande motrice pour la caméra, en limitant l'amplitude de ce déplacement afin que la nouvelle position du stimulus soit proche de l'ancienne. Ce déplacement différentiel équivaut à un mouvement de tous les stimuli dans une direction donnée. Lorsque le stimulus attendu est au centre de l'image, on déclenche un *burst* de dopamine changeant le point d'attention vers un nouveau stimulus qui sera à son tour progressivement centré.

La séquence se déroule comme suit : au départ, aucun fruit n'est centré et le point d'attention se forme sur un des trois fruits (a). La caméra se déplace vers lui jusqu'à ce qu'il soit centré et un pic de dopamine déplace le point d'attention vers un autre fruit (b). La caméra se déplace vers ce deuxième fruit jusqu'à le centrer (c). A cet instant, les deux premiers fruits sont mémorisés et on veut que le système place le

point d'attention sur le troisième fruit qui n'a pas encore été centré. Pour vérifier que ce sont bien les fruits qui sont mémorisés et non pas leur position rétinienne au moment de la mémorisation, on échange le premier fruit mémorisé et le troisième (e et f). Après un *burst* de dopamine, on constate que la caméra centre bien le troisième fruit bien que sa position ait changé.

Il faut bien entendu que les fruits ne soient pas cachés pendant leur mouvement par la main de l'expérimentateur sinon leur représentation en mémoire disparaît. Il faut également que le mouvement ne soit pas trop rapide pour que la position du fruit sur l'image entre deux prises (la fréquence de la séquence vidéo est de l'ordre de 10 Hz) ne change pas trop et que les bulles d'activité glissent entre ces deux positions et ne s'effondrent pas.

4.3.4 Extension au mode *overt*

La condition pour que le modèle soit capable de suivre des objets en mouvement est que la différence entre les positions d'un même stimulus entre deux images soit de l'ordre de quelques neurones sur les cartes. Cette contrainte est forte au niveau de la vitesse maximale autorisée pour les stimuli mais aussi pour la façon dont la caméra peut être déplacée : dans l'expérience robotique, nous avons été obligés de produire de petits mouvements de caméras pour que des images soient prises lors du trajet entre deux fruits. Cette condition est incompatible avec le système oculomoteur. Si le cortex reçoit et traite des informations visuelles pendant une saccade, celles-ci sont trop rapides pour rendre compte de ce phénomène de glissement de bulles d'activité nécessaire à notre modèle. De plus, le phénomène de *dynamic remapping* découvert dans le cortex pariétal par [Duhamel et al., 1992] (voir la section 3.1.4) suggère que la position des stimuli soumis à l'attention est anticipée pendant l'exécution d'une saccade, grâce probablement à une copie éfférente de la préparation de cette saccade. La mise à jour de la mémoire de travail spatiale ne se fait donc pas par mise à jour progressive de l'information visuelle pendant le mouvement mais en une fois grâce à un mécanisme d'anticipation.

Modèle d'anticipation sensorielle

Durant son stage de DEA dans notre équipe en 2005, Jérémy Fix a conçu un modèle d'anticipation spatiale qui sert à améliorer le comportement de notre modèle lorsque des saccades sont produites. Ce qui est présenté dans cette section est le fruit son travail à l'encadrement duquel j'ai participé mais sert à montrer que le modèle que nous avons proposé fonctionne aussi bien en mode *covert* qu'en mode *overt*.

Son modèle permet d'anticiper quelle sera la position de différents objets sur la rétine après une saccade. Les entrées de ce modèle sont deux champs neuronaux, l'un représentant la position actuelle des stimuli visuels (représentés par des bulles d'activité), l'autre la saccade préparée (représentée par une bulle à l'emplacement visuel de la cible). Pour anticiper la position des stimuli après la saccade, il faut disposer d'un modèle direct de l'œil, qui est complexe si on désire l'obtenir à partir de l'activité des neurones oculomoteurs. Heureusement, en restant dans un référentiel rétinotopique pour l'expression de la saccade, ce modèle est simple : comme l'œil est rond et tourne autour de son centre, une saccade se traduit par une translation de l'influx visuel sur la rétine. Si l'on ne prend pas en compte la déformation rétinienne (due à l'inhomogénéité des récepteurs), une saccade se traduit également par une translation des bulles d'activité sur les champs neuronaux. Une telle hypothèse est bien évidemment gênante du point de vue de la plausibilité biologique mais pratique du point de vue computationnel. Il est toutefois possible de prendre en compte cette déformation (qui est relativement bien connue) pour améliorer le modèle. Cette propriété n'est plus nécessairement vraie pour une caméra mobile, dont le centre de rotation n'est pas forcément sur la focale de l'objectif. On peut utiliser des méthodes d'autocalibration (voir par exemple [Maybank et Faugeras, 1992]) ou bien limiter l'amplitude des mouvements de caméra pour rester approximativement linéaire, ce qui est le cas avec la caméra que nous utilisons.

Avec les champs neuronaux utilisés dans nos modèles, le problème de l'anticipation se ramène donc à déplacer toutes les bulles d'activité représentant les stimuli visuels d'un vecteur proportionnel à la saccade préparée : ce vecteur est cependant de signe opposé à la saccade car l'image se déplace dans le sens inverse du mouvement de l'œil. Une première solution explorée par J. Fix est d'utiliser un champ de gain (similaire à celui utilisé par A. Pouget et présenté dans la section 3.2.2) où chaque neurone est sélectif d'une position dans l'espace visuel et d'une saccade donnée. Comme on peut le constater sur la figure 4.14, le nombre de neurones nécessaires pour former le champ de gain est important. Si les champs neuronaux représentant les informations visuelle et motrice sont par exemple des cartes de 30×30 neurones, le champ de gain peut atteindre 900×900 neurones. On peut bien sûr élargir les champs récepteurs du champ de gain pour le limiter à 300×300 neurones, mais c'est au détriment de la précision du réseau et ça ne règle pas le problème de l'explosion combinatoire.

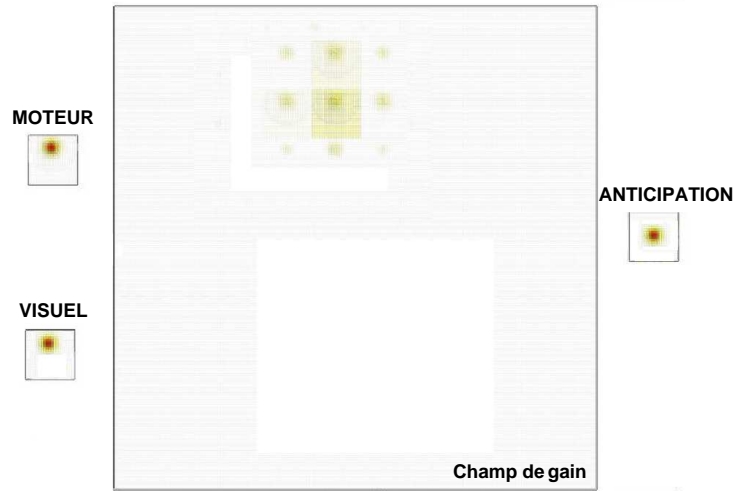


FIG. 4.14 – Modèle d'anticipation visuelle utilisant un champ de gain. Le nombre de neurones nécessaire pour le champ devient excessivement grand. Ici, la carte visuelle VISUEL comporte un seul stimulus que l'on veut centrer en générant une saccade vers lui dans la carte MOTEUR. Seuls quelques neurones sont actifs dans le champ de gain. Le modèle prédit dans la carte ANTICIPATION que le stimulus sera centré après la saccade.

Une deuxième solution plus élégante et moins coûteuse en temps de calcul repose sur l'utilisation de neurones *sigma-pi* décrits dans [Rumelhart et al., 1986]. Ceux utilisés dans ce modèle ont la même dynamique que les champs neuronaux présentés dans la section 1.3 :

$$\tau \times \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -u(x, t) + \int_{\mathbb{R}} w(x - y) f[u(y)] dy + h + s(x, t)$$

mais l'intensité de stimulation $s(x, t)$ n'est plus la somme des activités afférentes pondérées par des poids, mais une somme de produits d'activités des neurones des cartes visuelle et motrices. La figure 4.15 montre la connectivité entre les cartes d'entrée VISUEL et MOTEUR et la carte de sortie ANTICIPATION. Considérons que ces cartes comportent $N \times N$ neurones et notons l'activité des neurones de ces cartes $v(x, t)$ pour VISUEL, $m(x, t)$ pour MOTEUR et $a(x, t)$ pour ANTICIPATION. L'intensité de stimulation du neurone d'activité $a(x, t)$ est alors définie par :

$$s(x, t) = \beta \times \sum_{y \in \mathbb{R}^2} v(x, t) \times m(y - x, t)$$

où β est un coefficient dépendant de la taille des cartes. La somme n'est en réalité pas infinie (\mathbb{R}^2) car x et $y - x$ sont des positions dans l'espace fini $[-0.5, 0.5]^2$. Cette somme de produits, caractéristique

des neurones *sigma-pi*, est en fait une convolution entre les fonctions de \mathbb{R}^2 vers \mathbb{R} représentées par les cartes VISUEL et MOTEUR. Comme la fonction de MOTEUR est une fonction gaussienne (une seule bulle d'activité), et que celle de VISUEL est une somme de fonctions gaussiennes (plusieurs bulles distinctes), le résultat obtenu dans la carte ANTICIPATION est une somme de fonction gaussiennes dont le centre est la somme vectorielle des centres des gaussiennes correspondantes dans VISUEL et MOTEUR : l'ensemble des bulles d'activité dans VISUEL subit une translation définie par la position de la bulle d'activité dans MOTEUR. Si la bulle d'activité dans MOTEUR est au centre de la carte (saccade d'amplitude nulle), la carte ANTICIPATION recopie l'activité de la carte VISUEL.

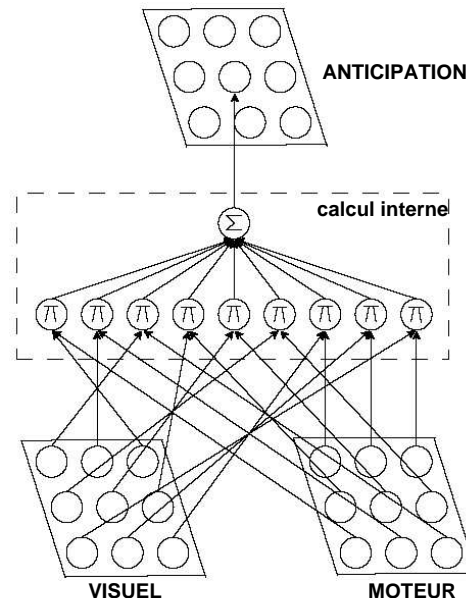


FIG. 4.15 – Connectivité d'un neurone de la carte ANTICIPATION. Il utilise comme stimulation une somme de produits d'activité de neurones des cartes VISUEL et MOTEUR. Cette somme peut impliquer jusqu'à N^2 couples.

Cette connectivité spécifique de façon à assurer la convolution des deux cartes repose sur l'utilisation de référentiels identiques dans toutes les cartes. Elle ne nécessite qu'environ $2N^2$ connexions par neurone de la carte ANTICIPATION mais est complètement *ad-hoc* pour la tâche. Si les référentiels variaient, la connectivité serait totalement différente. Le gros problème de ce modèle est donc l'apprentissage, qui doit aboutir à une sélection des couples de neurones de VISUEL et MOTEUR devant servir d'entrée à un neurone donné. La solution consistant à créer tous les couples possibles puis à détruire ceux qui sont inutiles au cours de l'apprentissage (technique de l'élagage ou *pruning* des réseaux de neurones) est malheureusement trop coûteuse en temps de calcul vue la taille des cartes pour être réaliste. Le modèle que nous utilisons ici se contente d'une définition *a priori* de la connectivité.

Intégration avec la mémoire de travail spatiale

Pour que notre modèle fonctionne en mode *overt*, il faut que la position des stimuli mémorisés soit anticipée lors de l'exécution d'une saccade. En supposant que la saccade préparée est systématiquement dirigée vers le point d'attention, les informations concernant sa direction et son amplitude sont contenues dans la carte FOCUS : cette carte sert donc de copie éfférente permettant à son modèle de modifier l'état de la mémoire de travail. La figure 4.16 montre comment son modèle s'intègre dans notre modèle de mémoire de travail spatiale : la carte ANTICIPATION reçoit des connexions des cartes FOCUS (copie éfférente qui joue le rôle de MOTEUR) et WM (état actuel de la mémoire de travail, équivalent de VISUEL dans le modèle

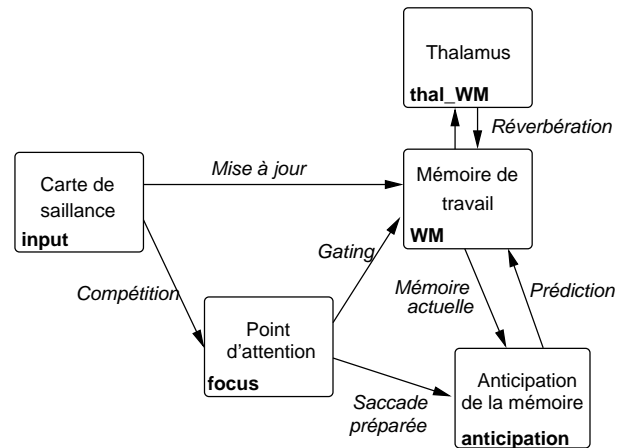


FIG. 4.16 – Ajout d'un mécanisme d'anticipation au modèle de mémoire de travail spatiale par J. Fix pour prendre en compte l'exécution de saccades de grande amplitude. La partie du système qu'il propose d'ajouter utilise l'état actuel de la mémoire de travail et la saccade préparée (considérée comme étant dirigée vers le point d'attention) pour estimer où seront les stimuli mémorisés après la saccade.

précédent) et se projette en retour sur la carte WM. Cette connexion de ANTICIPATION vers WM, à l'instar de celle de INPUT vers WM n'est pas suffisamment forte pour créer une bulle dans WM par elle-même : il faut la conjonction d'une bulle dans INPUT et ANTICIPATION pour en créer une.

L'idée du modèle est que pendant une saccade l'information visuelle disparaît dans INPUT, ce qui a pour effet de faire également disparaître toute activité dans FOCUS et WM. Seule la carte ANTICIPATION, qui a un long temps de latence est active durant cette saccade. Après la saccade, lorsque l'information visuelle revient, les stimuli présents à la fois dans INPUT et ANTICIPATION apparaissent dans la mémoire de travail : la mémoire de travail contient à nouveau les stimuli qu'elle avait mémorisés avant la saccade, mais à leur nouvelle position.

La figure 4.17 montre l'évolution du modèle amélioré lorsque des saccades sont produites. Au départ, le point d'attention se porte sur un des trois stimuli et la carte ANTICIPATION prédit qu'une saccade exécutée vers lui le centrerait (a). Une saccade est déclenchée : pendant son exécution, seule la carte ANTICIPATION est active (b). Après la saccade, l'information visuelle revient : le stimulus vers lequel la saccade a été exécutée est effectivement centré. Comme sa position a été anticipée par la carte ANTICIPATION, il est mémorisé dans WM alors que l'attention n'est plus portée dessus (c). Le point d'attention peut alors se porter sur un nouveau stimulus qui est alors mémorisé (d). A partir de ce nouvel état de la mémoire de travail, la carte ANTICIPATION prédit la position des deux stimuli mémorisés après une saccade vers le nouveau point d'attention (e). Si on exécute une nouvelle saccade (f), la mémoire de travail est à nouveau mise à jour et contient les deux points mémorisés à leur nouvelle position (g). Le point d'attention se porte alors sur un nouveau stimulus (h).

Ce mécanisme ajouté au modèle de mémoire de travail spatiale permet ainsi de maintenir la mémoire de travail même lorsque l'information visuelle se déplace complètement à chaque mouvement de caméra. Ce modèle complet a également été validé sur le robot PeopleBot. Un problème toutefois dans ce mécanisme est qu'il n'y a pas de contrôle sur le stimulus vers lequel le point d'attention se portera après une saccade : ajouter la partie « inhibition de retour » ne sert à rien vu le temps que met cette partie à devenir active par rapport au temps mis par une bulle à se former dans FOCUS. Une solution peut être obtenue en biaisant la compétition dans FOCUS pour que la bulle apparaisse préférentiellement au centre de l'image.

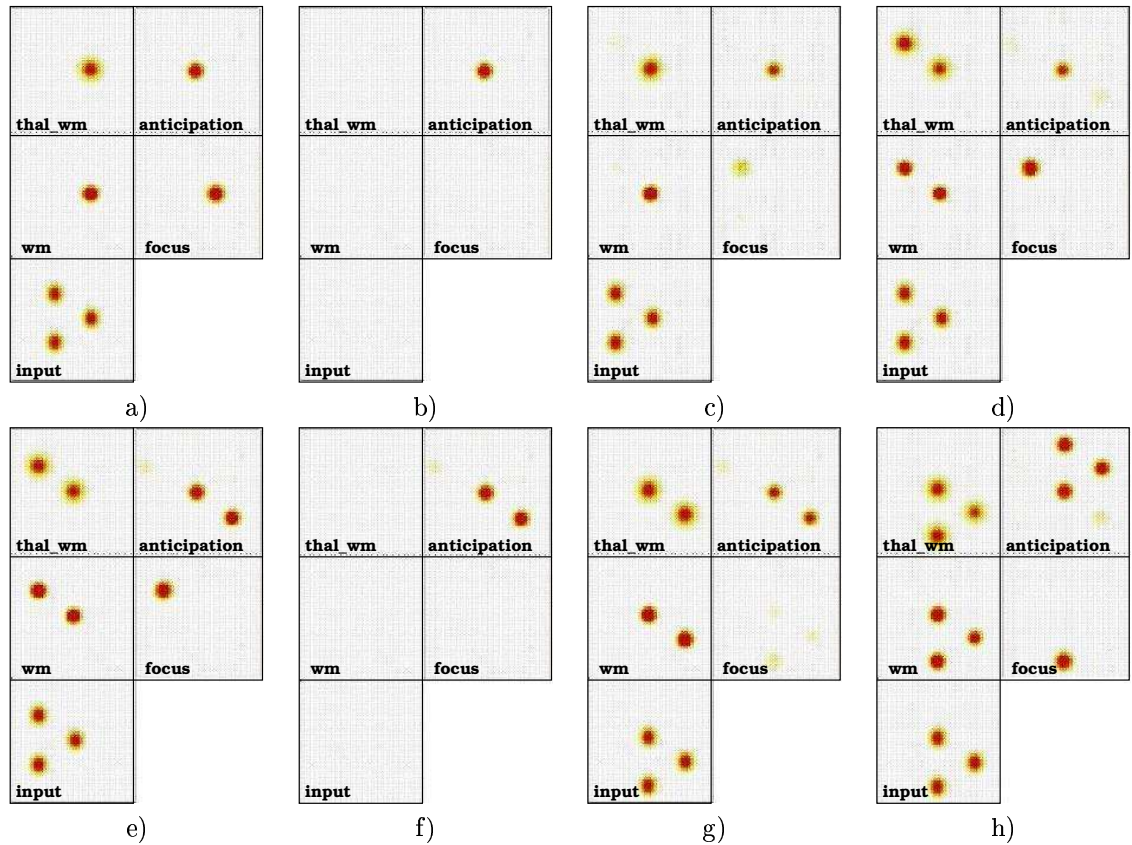


FIG. 4.17 – Séquence d'évolution du modèle de mémoire de travail spatiale avec anticipation. a) Le point d'attention se porte sur un des trois stimuli et le système d'anticipation prédit que sa position après une saccade vers lui sera au centre de l'image. b) Pendant l'exécution de la saccade, seule la carte ANTICIPATION est active. c) Le stimulus attendu réapparaît à l'endroit prévu : il est mémorisé. d) Le point d'attention se porte sur un nouveau stimulus. e) Le système anticipe la position des deux stimuli mémorisés après une nouvelle saccade. f) Une nouvelle saccade est exécutée. g) Les deux stimuli réapparaissent à l'endroit prévu : ils sont mémorisés à nouveau. h) Le point d'attention se porte sur le troisième stimulus.

4.4 Utilisation couplée avec un modèle d'apprentissage de séquences

Nous avons vu dans la section 4.3.2 que le modèle précédent peut être bouclé pour déplacer le point d'attention automatiquement sur tous les points saillants d'une scène visuelle. L'évolution temporelle de l'activité du neurone DOPAMINE est par exemple décrite sur la figure 4.11 lorsque la scène contient trois objets saillants. L'inhibition d'une bulle d'activité dans FOCUS correspond à une augmentation de l'activité de DOPAMINE alors que son apparition correspond à sa diminution. On observe ainsi autant de déplétions de dopamine qu'il n'y a eu d'apparition de bulle dans FOCUS, donc d'objets focalisés. L'idée nous est alors venue d'utiliser ce signal pour compter le nombre d'objets saillants en les focalisant tous un par un.

Peu de modèles de comptage utilisant des réseaux de neurones existent [Dehaene et Changeux, 1993, Schofield et al., 1996]. On se referra à la thèse de T. A. Bale pour une revue de ces modèles, ainsi que pour sa proposition intéressante de modèle connexionniste modulaire [Bale, 1998]. Ces modèles reposent tous sur le même concept : l'image contenant les items à compter est d'abord normalisée pour que chaque objet ait la même représentation neuronale (à la fois en nombre de neurones impliqués et en niveau d'activité) avant d'alimenter un accumulateur. Cet accumulateur est une jauge dont le niveau augmente avec le nombre d'items. Si ces modèles utilisent des mécanismes neuronaux pour réaliser cet accumulateur (dont l'existence est supposée à partir d'expériences psychologiques), la phase de prétraitement est souvent considérée comme inutile et le modèle ne s'applique alors qu'aux images prétraitées et non aux images réelles. Ces modèles n'ont jamais été validés sur des images réelles, car cette phase de prétraitement est de toute évidence beaucoup plus délicate que ne le laissent penser les auteurs. De la robustesse de sa réalisation dépend la capacité de l'accumulateur à compter les objets.

Pour cette raison, utiliser le signal dopaminergique fourni par notre modèle semble pertinent pour proposer une approche motrice du comptage : la focalisation successive du point d'attention sur les items à compter sert de base au comptage, et non l'information visuelle elle-même. D'autre part, le développement des capacités numériques comme le dénombrement chez l'enfant est étroitement lié au développement du langage [Brannon et Van de Walle, 2001] et des capacités de pointage [Butterworth, 1999]. Si l'enfant a de façon innée des capacités de catégorisation pour deux ou trois objets (phénomène appelé *subitizing*), il ne peut compter précisément des nombres supérieurs d'items qu'à l'âge où il acquiert des capacités langagières. En particulier, il est difficile pour lui d'estimer là où il y a le plus d'items parmi des arrangements de cinq et six sans connaître la séquence ordinale des nombres. Pour en rendre compte, notre modèle utilise l'apprentissage de la séquence ordinale pour savoir comment s'incrémenter à chaque déplétion de dopamine. La modalité de ce modèle sera donc principalement verbale, contrairement au modèle précédent qui était visuel et moteur.

4.4.1 Architecture du modèle

Le premier problème est de savoir comment représenter les nombres sur un substrat neuronal. L'hypothèse que nous avons retenue est de considérer que les nombres sont auto-organisés dans une aire corticale liée à la sémantique des mots, comme le laisse penser l'expérience de [Le Clec'h et al., 2000]. Cette auto-organisation est liée à l'aspect phonétique du mot correspond au nombre, mais aussi à son sens, sa proximité avec les autres nombres, etc. Pour simplifier, nous avons choisi de représenter les nombres par une position préférentielle sur un champ neuronal nommé NOMBRE, comme le montre la figure 4.18. Cette carte utilise des entrées symboliques censées représenter l'audition du mot correspondant, en s'arrangeant pour qu'une seule bulle d'activité ne soit présente à un instant donné. Tout ceci est peu plausible biologiquement, mais l'intérêt du modèle n'est pas là.

En partant de cette représentation des nombres, l'objectif du modèle est de pouvoir apprendre la

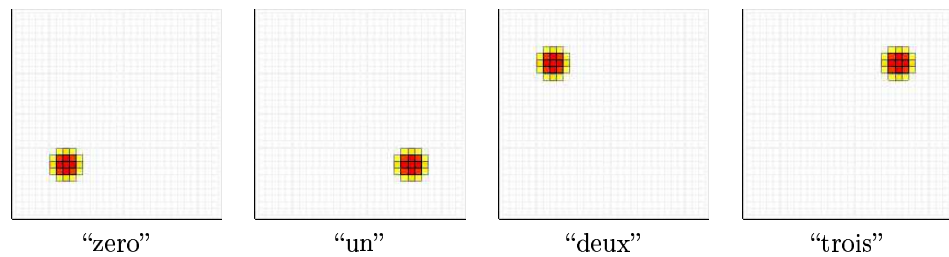


FIG. 4.18 – Représentation distribuée des nombres zéro, un, deux et trois sur la carte NOMBRE.

séquence ordinale zéro-un-deux-trois qui lui est présentée lors de l'apprentissage puis de pouvoir la reproduire sans activation auditive à chaque déplétion de dopamine. Comme nous l'avons souligné dans la section 2.4, un des rôles les plus admis des ganglions de la base est l'apprentissage de séquences à travers son influence sur les liaisons thalamocorticales. Le modèle computationnel de [Berns et Sejnowski, 1998] a d'ailleurs permis de montrer comment cet apprentissage est possible dans cette structure. Il est toutefois trop simple, et surtout limité par la fréquence régulière à laquelle doivent être présentés les items de la séquence : l'intervalle temporel entre deux items est déterminé par la dynamique des neurones. Nous avons donc décidé de réaliser un modèle plus complet des ganglions de la base qui puisse apprendre des séquences dans lesquelles les items sont présentés à des instants imprévisibles.

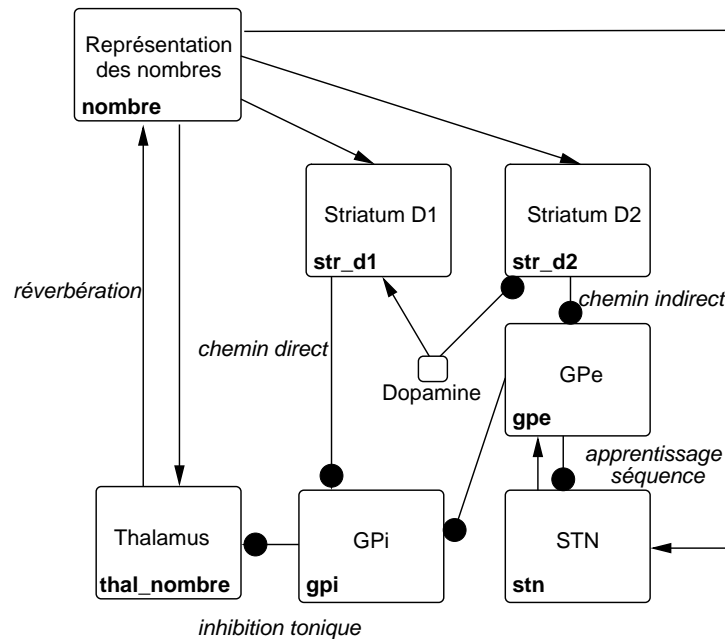


FIG. 4.19 – Modèle d'apprentissage de séquences inspiré des ganglions de la base. La partie composée de NOMBRE, THAL_NOMBRE, STR_D1 et GPI est identique à celle utilisée dans le modèle de déplacement du point d'attention (section 4.3) : l'activité du neurone DOPAMINE permet de désinhiber THAL_NOMBRE et donc de favoriser la boucle thalamocorticale pour le nombre actuellement représenté. Le chemin indirect à travers STR_D2 et GPE est inhibé par la dopamine : il renforce l'inhibition de THAL_NOMBRE en l'absence de dopamine. La projection de STN vers GPE est soumise à apprentissage et permet de désinhiber la boucle thalamocorticale correspondant à l'item suivant dans la séquence. Les connexions excitatrices sont représentées par des flèches et les connexions inhibitrices par des ronds noirs.

L'architecture de ce modèle est présentée sur la figure 4.19 et ses paramètres sont décrits en annexe

A.3. Il utilise un chemin direct (identique à celui utilisé dans le modèle de déplacement du point d'attention) pour renforcer la représentation d'un nombre dans la carte `NOMBRE` grâce à la désinhibition de `THAL_NOMBRE` par une augmentation de dopamine. Il utilise également le chemin indirect, avec une deuxième carte représentant de striatum (`STR_D2`) mais qui est inhibée par la dopamine (récepteurs dopaminergiques de type D2). A travers `GPE` qui inhibe toniquement `GPI`, ce chemin renforce au contraire l'inhibition de `THAL_NOMBRE` lorsque la dopamine est peu active.

Comme `STR_D2` utilise la même entrée corticale (`NOMBRE`) que `STR_D1`, le chemin indirect n'a pas d'effet notable en soit : lorsque la dopamine est à un faible niveau, la représentation dans `NOMBRE` n'interagit pas avec le thalamus, tandis que lorsqu'elle est à un fort niveau, la boucle thalamocorticale est renforcée et la représentation dans `NOMBRE` est stable et insensible à toute autre stimulation. Pour pouvoir apprendre une séquence, nous avons ajouté une carte représentant le noyau subthalamique `STN` qui reçoit des afférences corticales de `NOMBRE` et qui est en interaction réciproque avec `GPE`. L'apprentissage de la séquence se fait à travers les connexions de `STN` vers `GPE` : lorsqu'un nouveau nombre dans la séquence est représenté dans `GPE`, les neurones de `STN` (qui ont un grand temps de latence) représentent encore le nombre précédent : un apprentissage hebbien entre ces deux cartes permet alors d'apprendre l'association entre les deux représentations.

Il ne faut toutefois pas que ces connexions se modifient en permanence, sinon l'association entre un nombre et lui-même deviendrait prépondérante étant donné qu'on ne fait pas d'hypothèse sur la fréquence de présentation des nombres. Cet apprentissage est ainsi conditionné au niveau d'activité du neurone `DOPAMINE`. Si on note $gpe(x, t)$ l'activité d'un neurone de `GPE` recevant une connexion de `STN`, $stn(y, t)$ l'activité du neurone afférent dans `STN` et $dopa(t)$ le niveau de dopamine, le poids $w_{x,y}(t)$ de cette connexion est modifié à chaque itération par la formule :

$$\Delta w_{x,y}(t) = \eta \times dopa(t) \times (h_{gpe} - gpe(t)) \times stn(t)$$

La séquence d'apprentissage du modèle est ainsi la suivante : on commence par initialiser le réseau en forçant la représentation du nombre « zéro » dans la carte `NOMBRE`. Le niveau de dopamine étant faible, seul le chemin indirect représente ce nombre (en particulier `GPE` et `STN`). Après un temps aléatoire, on force la carte `NOMBRE` à représenter le chiffre « un ». La représentation dans le chemin indirect va se modifier pour représenter « un », sauf `STN` dont le temps de latence fait qu'elle représente encore « zéro » pendant plusieurs itérations. L'émission d'un *burst* de dopamine au moment du changement de nombre concorde alors avec cette situation où `STN` représente un nombre et `GPE` le suivant. L'apprentissage des connexions entre ces deux cartes va alors représenter la transition dans la séquence. On itère ensuite sur tous les nombres de la séquence (on s'arrête ici à trois nombres, mais le principe reste le même avec des cartes plus grandes pouvant représenter plus de nombres).

4.4.2 Répétition de la séquence ordinale

L'apprentissage de la séquence ne repose que sur le chemin indirect. Pour la restitution de la séquence, en revanche, les deux chemins vont coopérer dynamiquement en fonction du niveau de dopamine. La carte `NOMBRE` n'est plus excitée par l'audition, mais ses neurones ont une activité de repos non nulle de sorte qu'une bulle d'activité puisse apparaître quand la partie correspondante du thalamus est désinhibée. Les figures 4.20 et 4.21 décrivent le fonctionnement du modèle lorsque le signal dopaminergique est celui fourni par le modèle de déplacement du point d'attention (identique à celui de la figure 4.11 obtenu pour la focalisation successive de trois objets).

Une fois la carte `NOMBRE` initialisée sur le nombre « zéro » (a), la dopamine se met à croître. Le chemin direct est alors favorisé et cette représentation est renforcée (b). Lorsque la dopamine décroît après l'apparition d'une bulle dans `FOCUS`, le chemin indirect s'active et désinhibe `STN` qui peut alors exciter `GPE` à l'emplacement du nombre suivant dans la séquence apprise (« un »), ce qui a pour effet de désinhiber `THAL_NOMBRE` au même endroit (c). La dopamine étant alors à un niveau faible, le chemin

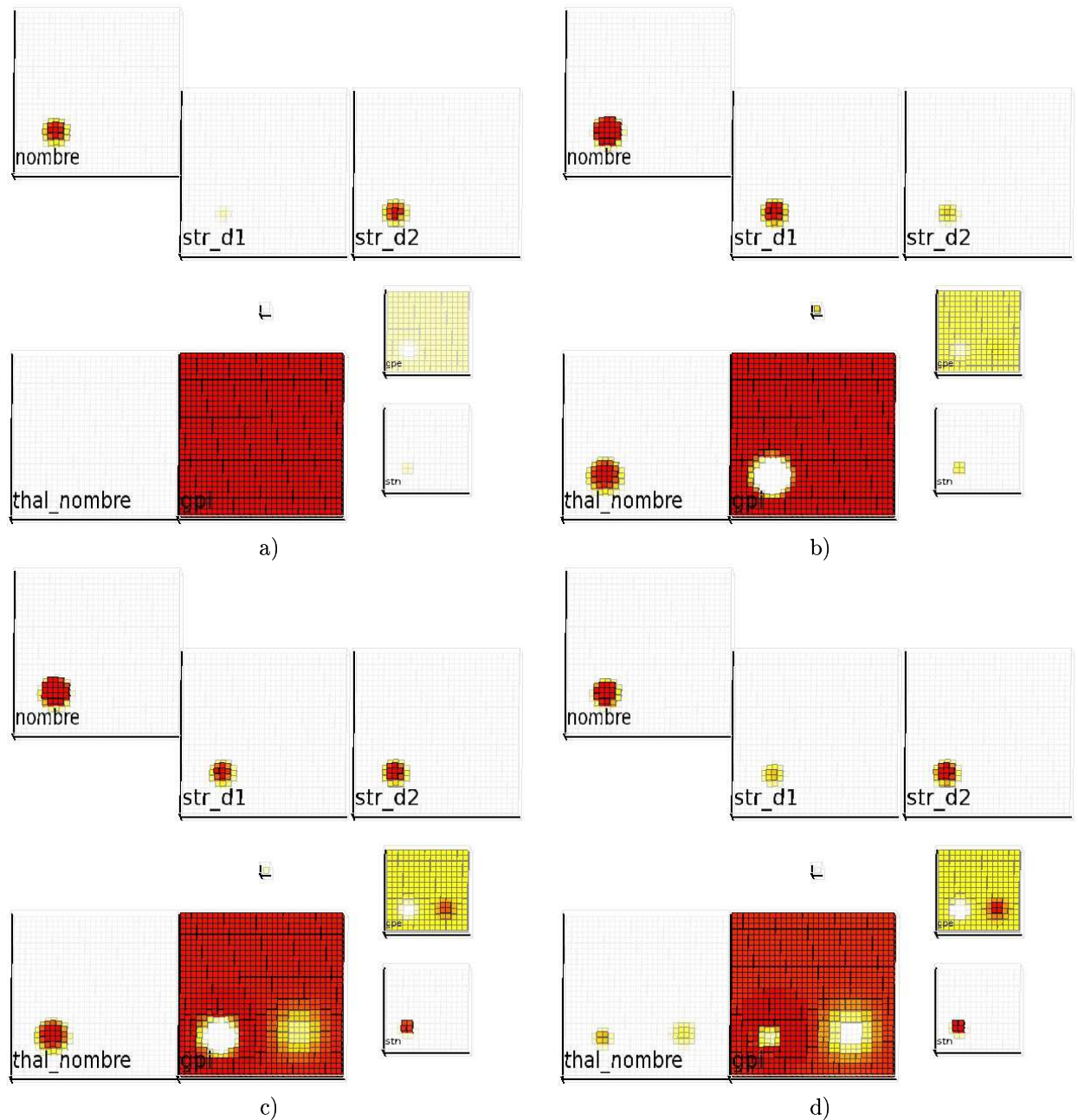


FIG. 4.20 – Evolution du réseau lorsque le signal dopaminergique est celui fourni par le modèle de déplacement du point d'attention (figure 4.11). a) La carte NOMBRE est initialisée sur l'représentation du nombre « zéro ». La dopamine est à un niveau faible. b) La dopamine croît. Le chemin direct est favorisé et la boucle thalamocorticale est désinhibée : la représentation corticale est renforcée. Le chemin indirect est alors inactif (hormis GPE qui est toniquement actif). c) Suite à l'apparition d'une bulle dans FOCUS, la dopamine décroît. Le chemin indirect est favorisé : STN est désinhibé au niveau du nombre actuel et excite GPE au niveau du nombre suivant. d) Cette sur-excitation de GPE inhibe GPI et désinhibe THAL_NOMBRE. Le chemin direct étant par ailleurs inactif (la dopamine est toujours à un niveau faible), la boucle thalamocorticale correspondant au nombre « zéro » disparaît et une activité thalamique apparaît au niveau du nombre « un ».

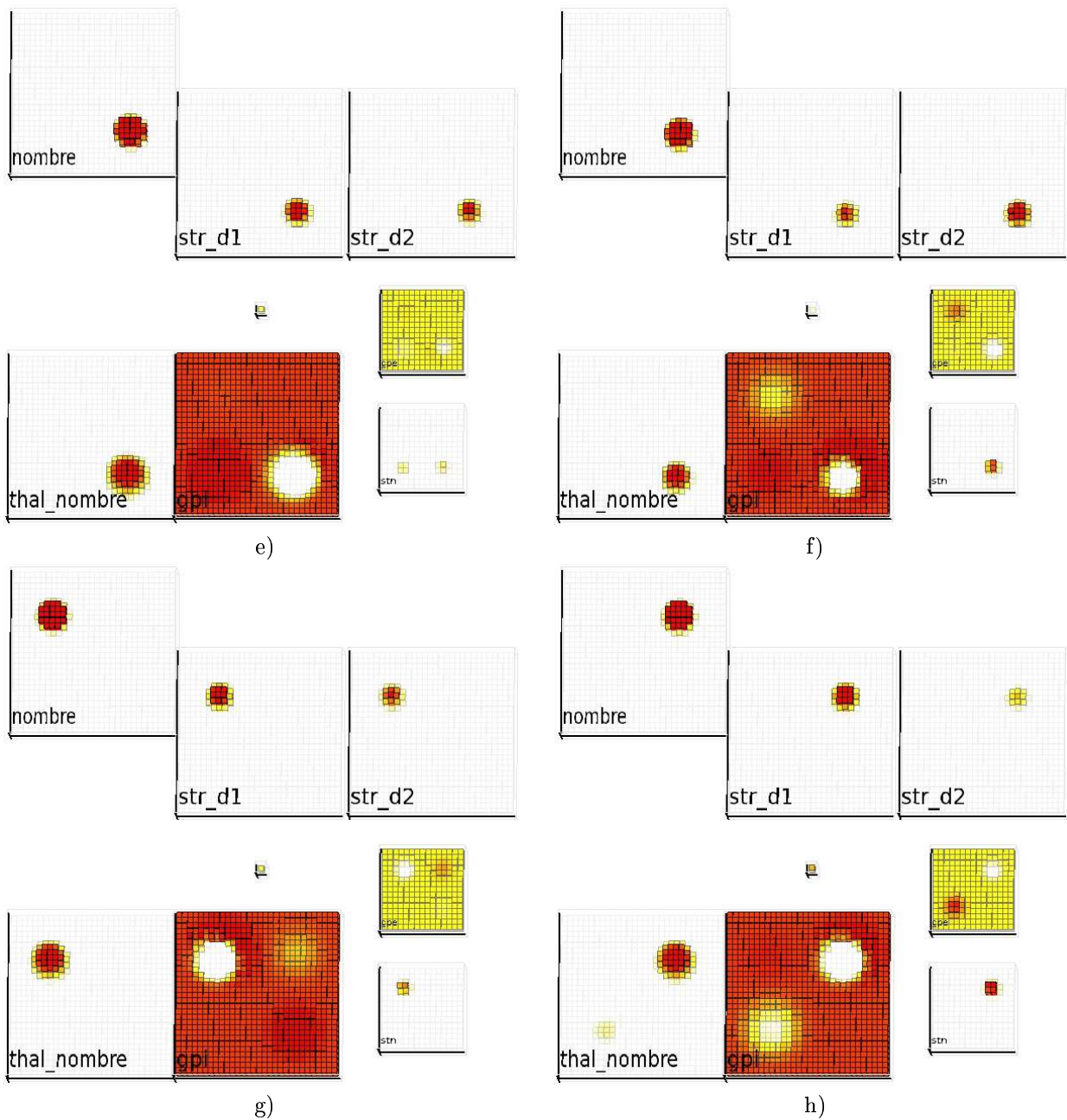


FIG. 4.21 – Suite de la figure 4.20. e) La représentation corticale se déplace vers le nombre « un ». La dopamine s’activant à nouveau, le chemin direct est favorisé et cette nouvelle représentation est stabilisée. f) Deuxième déplétion de dopamine : STN *via* GPE inhibe GPI au niveau du nombre « deux ». g) NOMBRE représente le nombre « deux » mais une troisième déplétion de dopamine désinhibe le thalamus au niveau du nombre « trois ». h) NOMBRE représente le nombre « trois » et la dopamine reste à un niveau élevé : la représentation corticale reste stable, même si STN guide la désinhibition du thalamus vers le nombre ZÉRO.

direct n'est plus actif et la boucle thalamocorticale du nombre « zéro » est bloquée (d), ce qui permet à la représentation corticale dans NOMBRE de se porter sur le nombre « un » puis d'être renforcée lorsque la dopamine remonte (e). A la déplétion suivante de dopamine, STN excite GPE à l'endroit du chiffre « deux » (f) ce qui permet de changer à nouveau la représentation corticale et de la stabiliser (g). La troisième déplétion fixe la représentation corticale sur le chiffre « trois » et la stabilise étant donné le haut niveau de dopamine (h). A la fin de cette séquence, la représentation corticale est donc bloquée sur le nombre « trois », qui correspond au nombre de déplétions de dopamine et donc d'objets focalisés par le modèle de déplacement du point d'attention. On peut interpréter ceci comme le fait que le couplage dynamique entre les deux modèles a « compté » le nombre d'objets saillants dans la scène.

Ce modèle propose ainsi une vue plus complète du fonctionnement des ganglions de la base que le modèle de déplacement du point d'attention. Il intègre le chemin indirect, dont le but semble *a priori* compléter celui du chemin direct, mais aussi la boucle récurrente entre STN et GPE introduite par [Berns et Sejnowski, 1998] pour permettre l'apprentissage de séquences. Notre modèle a l'avantage de permettre des intervalles temporels arbitraires entre les items de la séquence, contrairement à celui de Berns et Sejnowski. La démonstration proposée permet de compter jusqu'à trois, mais le principe est facilement transposable à des nombres supérieurs en augmentant le nombre de neurones dans les cartes : la seule limite est le nombre de calculs nécessaires.

Ce modèle, qui traite des modalités plutôt verbales (même si l'audition est extrêmement rudimentaire et la production ignorée), fonctionne parallèlement à un autre modèle qui est purement visio-moteur. Pour cette coopération, il n'a pas été utile de créer des cartes multimodales complexes faisant le lien entre la modalité visiomotrice et la modalité verbale. La communication se fait par le partage d'un simple signal dopaminergique. Cette hypothèse n'a reçu pour l'instant aucune validation expérimentale mais constitue à notre sens une piste intéressante de recherche.

Conclusion

Le but du principal modèle que nous avons proposé dans ce chapitre est de permettre l'exploration d'une scène visuelle à partir de déplacements du point d'attention sur les différents stimuli saillants que comporte l'image. Cette approche diffère des méthodes consistant à analyser l'image en une seule fois avec des filtres très complexes ainsi que de celles considérant que la reconnaissance visuelle n'est possible que dans la *fovea* et que l'oeil doit bouger sur toute la scène pour l'analyser, en la reconstruisant au fur et à mesure. Elle repose au contraire sur une coopération entre l'information visuelle périphérique, grossière au niveau des caractéristiques extraites mais suffisante pour suggérer que quelque chose d'intéressant (c'est-à-dire saillant) se trouve à une position donnée, et l'information visuelle centrale qui peut être identifiée plus précisément.

Ce qu'apporte ce modèle est un contrôle spatial et temporel du déplacement du point d'attention sur la carte de saillance. Il rend compte des propriétés dynamiques du phénomène d'inhibition de retour initialement découvert dans [Posner et Cohen, 1984] : suivi de stimuli en mouvement, mémorisation de plusieurs indices, effet temporel dépendant de l'implication attentionnelle demandée par la tâche (modélisé ici par la génération d'un *burst* de dopamine lorsque l'attention a été suffisamment portée sur un stimulus) . Il utilise pour cela les propriétés dynamiques des champs neuronaux : robustesse au bruit, glissement d'activité sur des stimuli en mouvement, intégration spatio-temporelle. Ces champs neuronaux sont combinés dans une architecture utilisant des champs récepteurs spatialement limités, ce qui fait que les calculs restent locaux : le comportement du réseau est séquentiel et ordonné malgré la distribution et le parallélisme des calculs. Aucun mécanisme centralisateur ayant accès à la totalité de l'information n'est nécessaire pour coordonner les différents calculs ; seules l'interaction entre les différentes cartes et la dynamique des neurones expliquent l'émergence de ce comportement.

Ce modèle est pourtant un peu plus complexe que ce qui serait nécessaire pour observer le même

comportement. L'architecture inspirée de la voie directe des ganglions de la base avec la double inhibition est en quelque sorte superflue : une connexion du neurone DOPAMINE vers la carte INHIB serait suffisante pour observer le déplacement du point d'attention sur les stimuli non-mémorisés. La raison est que l'ajout de la voie indirecte dans cette architecture des ganglions de la base permettrait de pouvoir revenir au cours de la recherche sur un stimulus déjà visité. En effet, comme nous l'avons vu avec le modèle d'apprentissage de séquences, la voie indirecte a un effet opposé à celui de la voie directe et est en compétition avec lui. Ici elle pourrait forcer le maintien de l'inhibition d'un stimulus déjà mémorisé et donc forcer le point d'attention à revenir vers lui dans le cas où le traitement de ses caractéristiques visuelles aurait été incomplet.

Le fait que nous ayons pu ajouter le modèle d'anticipation sensorielle de J. Fix, ainsi que le modèle d'apprentissage de séquences, sans rien modifier dans les paramètres du modèle de déplacement du point d'attention est très intéressant car il montre la pertinence d'une approche modulaire dans la modélisation de fonctions cognitives. Il apparaît ainsi possible de pouvoir ajouter des fonctionnalités à un modèle neuronal sans devoir tout recommencer : c'est toute la richesse qu'apporte l'inspiration neurobiologique, même si le fonctionnement cérébral n'est pas réellement modulaire.

Les expériences robotiques effectuées sont toutefois peu convaincantes du point de vue de leur utilité : nous nous sommes limités à tester les propriétés du modèle sans nous soucier de son intérêt réel dans un comportement global du robot. En particulier, le filtrage effectué sur la couleur du fruit recherché est très naïf et nécessite d'être modifié manuellement si l'on ne recherche plus des citrons verts mais des oranges. Comme nous l'avons proposé dans la conclusion du chapitre 3, ce modèle est destiné à être intégré dans une architecture beaucoup plus vaste, comprenant un modèle du cortex visuel avec des caractéristiques visuelles extraites beaucoup plus complexes que la simple détection de la couleur, une voie ventrale permettant de reconnaître des objets complexes, des champs de gain permettant de traduire la position rétinotopique du point d'attention en commande motrice pour d'autres effecteurs, etc. Ce seul modèle est pourtant déjà très demandeur en puissance de calcul vu le nombre de neurones impliqués et leur nombre de connexions. La distribution des calculs et surtout le fait que le plus grand nombre d'évaluations de l'influence des connexions a lieu à l'intérieur d'une carte et non entre deux cartes laissent penser que ce modèle peut être implanté sur une architecture parallèle comme une grappe de PC, mais cela n'a pas été vérifié.

Conclusion et perspectives

L'important, c'est de bien s'ennuyer.

Jean Carmet

Bilan du travail effectué

L'objectif de cette thèse était d'étudier comment des fonctions sensorimotrices complexes d'un point de vue comportemental peuvent être réalisées à partir de l'interaction de populations d'unités simples comme des neurones artificiels. Nous défendons l'idée qu'outre ses propriétés computationnelles, le calcul numérique distribué peut permettre l'émergence de fonctions et de phénomènes difficilement formalisables. Dans l'approche *top-down* du calcul numérique distribué, une fonction définie analytiquement sur un espace peut être simulée avec une certaine précision à partir de calculs locaux simples en chaque point d'un maillage de cet espace. La décomposition de cette fonction nécessite qu'elle soit parfaitement définie et son domaine de validité explicite. Dans le cas des fonctions cognitives complexes, comme la préparation d'un mouvement, l'attention ou la mémoire de travail, une telle formalisation est sinon impossible tout au moins difficile. Dans l'état des connaissances en psychologie, ces fonctions ne peuvent être décrites que par des propriétés génériques qui ne peuvent prétendre à l'exhaustivité. En toute rigueur, ces fonctions n'existent pas *per se* mais sont des abstractions issues de l'observation du comportement humain. La psychologie cognitive s'attache par exemple à décrire sous formes de schémas fonctionnels le traitement de l'information permettant ces comportements. Lorsqu'on se penche sur la manière dont le cerveau réalise ces mêmes fonctions, on constate que ce découpage fonctionnel n'a pas de sens biologique : malgré la spécialisation fonctionnelle des différentes structures du cerveau, il est difficile d'isoler des circuits réalisant exclusivement et totalement telle ou telle fonction. Au contraire, ces différentes structures interagissent en permanence et de façon réciproque pour que globalement la fonction soit assurée.

Les fonctions cognitives émergent donc plus du fonctionnement du cerveau qu'elles ne sont réalisées explicitement. L'interprétation fonctionnelle du cerveau isolant des « centres » de fonctions comme le langage, la mémoire ou le raisonnement logique n'est le plus souvent qu'un effet d'annonce des expérimentateurs qui n'ont observé que l'implication d'une aire dans un circuit plus complexe. S'il ne faut pas tomber dans l'excès inverse en disant que toutes les structures du cerveau participent à toutes les fonctions (approche holiste), il faut garder à l'esprit que seule l'interaction de plusieurs structures peut effectivement réaliser une fonction. C'est en ce sens qu'une approche *bottom-up* du calcul numérique distribué est pertinente pour simuler ces fonctions : l'interaction de vastes populations d'unités de calcul simples crée des phénomènes qu'un observateur extérieur au système peut interpréter comme réalisant une certaine fonction. Cette notion d'observateur extérieur est essentielle à la définition de l'émergence : le phénomène d'attention par exemple n'est pas le résultat du calcul d'une structure particulière mais bien une propriété observée dans le comportement global du système.

Dans le chapitre 1.1, nous avons présenté ce que l'approche *bottom-up* du calcul numérique distri-

bué est capable de produire, en particulier à travers les automates cellulaires et le célèbre jeu de la vie. Cette thèse s'inscrivant dans le domaine du connexionisme, nous avons ensuite montré la particularité des réseaux de neurones dans cette approche en les classant (arbitrairement) selon le type d'apprentissage qu'ils sont capables d'effectuer : l'apprentissage supervisé des réseaux du type perceptron permet de généraliser une fonction à partir d'exemples, l'apprentissage non-supervisé des réseaux du type Kohonen permet de projeter une distribution sur un espace de dimension réduite tout en conservant sa topologie, l'apprentissage par renforcement permet à un agent de maximiser la récompense obtenue à long-terme grâce à ses actions. Malgré ces propriétés d'apprentissage, ces réseaux de neurones « classiques » ont comme inconvénient d'avoir un fonctionnement statique car traitant les données de façon indépendante. Or le monde dans lequel évolue un organisme est dynamique, les informations sensorielles étant corrélées temporellement : la position d'un objet en mouvement dans l'espace visuel, par exemple, varie continuellement. Il est donc important que le type de réseau de neurones utilisé dans la modélisation de fonctions sensorimotrices soit adapté aux informations qu'il reçoit.

Nous nous sommes donc intéressé à un type différent de réseaux de neurones. Contrairement aux autres réseaux, son intérêt ne repose pas sur ses capacités d'apprentissage mais sur les propriétés dynamiques observables grâce à l'interaction de la population entière à travers des connexions latérales. Nous avons ainsi pu montrer expérimentalement que les champs neuronaux peuvent créer des profils d'activité gaussiens (des bulles) sur des stimuli bruités, même fortement. Ils sont également capables de suivre un de ces stimuli en mouvement jusqu'à une certaine vitesse limite qui dépend du déplacement du stimulus entre deux itérations, ceci même lorsque l'espace d'entrée est bruité ou contient des distracteurs. Ces propriétés de continuité spatio-temporelle et d'isolation d'un stimulus parmi d'autres sont des effets émergents de l'interaction des neurones du champ *via* leurs connexions latérales. Les champs neuronaux constituent ainsi un support neuronal numérique et distribué qui a des propriétés dynamiques émergentes intéressantes du point de vue de la modélisation de fonctions sensorimotrices.

Les champs neuronaux ne peuvent modéliser pourtant qu'une petite assemblée neuronale, au maximum de la taille d'une aire fonctionnelle. Pour rendre compte des interactions entre les différentes aires impliquées dans la préparation du mouvement ou les transformations sensorimotrices, il faut construire des architectures utilisant des connexions entre différents champs neuronaux. L'approche neuromimétique que nous avons retenue demande non seulement que les calculs neuronaux soient similaires à ceux des neurones biologiques, mais aussi que l'architecture du système reflète au mieux la connectivité des différentes aires cérébrales impliquées dans la fonction à modéliser. Nous avons donc essayé au chapitre 2 de présenter les différentes structures impliquées dans le contrôle moteur, depuis la commande des muscles par les différents neurones de la moëlle épinière jusqu'aux quatre grandes structures cérébrales : tronc cérébral, cervelet, ganglions de la base et cortex cérébral. Malgré l'aspect un peu « catalogue » de cette revue, le point le plus important à retenir est la coopération dynamique entre ces structures : chacune n'est pas spécialisée dans un aspect particulier de la génération du mouvement avec une hiérarchie claire du type « la sortie d'une structure est l'entrée d'une autre ». Au contraire, la réciprocité des connexions entre ces structures permet une évolution dynamique de leur activité. En particulier, les rôles d'anticipation sensorimotrice du cervelet et de sélection de l'action des ganglions de la base permettent au cortex cérébral de modifier ses calculs de manière dynamique, ce qui en retour modifie également ceux effectués par le cervelet et les ganglions de la base. S'il n'y avait qu'une chose à retenir de ce chapitre, c'est que l'interprétation de l'activité du cortex cérébral ne doit pas conduire à penser qu'elle n'est due qu'à sa connectivité interne mais plutôt qu'elle est le résultat d'interactions avec d'autres structures sous-corticales. C'est un des travers de beaucoup de modèles neuromimétiques que de ne considérer que des aires corticales au détriment des structures sous-corticales. Ce biais est peut-être dû au sentiment que le cortex cérébral est le summum de l'évolution du système nerveux, mais aussi au fait que les méthodes d'investigation de l'activité cérébrale comme l'IRMf ou l'EEG ont plus facilement accès au cortex cérébral du fait de sa position périphérique, ce qui fait que beaucoup plus de résultats sont disponibles pour cette structure.

Le chapitre 2 a également mis l'accent sur les structures spécifiquement impliquées dans l'oculomotricité. La raison en est le rôle central de l'oculomotricité dans la représentation spatiale de l'information

visuelle et la préparation du mouvement d'autres effecteurs. Dans le chapitre 3, nous avons décrit comment l'information visuelle est séparée dès les premières aires visuelles en deux chemins parallèles : la voie ventrale vers le lobe temporal qui analyse et combine les différentes caractéristiques visuelles indépendamment de leur position dans le but de l'identification des objets et la voie dorsale vers le cortex pariétal qui exprime la position des différents objets de la scène visuelle dans des référentiels orientés vers le mouvement des différents effecteurs. Nous avons présenté les principaux modèles de transformation sensorimotrice expliquant comment les différents référentiels de la voie dorsale peuvent être créés à partir de champs de gain. Constatant d'une part que ces modèles sont bien aboutis et que seules des améliorations mineures peuvent leur être apportées, d'autre part que la principale limitation pour leur intégration dans un système plus complexe d'un point de vue comportemental est l'absence de sélection du stimulus visuel qui est la cible du mouvement, nous avons préféré nous concentrer sur cet aspect de la génération du mouvement et avons remarqué que cette notion de sélection d'une cible dans un espace visuel est fortement liée à celle d'attention et de recherche visuelle.

La théorie prémotrice de l'attention soutient que l'attention qui peut être portée sur un stimulus dans l'espace visuel est liée à la préparation d'une saccade (mais pas forcément son exécution) vers ce stimulus. Cet effet amplificateur de la préparation d'une saccade serait dû aux connexions *feedback* des aires impliquées dans l'oculomotricité (en particulier les *frontal eye fields* et les colliculi supérieurs) vers les aires visuelles. La sélection d'un stimulus par l'attention permet aux champs de gain pariétaux de le représenter préférentiellement dans les référentiels centrés sur les effecteurs afin que les mouvements s'effectuent vers lui. Nous avons ainsi proposé sur la figure 3.15 une architecture complète permettant de sélectionner un stimulus donné dans l'espace visuel et de préparer un mouvement vers lui de plusieurs effecteurs. Certaines parties de cette architecture peuvent en théorie être adaptées de modèles existants, comme les champs de gain pariétaux du modèle de [Pouget et Sejnowski, 1997] ou la voie ventrale du modèle de [Itti et Koch, 2001]. La partie programmant une saccade vers le stimulus-cible est par contre nouvelle, c'est donc elle que nous nous sommes attachés à modéliser. Un des regrets de cette thèse sera de n'avoir pas eu le temps de réaliser l'architecture complète pour la tester sur un bras robotique couplé à une caméra mobile.

Le problème auquel nous apportons une réponse sous forme de modèle dans le chapitre 4 est ainsi de pouvoir déplacer le point d'attention (c'est-à-dire la cible d'une saccade) sur les différents stimuli saillants de l'espace visuel jusqu'à trouver celui qui doit être l'objet du mouvement. Ce problème s'intègre dans celui de la recherche séquentielle ayant permis de mettre en évidence le phénomène d'attention. Le modèle proposé tente de rendre compte des principales propriétés observées lors de tâches de recherche séquentielle, en particulier le phénomène d'inhibition de retour défini comme la prévention pour le point d'attention de revenir sur un stimulus déjà visité. L'inhibition de retour ayant des propriétés dynamiques particulières comme la capacité de suivre plusieurs objets en mouvement ou d'effectuer un *dynamic remapping* pendant une saccade, ces aspects ont été pris en compte lors de la modélisation.

Le modèle proposé est constitué de trois parties fonctionnelles interagissant de façon dynamique. La première sélectionne un stimulus au hasard parmi l'ensemble des stimuli saillants de la scène visuelle, la seconde mémorise dynamiquement les stimuli attendus, la troisième conditionne le déplacement du point d'attention à la production d'un *burst* de dopamine dans un modèle simplifié des ganglions de la base. Outre le fait que le système fonctionne correctement avec des stimuli bruités et/ou en mouvement à la fois en simulation et sur une plate-forme robotique, il utilise plusieurs concepts qu'il est important de mettre en valeur par rapport au domaine du neuromimétisme. Un premier point important est que le modèle neuronal proposé est complètement distribué et local : aucun superviseur central n'est nécessaire pour coordonner temporellement les différentes parties du système. Si cette idée de superviseur central est facilement réfutable dans le domaine biologique, certains modèles neuromimétiques l'utilisent quand même, parfois de manière cachée, afin de gérer les conflits entre les différents modules qui peuvent vouloir accéder à une ressource quelconque (attentionnelle, mémorielle) de façon concurrente ou pour différencier les phases d'apprentissage des phases de fonctionnement. Le fait qu'aucune partie du modèle n'ait accès à la totalité des informations est un point très important pour nous.

Un autre concept intéressant introduit dans ce modèle concerne la mémoire de travail spatiale. La vue classique du *gating actif* de la mémoire de travail est celui d'un interrupteur : le *gating* ouvre une connexion entre l'espace sensoriel et la mémoire, pour que la perception soit mémorisée, puis la referme, figeant la mémoire dans son état actuel. Ce que nous avons proposé diffère de cette vue. Le *gating* de notre modèle de mémoire de travail spatiale, constitué par le point d'attention, ouvre sélectivement la connexion entre l'espace sensoriel et la mémoire mais ne la referme pas : la représentation du stimulus en mémoire peut être mise à jour par la perception si celui-ci est en mouvement. Notre *gating* attentionnel est plus une autorisation donnée à un stimulus d'entrer dans la mémoire de travail qu'un interrupteur, ce qui est nouveau à notre connaissance.

L'avantage de concevoir un système distribué mais organisé est qu'il n'est pas fermé : il est toujours possible d'ajouter des éléments au modèle sans perturber de façon négative son fonctionnement. Par exemple, dans la partie contrôlant le déclenchement de l'inhibition, seule la voie directe a été modélisée car elle était suffisante pour la tâche que nous voulions effectuer. Si l'on veut ajouter au système la capacité de revenir vers un stimulus déjà visité, un modèle de la voie indirecte permettrait théoriquement de supprimer son inhibition et donc de laisser le point d'attention revenir vers lui. L'extension au mode *overt* effectuée par J. Fix est un exemple de l'ouverture du modèle : rien n'a été modifié dans les paramètres de notre modèle avant d'ajouter la partie permettant de modifier l'état de la mémoire de travail pendant une saccade.

On peut également effectuer plusieurs fonctions en parallèle tant que les ressources nécessaires sont différentes. Si on considère le modèle fonctionnant de manière automatique grâce à une connexion inhibitrice de la carte FOCUS vers le neurone dopaminergique, on constate que l'évolution de la dopamine lorsque le système porte le point d'attention sur trois objets est similaire à celui représenté sur la figure 4.11 : le signal dopaminergique présente autant de déplétions qu'il n'y a d'objets saillants sur l'image. Nous avons donc conçu un modèle complet des ganglions de la base (comprenant le chemin direct et le chemin indirect) capable d'apprendre des séquences, en particulier des séquences de nombre, et de les répéter à chaque fois qu'une déplétion de dopamine se produit. En faisant apprendre à ce modèle la séquence des nombres « un deux trois etc. » et en lui fournissant le signal dopaminergique produit par notre modèle de recherche séquentielle, nous avons été capable de créer un système capable de compter le nombre d'objets saillants dans une scène.

Perspectives

Les perspectives offertes par l'utilisation des champs neuronaux dans les systèmes neuromimétiques sont intéressantes grâce à la dynamique temporelle des neurones et aux effets non-linéaires introduits par les interactions latérales dans les cartes, sans pour autant ajouter un coût calculatoire trop important comme le font les neurones impulsifs. Bien que la notion de champ neuronal soit ancienne, tout n'est pas encore maîtrisé : en particulier l'apprentissage est encore difficile car le comportement dynamique d'un neurone dépend beaucoup de ses poids afférents et risque de varier trop fortement avec un apprentissage de type hebbien. La maîtrise de l'apprentissage des poids des connexions latérales pourrait également permettre de créer un effet d'auto-organisation à l'intérieur du champ neuronal, mais on rencontre encore quelques problèmes de stabilité de la dynamique de la population.

La modélisation proposée dans cette thèse s'appuie principalement sur l'architecture neuronale adéquate pour réaliser le comportement donné, avec l'inspiration des neurosciences. Les paramètres de connexion entre les cartes, par exemple, ont été fixés après un processus d'« essais-erreurs » assez long, au sens où les données neurobiologiques indiquent seulement si une telle connexion existe, au mieux si elles sont excitatrices ou inhibitrices, mais pas quelles valeurs elle doivent prendre. Les modèles que nous proposons et qui sont décrits en annexe A ne sont qu'une possibilité parmi d'autres : non seulement de petites variations sur les valeurs n'entraînent pas de modification radicale du comportement observé mais rien n'indique qu'un choix complètement différent des ces paramètres ne permettrait pas d'obtenir le même type de comportement. Comme nous l'avons souligné dans la section 1.1.2 avec la notion

d'émergence, la difficulté vient du fait qu'il est difficile d'exprimer analytiquement la fonction globale que réalise le modèle. Il pourrait en effet s'avérer intéressant d'appliquer une descente de gradient ou un algorithme génétique sur les paramètres du réseau afin de trouver leur valeur optimale, mais le problème est encore une fois de savoir comment exprimer l'erreur ou la fonction objective demandée au système. Des recherches permettant de fixer au mieux les paramètres du modèle sans perdre l'aspect « émergent » de son fonctionnement seraient d'un grand intérêt.

Un autre prolongement naturel de cette thèse est de s'interroger sur l'intégration du système dans un comportement motivé. Nous avons présenté au chapitre 1.1 le domaine de l'apprentissage par renforcement puis montré au chapitre 2 que le signal dopaminergique des ganglions de la base est analogue à la différence temporelle du schéma *acteur-critique*. Or notre modèle ne prend pas en compte cet aspect pourtant essentiel de la cognition : un organisme ne va chercher un stimulus dans une scène que si le fait de la trouver lui apporte une récompense sous une forme quelconque. Toute recherche est motivée par l'espérance d'une récompense. Le même type de problème se posera si nous voulons affiner notre modèle de mémoire de travail et l'utiliser dans un autre cadre que l'inhibition de retour. Il faut alors pouvoir choisir quels stimuli vont être mémorisés en fonction de leur intérêt du point de vue de la maximisation de la récompense. De manière générale, l'intégration des différentes fonctions modélisées isolément doit se faire dans le but d'une autonomie motivée de l'agent.

Dans le cadre des neurosciences computationnelles, l'apport de nos modèles doit non seulement être évalué par rapport à leur plausibilité en termes de mécanismes neuronaux, mais aussi par rapport aux prédictions qu'ils permettent de faire au niveau expérimental et qui peuvent être validées ou non. Si la plausibilité biologique des champs neuronaux est relative, l'architecture proposée se rapproche le plus possible de ce qui est connu, même si tout ne peut pas être pris en compte. L'apport principal de cette thèse en terme de prédiction est l'existence d'une mémoire de travail spatiale dynamique, c'est-à-dire dont l'entrée des stimuli est conditionnée par l'attention tout en permettant une mise à jour par la perception. Si son existence semble réaliste au vu des expériences de *multiple-object tracking* réalisées par Z. Pylyshyn [Pylyshyn, 2004], des expériences sont en cours au sein de l'équipe Cortex avec Z'Hor Ramdane-Chérif pour la mettre en évidence de façon plus claire.

Bibliographie

- [Ajemian et al., 2001] Ajemian, R., Bullock, D., et Grossberg, S. (2001). A model of movement coordinates in the motor cortex : posture-dependent changes in the gain and direction of single cell tuning curves. *Cerebral Cortex*, 11(12) :1124–1135.
- [Albus, 1971] Albus, J. S. (1971). A theory of cerebellar function. *Mathematical Bioscience*, pages 25–61.
- [Albus, 1975] Albus, J. S. (1975). A new approach to manipulator control : The cerebellar model articulation controller (CMAC). *Transactions of the ASME*, pages 220–227.
- [Aldridge et al., 2004] Aldridge, J. W., Berridge, K. C., et Rosen, A. R. (2004). Basal ganglia neural mechanisms of natural movement sequences. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 82(8-9) :732–739.
- [Alexander et al., 1986] Alexander, G. E., DeLong, M. R., et Strick, P. L. (1986). Parallel organization of functionally segregated circuits linking the basal ganglia and cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 9 :357–381.
- [Alexandre, 1990] Alexandre, F. (1990). *Une modélisation fonctionnelle du cortex : la colonne corticale. Aspects visuels et moteurs*. PhD thesis, Université Henri Poincaré Nancy-I.
- [Amari, 1977] Amari, S.-I. (1977). Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields. *Biological Cybernetics*, 27 :77–87.
- [Amari, 1980] Amari, S.-I. (1980). Topographic organization of nerve fields. *Bulletin of Mathematical Biology*, 42 :339–364.
- [Amit et Brunel, 1995] Amit, D. J. et Brunel, N. (1995). Learning internal representations in an attractor neural network with analogue neurons. *Network : Computation in Neural Systems*, 6 :359–388.
- [Andersen et al., 1985] Andersen, R. A., Essick, G. K., et Seigal, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science*, 230 :456–458.
- [Andersen et al., 1998] Andersen, R. A., Snyder, L. H., Batista, A. P., Buneo, C. A., et Cohen, Y. E. (1998). Posterior parietal areas specialized for eye movements (LIP) and reach (PRR) using a common coordinate frame. *Novartis Foundation Symposium*, 218 :109–122.
- [Avillac et al., 2005] Avillac, M., Denève, S., Olivier, E., Pouget, A., et Duhamel, J.-R. (2005). Reference frames for representing the location of visual and tactile stimuli in the parietal cortex. *Nature Neuroscience*, 8(6).
- [Baas et Emmeche, 1997] Baas, N. et Emmeche, C. (1997). On emergence and explanation. *Intellectica*, 25 :67–83.
- [Backer et Mertsching, 2002] Backer, G. et Mertsching, B. (2002). Using neural field dynamics in the context of attentional control. In *ICANN 2002*, pages 1237–1242.
- [Baddeley, 1986] Baddeley, A. D. (1986). *Working Memory*. Oxford University Press, Oxford.
- [Bale, 1998] Bale, T. A. (1998). *Modular Connectionist Architectures and the Learning of Quantification Skills*. PhD thesis, University of Surrey.
- [Baraduc, 1999] Baraduc, P. (1999). *Modèle neuronal de transformations de coordonnées : contrôle visiomoteur par recodage de la proprioception*. PhD thesis, Université Paris 6.

- [Barto, 1995] Barto, A. G. (1995). Adaptive critics and the basal ganglia. In Houk, J. C., Davis, J., et Beiser, D., éditeurs, *Models of Information Processing in the Basal Ganglia*, pages 215–232. MA : MIT Press, Cambridge.
- [Batista et al., 1999] Batista, A. P., Buneo, C. A., Snyder, L. H., et Andersen, R. A. (1999). Reach plans in eye-centered coordinates. *Science*, 285 :257–260.
- [Becker et Fuchs, 1969] Becker, W. et Fuchs, A. F. (1969). Further properties of the human saccadic system : eye movements and correction saccades with and without visual fixation points. *Vision Research*, 9 :1247–1258.
- [Beiser et Houk, 1998] Beiser, D. G. et Houk, J. C. (1998). Model of cortical-basal ganglionic processing : encoding the serial order of sensory events. *Journal of Neurophysiology*, 79 :3168–3188.
- [Bellman, 1957] Bellman, R. E. (1957). *Dynamic Programming*. Princeton University Press, Princeton.
- [Bendiksby et Platt, 2003] Bendiksby, M. S. et Platt, M. L. (2003). Effects of attention and motivation on neuronal activity in parietal cortex. *Journal of Vision*, 3(9) :475.
- [Berns et Sejnowski, 1998] Berns, G. et Sejnowski, T. (1998). A computational model of how the basal ganglia produce sequences. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10 :108–121.
- [Bernstein, 1967] Bernstein, N. (1967). *The co-ordination and regulation of movement*. Pergamon Press, London.
- [Blakemore et al., 2001] Blakemore, S. J., Frith, C. D., et Wolpert, D. M. (2001). The cerebellum is involved in the sensory consequences of action. *Brain Imaging*, 12(9) :1879–1884.
- [Blasdel et Salama, 1986] Blasdel, G. G. et Salama, G. (1986). Voltage-sensitive dyes reveal a modular organization in monkey striate cortex. *Nature*, 321 :579–585.
- [Bliss et Lomo, 1973] Bliss, T. V. et Lomo, T. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *Journal of Physiology*, 232(2) :331–356.
- [Boylls, 1975] Boylls, C. C. (1975). A theory of cerebellar function with applications to locomotion : I. The physiological role of climbing fiber inputs in anterior lobe operation. Coins technical report, Computer and Information Science University of Massachusetts.
- [Brannon et Van de Walle, 2001] Brannon, E. M. et Van de Walle, G. A. (2001). The development of ordinal numerical competence in young children. *Cognitive Psychology*, 43 :53–81.
- [Braver et al., 1999] Braver, T. S., Barch, D. M., et Cohen, J. D. (1999). Cognition and control in schizophrenia : A computational model of dopamine and prefrontal function. *Biological Psychiatry*, 46(3) :312–328.
- [Brodmann, 1909] Brodmann, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Principien, dargestellt auf grund des Zellenbaues*. Johann Ambrosius Barth Verlag, Leipzig.
- [Brotchie et al., 1995] Brotchie, P. R., Andersen, R. A., Snyder, L. H., et Goodman, S. J. (1995). Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. *Nature*, 375 :232–235.
- [Bullock et al., 1993] Bullock, D., Grossberg, S., et Guenther, F. H. (1993). A self-organizing neural model of motor equivalent reaching and tool use by a multijoint arm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5 :408–435.
- [Burnod, 1989] Burnod, Y. (1989). *An adaptive neural network : the cerebral cortex*. Masson.
- [Burnod et al., 1999] Burnod, Y., Baraduc, P., Battaglia-Mayer, A., Guigon, E., Koechlin, E., Ferraina, S., Lacquaniti, F., et Caminiti, R. (1999). Parieto-frontal coding of reaching : an integrated framework. *Experimental Brain Research*, 129 :325–346.
- [Burnod et al., 1992] Burnod, Y., Grandguillaume, P., Otto, I., Ferraina, S., Johnson, P. B., et Caminiti, R. (1992). Visuomotor transformations underlying arm movements toward visual targets : a neural network model of cerebral cortical operations. *Journal of Neuroscience*, 12(4) :1435–1453.
- [Bush et al., 2000] Bush, G., Luu, P., et Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 4 :215–222.

-
- [Butterworth, 1999] Butterworth, B. (1999). *The Mathematical Brain*. Macmillan, London.
- [Calabresi et al., 1992] Calabresi, P., Maj, R., Pisani, A., Mercuri, N. B., et Bernardi, G. (1992). Long-term synaptic depression in the striatum : physiological and pharmacological characterization. *Journal of Neuroscience*, 12 :4224–4233.
- [Caminiti et al., 1990] Caminiti, R., Johnson, P. B., et Urbano, A. (1990). Making arm movements within different parts of space : dynamic aspects in the primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 10(7) :2039–2058.
- [Carpenter et Grossberg, 1987] Carpenter, G. A. et Grossberg, S. (1987). A massively parallel architecture for a self-organizing neural pattern recognition machine. *Computer Vision, Graphics, and Image Processing*, 37 :54–115.
- [Carrasco et al., 2000] Carrasco, M., Penpeci-Talgar, C., et Eckstein, M. (2000). Spatial covert attention increases contrast sensitivity across the CSF : support for signal enhancement. *Vision Research*, 40(10–12) :1203–1215.
- [Castel et al., 2003] Castel, A. D., Pratt, J., et Craik, F. I. M. (2003). The role of spatial working memory in inhibition of return : evidence from divided attention tasks. *Perception and Psychophysics*, 65(6) :970–981.
- [Cave, 1999] Cave, K. (1999). The feature gate model of visual selection. *Psychological Research*, 62 :182–194.
- [Chelazzi et al., 1993] Chelazzi, L., Miller, E. K., Duncan, J., et Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, 363 :345–347.
- [Clower et al., 2001] Clower, D. M., West, R. A., Lynch, J. C., et Strick, P. L. (2001). The inferior parietal lobule is the target of output from the superior colliculus, hippocampus, and cerebellum. *The Journal of Neuroscience*, 21(16) :6283–6291.
- [Cohen et Andersen, 2002] Cohen, Y. E. et Andersen, R. A. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 3 :553–562.
- [Colby, 1991] Colby, C. L. (1991). The neuroanatomy and neurophysiology of attention. *Journal of Child Neurology*, 6 :90–118.
- [Colby et al., 1996] Colby, C. L., Duhamel, J. R., et Goldberg, M. E. (1996). Visual, presaccadic, and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *Journal of Neurophysiology*, 76 :2841–2852.
- [Colby et Goldberg, 1999] Colby, C. L. et Goldberg, M. E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 22 :319–349.
- [Corbetta, 1998] Corbetta, M. (1998). Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations : Identical, independent, or overlapping neural systems? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3) :831–838.
- [Courtney et al., 1998] Courtney, S. M., Petit, L., Maisog, J. M., Ungerleider, L. G., et Haxby, J. V. (1998). An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, 279 :1347–1351.
- [Craighero et al., 1999] Craighero, L., Fadiga, L., Rizzolatti, G., et Umiltà, C. (1999). Action for perception : a motor-visual attentional effect. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 25 :1673–1692.
- [Craighero et al., 2004] Craighero, L., Nascimben, M., et Fadiga, L. (2004). Eye position affects orienting of visuospatial attention. *Current Biology*, 14 :331–333.
- [Crawford et al., 2000] Crawford, J. D., P., H. D. Y., et Vilis, T. (2000). Curvature of visual space under vertical eye rotation : implications for spatial vision and visuomotor control. *Journal of Neuroscience*, 20 :2360–2368.
- [Damasio, 1994] Damasio, A. R. (1994). *Descartes' Error : Emotion, Reason and the Human Brain*. Grosset/Putnam, New York.

- [Damasio, 1999] Damasio, A. R. (1999). *The Feeling of What Happens : Body, Emotion and the Making of Consciousness*. Heinemann, London.
- [Danziger et al., 1998] Danziger, S., Kingstone, A., et Snyder, J. J. (1998). Inhibition of return to successively stimulated locations in a sequential visual search paradigm. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 24 :1467–1475.
- [DeFockert et al., 2001] DeFockert, J. W., Rees, G., Frith, C. D., et Lavie, N. (2001). The role of working memory in visual selective attention. *Science*, 291 :1803–1806.
- [Dehaene et Changeux, 1993] Dehaene, S. et Changeux, J. P. (1993). Development of elementary numerical abilities : A neuronal model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5(4) :390–407.
- [Demartines, 1994] Demartines, P. (1994). *Analyse de données par réseaux de neurones auto-organisés*. PhD thesis, Institut National Polytechnique de Grenoble.
- [Deneve et al., 1999] Deneve, S., Latham, P., et Pouget, A. (1999). Reading population codes : a neural implementation of ideal observers. *Nature Neuroscience*, 2 :740–745.
- [Deneve et al., 2001] Deneve, S., Latham, P., et Pouget, A. (2001). Efficient computation and cue integration with noisy population codes. *Nature Neuroscience*, 4(8) :826–831.
- [Descartes, 1649] Descartes, R. (1649). *Les Passions de l'âme*. Henry Le Gras, Paris.
- [Deschenes, 1989] Deschenes, M. (1989). Short review : Rate coding motor unit recruitment patterns. *The Journal of Strength and Conditioning Research*, 3(2) :34–39.
- [Desimone, 1998] Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, 353 :1245–1255.
- [Desimone et Duncan, 1995] Desimone, R. et Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18 :193–222.
- [Dodd et al., 2003] Dodd, M. D., Castel, A. D., et Pratt, J. (2003). Inhibition of return with rapid serial shifts of attention : Implications for memory and visual search. *Perception and Psychophysics*, 65(7) :1126–1135.
- [Dominey et al., 1995] Dominey, P. F., Arbib, M. A., et P., J. J. (1995). A model of cortico-striatal plasticity for learning oculomotor associations and sequences. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(3) :311–336.
- [Douglas et al., 1995] Douglas, R. J., Koch, C., Mahowald, M., Martin, K. A., et Suarez, H. H. (1995). Recurrent excitation in neocortical circuits. *Science*, 269 :981–985.
- [Doya, 1999] Doya, K. (1999). What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex? *Neural Networks*, 12 :961–974.
- [Droulez et Berthoz, 1991] Droulez, J. et Berthoz, A. (1991). A neural model of sensoritopic maps with predictive short-term memory properties. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 88 :9653–9657.
- [Duhamel et al., 1992] Duhamel, J.-R., Colby, C. L., et Goldberg, M. E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255 :90–92.
- [Duncker, 1929] Duncker, K. (1929). Über induzierte bewegung. *Psychologische Forschung*, 12 :180–259.
- [Durstewitz et al., 2000] Durstewitz, D., Seamans, J. K., et Sejnowski, T. J. (2000). Neurocomputational models of working memory. *Nature Neuroscience Supplement*, 3 :1184–1191.
- [Edelman et Tononi, 2000] Edelman, G. et Tononi, G. (2000). *A Universe of Consciousness : How Matter Becomes Imagination*. Basic Books.
- [Enculescu et Bestehorn, 2003] Enculescu, M. et Bestehorn, M. (2003). Activity dynamics in non-local interacting neural fields. *Physical Review E*, 67 :041904.
- [Ermentrout et Cowan, 1979] Ermentrout, G. B. et Cowan, J. D. (1979). A mathematical theory of visual hallucination patterns. *Biological Cybernetics*, 34(3) :137–150.
- [Ermentrout et Cowan, 1980] Ermentrout, G. B. et Cowan, J. D. (1980). Large scale spatially organized activity in neural nets. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 38(1) :1–21.

-
- [Evarts, 1968] Evarts, E. V. (1968). Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *Journal of Neurophysiology*, 31 :14–27.
- [Feldman et Cowan, 1975] Feldman, J. et Cowan, J. (1975). Large-scale activity in neural nets. I. Theory with applications to motoneuron pool responses. *Biological Cybernetics*, 17 :29–38.
- [Fix, 2005] Fix, J. (2005). Mécanismes connexionnistes pour l’anticipation visuelle. Master’s thesis, Université Henri-Poincaré Nancy-I.
- [Folk et al., 1992] Folk, C. L., Remington, R., et Johnston, J. C. (1992). Involuntary covert orienting is contingent on attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 18 :1030–1044.
- [Frank et al., 2001] Frank, M. J., Loughry, B., et O’Reilly, R. C. (2001). Interactions between frontal cortex and basal ganglia in working memory : a computational model. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 1(2) :137–160.
- [Frankowska et al., 2005] Frankowska, H., Burnod, Y., et Dufossé, M. (2005). Beyond the existing models of basal ganglia : satisficing-learning and viability theory. En préparation.
- [Freese et Amaral, 2005] Freese, J. L. et Amaral, D. G. (2005). The organization of projections from the amygdala to visual cortical areas TE and V1 in the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 486(4) :295–317.
- [Frezza-Buet, 1999] Frezza-Buet, H. (1999). *Un modèle de cortex pour le comportement motivé d’un agent neuromimétique autonome*. PhD thesis, Université Henri-Poincaré Nancy-I.
- [Frezza-Buet et Menard, 2005] Frezza-Buet, H. et Menard, O. (2005). Making competition in neural fields suitable for computational architectures. In Duch, W., Kacprzyk, J., et Oja, E., éditeurs, *ICANN 2005 : 15th International Conference Proceedings*, volume 3696 of *Lecture Notes in Computer Science*. Springer-Verlag.
- [Frezza-Buet et al., 2000] Frezza-Buet, H., Rougier, N., et Alexandre, F. (2000). *Neural, Symbolic and Reinforcement Methods for Sequence Learning*, chapter Integration of Biologically Inspired Temporal Mechanisms into a Cortical Framework for Sequence Processing. Springer.
- [Fukuoka et al., 2003] Fukuoka, Y., Kimura, H., et Cohen, A. H. (2003). Adaptive dynamic walking of a quadruped robot on irregular terrain based on biological concepts. *The International Journal of Robotics Research*, 3(4) :187–202.
- [Fukushima et al., 1983] Fukushima, K., Miyake, S., et Ito, T. (1983). Neocognitron : A neural network model for a mechanism of visual pattern recognition. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics*, 13 :826–834.
- [Funahashi et al., 1989] Funahashi, S., Bruce, C. J., et Goldman-Rakic, P. S. (1989). Mnemonic coding of visual space in the monkey’s dorsolateral prefrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 61 :331–349.
- [Fuster, 1989] Fuster, J. M. (1989). *The Prefrontal Cortex (Second Edition)*. Raven Press, New York.
- [Fuster et Alexander, 1971] Fuster, J. M. et Alexander, G. E. (1971). Neuron activity related to short-term memory. *Science*, 173 :652–654.
- [Galletti et al., 1993] Galletti, C., Battaglini, P. P., et Fattori, P. (1993). Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. *Experimental Brain Research*, 96(2) :221–229.
- [Galletti et al., 2001] Galletti, C., Gamberini, M., Kutz, D. F., Fattori, P., Luppino, G., et Matelli, M. (2001). The cortical connections of area V6 : an occipito-parietal network processing visual information. *European Journal of Neuroscience*, 13 :1572–1588.
- [Gardner, 1970] Gardner, M. (1970). The fantastic combinations of John Conway’s new solitaire game of "life". *Scientific American*.
- [Gaymard et al., 1999] Gaymard, B., Ploner, C. J., Rivaud-Péchoix, S., et Pierrot-Deseilligny, C. (1999). The frontal eye field is involved in spatial short-term memory but not in reflexive saccade inhibition. *Experimental Brain Research*, 129 :288–301.
- [Georgopoulos et al., 1982] Georgopoulos, A. P., Kalaska, J. F., Caminiti, R., et Massey, J. T. (1982). On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 2 :1527–1537.

- [Georgopoulos et al., 1988] Georgopoulos, A. P., Kettner, R. E., et Schwartz, A. B. (1988). Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neuronal population. *Journal of Neuroscience*, 8(8) :2928–2937.
- [Gibson et Egeth, 1994] Gibson, B. S. et Egeth, H. (1994). Inhibition of return to object-based and environment-based locations. *Perception and Psychophysics*, 55 :323–339.
- [Giese, 1999] Giese, M. (1999). *Dynamic Neural Field Theory for Motion Perception*. Kluwer Academic Publishers.
- [Giese, 1998] Giese, M. A. (1998). *A Dynamical Model for the Perceptual Organization of Apparent Motion*. PhD thesis, Ruhr-Universität Bochum.
- [Gilbert et Wiesel, 1990] Gilbert, C. D. et Wiesel, T. (1990). Lateral interactions in visual cortex. In Press, C. S. H. L., éditeur, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, volume LV, pages 663–677.
- [Girard, 2003] Girard, B. (2003). *Intégration de la navigation et de la sélection de l'action dans une architecture de contrôle inspirée des ganglions de la base*. PhD thesis, Université Paris-VI.
- [Girau, 2000] Girau, B. (2000). FPNA : Interaction between FPGA and neural computation. *International Journal of Neural Systems*, 10(3) :243–259.
- [Gitelman et al., 1999] Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., LaBar, K. S., Kim, Y. H., Meyer, J. R., et Mesulam, M. M. (1999). A large-scale distributed network for covert spatial attention : further anatomical delineation based on stringent behavioral and cognitive controls. *Brain*, 122(6) :1093–1106.
- [Gnadt et Andersen, 1988] Gnadt, J. W. et Andersen, R. (1988). Memory related motor planning activity in posterior parietal cortex of macaque. *Experimental Brain Research*, 70 :216–220.
- [Gnadt et Mays, 1995] Gnadt, J. W. et Mays, L. E. (1995). Neurons in monkey parietal area LIP are tuned for eye-movement parameters in three-dimensional space. *Journal of Neurophysiology*, 73 :280–297.
- [Goldman-Rakic, 1987] Goldman-Rakic, P. S. (1987). *Handbook of Physiology*, volume 5, chapter Circuitry of primate prefrontal cortex and the regulation of behavior by representational memory, pages 373–417. American Physiological Society, Bethesda, MD.
- [Goldman-Rakic, 1990] Goldman-Rakic, P. S. (1990). Cellular and circuit basis of working memory in prefrontal cortex of nonhuman primates. *Progress in Brain Research*, 85 :325–336.
- [Goldman-Rakic et Friedman, 1991] Goldman-Rakic, P. S. et Friedman, H. R. (1991). The circuitry of working memory revealed by anatomy and metabolic imaging. In Levin, H. S., Eisenberg, H. M., et Benton, A. L., éditeurs, *Frontal lobe function and dysfunction*. Oxford University Press, New York.
- [Gomi et Kawato, 1996] Gomi, H. et Kawato, M. (1996). Equilibrium-point control hypothesis examined by measured arm stiffness during multijoint movement. *Science*, 272(5258) :117–120.
- [Gottlieb et al., 1998] Gottlieb, J. P., Kusunoki, M., et Goldberg, M. E. (1998). The representation of visual salience in monkey parietal cortex. *Nature*, 391 :481–484.
- [Graybiel et Ragsdale, 1978] Graybiel, A. et Ragsdale, Jr., C. (1978). Histochemically distinct compartments in the striatum of human, monkey, and cat demonstrated by acetylthiocholinesterase staining. *Proceedings of the National Academy of Science*, 75 :5723–5726.
- [Grillner et al., 1988] Grillner, S., Cohen, A. H., et Rossignol, S. (1988). *Neural Control of Rhythmic Movements in Vertebrates*. Wiley Interscience, New York.
- [Grillner et Wallén, 1985] Grillner, S. et Wallén, P. (1985). Central pattern generators for locomotion, with special reference to vertebrates. *Annual Review of Neuroscience*, 8 :233–261.
- [Grinvald et al., 1994] Grinvald, A., Lieke, E. E., Frostig, R. D., et Hildesheim, R. (1994). Cortical point-spread function and long-range lateral interactions revealed by real-time optical imaging of macaque monkey primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 14 :2545–2568.
- [Grossberg, 1976] Grossberg, S. (1976). On the development of feature detectors in the visual cortex with applications to learning and reaction-diffusion systems. *Biological cybernetics*, 21 :145–159.

-
- [Grossberg et al., 1997] Grossberg, S., Roberts, K., Aguilar, M., et Bullock, D. (1997). A neural model of multimodal adaptive saccadic eye movement control by superior colliculus. *The Journal of Neuroscience*, 17(24) :9706–9725.
- [Gruber, 2004] Gruber, A. (2004). *Saliency-based gating of information into working memory : an integrated model of dopamine-mediated effects in the basal ganglia and cortex*. PhD thesis, Northwestern University, Evanston, IL.
- [Guigon et al., 2003] Guigon, E., Baraduc, P., et Desmurget, M. (2003). Constant effort computation as a determinant of motor behavior. In *Advances in Computational Motor Control II, Symposium at the Society for Neuroscience Conference*. Todorov, E. and Shadmehr, R.
- [Guigon et al., 1995] Guigon, E., Dorizzi, B., Burnod, Y., et Schultz, W. (1995). Neural correlates of learning in the prefrontal cortex of the monkey : A predictive model. *Cerebral Cortex*, 5 :135–147.
- [Gurney et al., 2004] Gurney, K., Prescott, T. J., Wickens, J. R., et Redgrave, P. (2004). Computational models of the basal ganglia : from robots to membranes. *Trends in Neurosciences*, 27(8) :453–459.
- [Hamker, 2005a] Hamker, F. H. (2005a). The emergence of attention by population-based inference and its role in distributed processing and cognitive control of vision. *Journal for Computer Vision and Image Understanding*, 100 :64–106.
- [Hamker, 2005b] Hamker, F. H. (2005b). The reentry hypothesis : The putative interaction of the frontal eye field, ventrolateral prefrontal cortex, and areas V4, IT for attention and eye movement. *Cerebral Cortex*, 15 :431–447.
- [Hamker et Gross, 1997] Hamker, F. H. et Gross, H. M. (1997). Object selection with dynamic neural maps. In *ICANN 1997*, pages 919–924.
- [Hebb, 1949] Hebb, D. (1949). *The organization of behavior : A neuropsychological theory*. Wiley, New York.
- [Heinke et Humphreys, 2005] Heinke, D. et Humphreys, G. W. (2005). Computational models of visual selective attention : A review. In Houghton, G., éditeur, *Connectionist Models in Psychology*, pages 273–312. Psychology Press.
- [Hertz et al., 1991] Hertz, J., Krogh, A., et Palmer, R. G. (1991). *An introduction to the theory of neural computation*. Lecture Notes Volume I. Addison Wesley.
- [Hikosaka et al., 2000] Hikosaka, O., Takikawa, Y., et Kawagoe, R. (2000). Role of the basal ganglia in the control of purposive saccadic eye movements. *Physiological Reviews*, 80(3) :953–978.
- [Holmes, 1939] Holmes, G. (1939). The cerebellum of man. *Brain*, 62 :1–30.
- [Hopfield, 1982] Hopfield, J. J. (1982). Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79 :2554–2558.
- [Horowitz et Wolfe, 1999] Horowitz, T. S. et Wolfe, J. M. (1999). Visual search has no memory. *Nature*, 357 :575–577.
- [Horowitz et Wolfe, 2001] Horowitz, T. S. et Wolfe, J. M. (2001). Search for multiple targets : Remember the targets, forget the search. *Perception and Psychophysics*, 63(2) :272–285.
- [Houk et al., 1995] Houk, J. C., Adams, J. L., et Barto, A. G. (1995). A model of how the basal ganglia generate and use neural signal that predict reinforcement. In J. C. Houk, J. L. D. et Beiser, D. G., éditeurs, *Models of information processing in the basal ganglia*. The MIT Press, Cambridge, MA.
- [Hubel et Wiesel, 1965] Hubel, D. et Wiesel, T. (1965). Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 28 :229–289.
- [Hubel, 1988] Hubel, D. H. (1988). *Eye, Brain and Vision*. Scientific American Library.
- [Hubel et Wiesel, 1977] Hubel, D. H. et Wiesel, T. N. (1977). Ferrier lecture : Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, (198) :1–59.
- [Iserles, 1996] Iserles, A., éditeur (1996). *A First Course in the Numerical Analysis of Differential Equations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [Ito, 1989] Ito, M. (1989). Long-term depression. *Annual Review of Neuroscience*, 12 :85–102.

- [Ito et Kano, 1982] Ito, M. et Kano, M. (1982). Long-lasting depression of parallel fiber-Purkinje cell transmission induced by conjunctive stimulation of parallel fibers and climbing fibers in the cerebellar cortex. *Neuroscience Letters*, 33 :253–258.
- [Itti, 2003] Itti, L. (2003). Visual attention. In Arbib, M. A., éditeur, *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, pages 1196–1201. MIT Press, 2nd edition.
- [Itti et Koch, 2001] Itti, L. et Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2 :1–10.
- [Jacobsen, 1936] Jacobsen, C. F. (1936). Studies of cerebral function in primates : I. The functions of the frontal association areas in monkeys. *Comparative Psychology Monographs*, 13 :1–68.
- [James, 1890] James, W. (1890). *The principles of psychology*. New York : Holt.
- [Kakei et al., 1999] Kakei, S., Hoffman, D. S., et Strick, P. L. (1999). Muscle and movement representations in the primary motor cortex. *Science*, 285(5436) :2136–2139.
- [Kakei et al., 2001] Kakei, S., Hoffman, D. S., et Strick, P. L. (2001). Direction of action is represented in the ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 4(10) :1020–1025.
- [Kaladjian, 1999] Kaladjian, A. (1999). *Modélisation des interactions entre le cortex cérébral et le cervelet au cours du mouvement*. PhD thesis, Université Paris-VI.
- [Kalesnykas et Sparks, 1996] Kalesnykas, R. P. et Sparks, D. L. (1996). The primate superior colliculus and the control of saccadic eye movements. *The Neuroscientist*, 2 :284–292.
- [Kastner et al., 1998] Kastner, S., DeWeerd, P., Desimone, R., et Ungerleider, L. G. (1998). Mechanisms of directed attention in ventral extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science*, 282 :108–111.
- [Katz et Callaway, 1992] Katz, L. C. et Callaway, E. M. (1992). Development of local circuits in mammalian visual cortex. *Annual Review of Neurosciences*, 15 :31–56.
- [Kawato et al., 2003] Kawato, M., Kuroda, T., Imamizu, H., Nakano, E., Miyachi, S., et Yoshioka, T. (2003). Internal forward models in the cerebellum : fMRI study on grip force and load force coupling. *Progress in Brain Research*, 142 :171–188.
- [Keller et Missal, 2003] Keller, E. L. et Missal, M. (2003). Shared brainstem pathways for saccades and smooth-pursuit eye movements. *Annals of the NY Academy of Science*, 1004 :19–39.
- [King, 2004] King, A. J. (2004). The superior colliculus. *Current Biology*, 14(9) :335–338.
- [Klein, 1988] Klein, R. (1988). Inhibitory tagging system facilitates visual search. *Nature*, 334 :430–431.
- [Klein, 2000] Klein, R. (2000). Inhibition of return. *Trends in Cognitive Science*, 4(4) :138–147.
- [Koch et Ullman, 1985] Koch, C. et Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention : towards the underlying neural circuitry. *Human Neurobiology*, 4 :219–227.
- [Kohonen, 1982] Kohonen, T. (1982). Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biological Cybernetics*, 43 :59–69.
- [Kohonen, 1995] Kohonen, T. (1995). *Self-Organizing Maps*. Springer-Verlag.
- [Kopecz et Schöner, 1995] Kopecz, K. et Schöner, G. (1995). Saccadic motor planning by integrating visual information and pre-information on neural, dynamic fields. *Biological Cybernetics*, 73 :49–60.
- [Kowler et al., 1995] Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., et Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Research*, 35 :1897–1916.
- [Kustov et Robinson, 1996] Kustov, A. A. et Robinson, D. L. (1996). Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature*, 384 :74–77.
- [Lanyon et Denham, 2004] Lanyon, L. J. et Denham, S. L. (2004). A model of active visual search with object based attention guiding scan paths. *Neural Networks*, 17 :873–897.
- [Le Clec'h et al., 2000] Le Clec'h, G., Dehaene, S., Cohen, L., Mehler, J., Dupoux, E., Poline, J. B., Lehericy, S., van de Moortele, P. F., et Le Bihan, D. (2000). Distinct cortical areas for names of numbers and body parts independent of language and input modality. *NeuroImage*, 12 :381–391.
- [LeDoux, 2000] LeDoux, J. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23 :155–184.

-
- [Lee et al., 1999] Lee, D. K., Itti, L., Koch, C., et Braun, J. (1999). Attention activates winner-take-all competition among visual filters. *Nature Neuroscience*, 2(4) :375–381.
- [Lewis et al., 1998] Lewis, R. F., Gaymard, B. M., et Tamargo, R. J. (1998). Efference copy provides the eye position information required for visually guided reaching. *Journal of Neurophysiology*, 80(3) :1605–1608.
- [Luck et al., 1997] Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., et Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial attention in areas V1, V2 and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77 :24–42.
- [Lupianez et Milliken, 1999] Lupianez, J. et Milliken, B. (1999). Exogenous cuing effects and the attentional set for integrating vs. differentiating information. *Journal of General Psychology. Special issue on attention*, 126 :392–418.
- [Lupiáñez et al., 1997] Lupiáñez, J., Milán, E. G., Tornay, F. J., Madrid, E., et Tudela, P. (1997). Does ior occur in discrimination tasks? Yes, it does, but later. *Perception and Psychophysics*, 59 :1241–1254.
- [Luppino et Rizzolatti, 2000] Luppino, G. et Rizzolatti, G. (2000). The organization of the frontal motor cortex. *News in Physiological Sciences*, 15 :219–224.
- [MacLean, 1970] MacLean, P. D. (1970). The triune brain, emotion and scientific basis. In Schmitt, F. O., éditeur, *The neurosciences : second study program*. Rockefeller University Press, New York.
- [Marr, 1969] Marr, D. (1969). A theory of cerebellar cortex. *Journal of physiology*, 202 :437–470.
- [Mass, 1997] Mass, W. (1997). Networks of spiking neurons : the third generation of neural network models. *Neural Networks*, 10 :1659–1671.
- [Maybank et Faugeras, 1992] Maybank, S. J. et Faugeras, O. D. (1992). A theory of self-calibration of a moving camera. *International Journal of Computer Vision*, 8(2) :123–152.
- [Maylor, 1985] Maylor, E. A. (1985). Facilitatory and inhibitory components of orienting in visual space. In Posner, M. I. et Marin, O. S. M., éditeurs, *Attention and Performance*, volume XI, pages 189–204. Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- [McAdams et Maunsell, 1999] McAdams, C. J. et Maunsell, J. H. R. (1999). Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *Journal of Neuroscience*, 19(1) :431–441.
- [McCulloch et Pitts, 1943] McCulloch, W. S. et Pitts, W. (1943). A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5 :115–133.
- [McLeod et al., 1991] McLeod, P., Driver, J., Dienes, Z., et Crisp, J. (1991). Filtering by movement in visual search. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 17 :55–64.
- [Middleton et Strick, 2000] Middleton, F. A. et Strick, P. L. (2000). Basal ganglia and cerebellar loops : motor and cognitive circuits. *Brain Research Reviews*, 31 :236–250.
- [Miikulainen et al., 1997] Miikulainen, R., Bednar, J. A., Choe, Y., et Sirosh, J. (1997). Self-organization, plasticity, and low-level visual phenomena in a laterally connected map model of the primary visual cortex. *Psychology of Learning and Motivation*, 36 :257–308.
- [Mikhailova et Goerick, 2005] Mikhailova, I. et Goerick, C. (2005). Conditions of activity bubble uniqueness in dynamic neural fields. *Biological Cybernetics*, 92(2) :82–91.
- [Miller et al., 1993] Miller, E. K., Gochin, P. M., et Gross, C. G. (1993). Suppression of visual responses of neurons in inferior temporal cortex of the awake macaque monkey by addition of a second stimulus. *Brain Research*, 616 :25–29.
- [Miller, 1956] Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two : Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63 :81–97.
- [Miller et al., 1989] Miller, K. D., Keller, J. B., et Stryker, M. P. (1989). Ocular dominance column development : analysis and simulation. *Science*, 245 :605–615.
- [Minsky et Papert, 1969] Minsky, M. et Papert, S. (1969). *Perceptrons : An introduction to Computational Geometry*. MIT Press.

- [Moody et Darken, 1989] Moody, J. et Darken, C. J. (1989). Fast learning in networks of locally-tuned processing units. *Neural Computation*, 1 :281–294.
- [Moore et Fallah, 2001] Moore, T. et Fallah, M. (2001). Control of eye movements and spatial attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(3) :1273–1276.
- [Moran et Desimone, 1985] Moran, J. et Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229 :782–784.
- [Morin, 1977] Morin, E. (1977). *La Méthode. I. La nature de la Nature*. Seuil, Paris.
- [Motter, 1993] Motter, B. C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70(3) :909–919.
- [Mountcastle, 1978] Mountcastle, V. (1978). *An organizing principle for cerebral function : the unit module and the distributed system*. The Mindful brain. MIT Press, Cambridge, MA.
- [Murata et al., 2000] Murata, A., Gallese, V., Luppino, G., Kaseda, M., et Sakata, H. (2000). Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area ai. *Journal of Neurophysiology*, 83(5) :2580–2601.
- [Müller et Rabbitt, 1989] Müller, H. J. et Rabbitt, P. M. A. (1989). Reflexive and voluntary orienting of visual attention : Time course of activation and resistance to interruption. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 15 :315–330.
- [Nakahara et al., 2001] Nakahara, H., Doya, K., et Hikosaka, O. (2001). Parallel cortico-basal ganglia mechanisms for acquisition and execution of visuomotor sequences - a computational approach. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(5) :626–647.
- [Nakamura et Colby, 2000] Nakamura, K. et Colby, C. L. (2000). Visual, saccade-related, and cognitive activation of single neurons in monkey extrastriate area V3A. *Journal of Neurophysiology*, 84(2) :677–692.
- [Nobre et al., 2000] Nobre, A. C., Gitelman, D. R., Dias, E. C., et Mesulam, M. M. (2000). Covert visual spatial orienting and saccades : overlapping neural systems. *NeuroImage*, 11 :210–206.
- [Nobre et al., 1997] Nobre, A. C., Sebestyen, G. N., Gitelman, D. R., Mesulam, M. M., Frackowiak, R. S., et Frith, C. D. (1997). Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. *Brain*, 120 :515–533.
- [O'Regan et Noë, 2001] O'Regan, K. et Noë, A. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behavioral and Brain Sciences*, 24 :939–1031.
- [O'Reilly et Frank, 2006] O'Reilly, R. C. et Frank, M. J. (2006). Making working memory work : A computational model of learning in the frontal cortex and basal ganglia. *Neural Computation*, 18 :283–328.
- [Parthasarathy et al., 1992] Parthasarathy, H. B., Schall, J. D., et Graybiel, A. M. (1992). Distributed but convergent ordering of corticostriatal projections : analysis of the frontal eye field and the supplementary eye field in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 12 :4468–4488.
- [Paz et Vaadia, 2004] Paz, R. et Vaadia, E. (2004). Learning-induced improvement in encoding and decoding of specific movement directions by neurons in the primary motor cortex. *PLoS Biology*, 2(2) :e45.
- [Petersen et Taylor, 1996] Petersen, R. S. et Taylor, J. G. (1996). Reorganization of somatosensory cortex after tactile training. In Touretsky, D. S., Mozer, M. C., et Hasselmo, M. E., éditeurs, *Advances in Neural Information Processing System*, pages 82–88. MIT Press, Cambridge MA.
- [Piaget, 1972] Piaget, J. (1972). *The psychology of the child*. New York : Basic Books, New York.
- [Posner, 1980] Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32 :3–25.
- [Posner et Cohen, 1984] Posner, M. I. et Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. In Bouma, H. et Bouwhuis, D., éditeurs, *Attention and Performance*, volume X, pages 531–556. Erlbaum.

-
- [Posner et Petersen, 1990] Posner, M. I. et Petersen, S. E. (1990). The attentional system of the human brain. *Annual Review of Neurosciences*, 13 :25–42.
- [Pouget et Sejnowski, 1995] Pouget, A. et Sejnowski, T. J. (1995). Dynamic remapping. In Arbib, M. A., éditeur, *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, pages 335–338. MIT Press, Cambridge, MA.
- [Pouget et Sejnowski, 1997] Pouget, A. et Sejnowski, T. J. (1997). Spatial transformations in the parietal cortex using basis functions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9 :222–237.
- [Prescott et al., 2002] Prescott, T. J., Gurney, K., et Redgrave, P. (2002). Basal ganglia. In Arbib, M. A., éditeur, *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*. MIT Press, Cambridge, 2nd edition.
- [Pylyshyn, 2004] Pylyshyn, Z. (2004). Some puzzling findings in multiple object tracking (MOT) : I. Tracking without keeping track of object identities. *Visual Cognition*, 11(7) :801–822.
- [Pylyshyn et Storm, 1988] Pylyshyn, Z. et Storm, R. (1988). Tracking multiple independent targets : evidence for a parallel tracking mechanism. *Spatial Vision*, 3(3) :1–19.
- [Quintana et Fuster, 1993] Quintana, J. et Fuster, J. M. (1993). Spatial and temporal factors in the role of prefrontal and parietal cortex in visuo-motor integration. *Cerebral Cortex*, 3 :122–132.
- [Rafal et al., 1989] Rafal, R. D., Calabresi, P. A., Brennan, C. W., et Sciolto, T. K. (1989). Saccade preparation inhibits reorienting to recently attended locations. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 15(4) :673–685.
- [Ramón y Cajal, 1911] Ramón y Cajal, S. (1909-1911). *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. Maloine, Paris.
- [Rendell, 2002] Rendell, P. (2002). Turing machine implementation in the game of life. In Adamatzky, A., éditeur, *Collision-Based Computing*, pages 513–539. Springer-Verlag.
- [Rennard, 2002] Rennard, J.-P. (2002). *Vie Artificielle*. Vuibert, Paris.
- [Reynolds et Desimone, 1999] Reynolds, J. H. et Desimone, R. (1999). The role of neural mechanisms of attention in solving the binding problem. *Neuron*, 14 :19–29.
- [Rizzolatti et Arbib, 1998] Rizzolatti, G. et Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neurosciences*, 21(5) :188–194.
- [Rizzolatti et al., 1996] Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., et Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3 :131–141.
- [Rizzolatti et al., 1987] Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., et Ulmita, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians : Evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25 :31–40.
- [Rizzolatti et al., 1994] Rizzolatti, G., Riggio, L., et Sheliga, B. M. (1994). Space and selective attention. In Ulmità, C. et Moscovitch, M., éditeurs, *Attention and Performance*, volume XV, pages 231–265. MIT Press, Cambridge, MA.
- [Ro et al., 2003] Ro, T., Farnè, A., et Chang, E. (2003). Inhibition of return and the human frontal eye field. *Experimental Brain Research*, 150 :290–296.
- [Robert et Legrand, 2003] Robert, Y. et Legrand, A. (2003). *Algorithmique parallèle*. Dunod.
- [Rochel, 2004] Rochel, O. (2004). *Une approche événementielle pour la modélisation et la simulation de réseaux de neurones impulsifs*. PhD thesis, Université Henri Poincaré Nancy-I.
- [Rosenblatt, 1958] Rosenblatt, F. (1958). The perceptron : A probabilistic model for information storage and organization in the brain. *Psychological Review*, 65(6) :386–408.
- [Rougier, 2000] Rougier, N. (2000). *Modèles de mémoires pour la navigation autonome*. PhD thesis, Université Henri Poincaré Nancy-I.
- [Rougier et Vitay, 2005] Rougier, N. et Vitay, J. (2005). Emergence of attention within a neural population. *Neural Networks*. In press.

- [Rumelhart et al., 1986] Rumelhart, D. E., Hinton, G. E., et Williams, R. J. (1986). Learning internal representations by error propagation. In Rumelhart, D. E. et McClelland, J. L., éditeurs, *Parallel Distributed Processing : Explorations in the Microstructure of Cognition*, volume 1, pages 318–362. MIT Press, Cambridge, MA.
- [Sakata et al., 1997] Sakata, H., Taira, M., Kusunoki, M., Murata, A., et Tanaka, Y. (1997). The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends in Neurosciences*, 20(8) :350–357.
- [Sakata et al., 1995] Sakata, H., Taira, M., Murata, A., et Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cerebral Cortex*, 5 :429–438.
- [Salinas et Abbott, 1994] Salinas, E. et Abbott, L. (1994). Vector reconstruction from firing rates. *Journal of Computational Neuroscience*, 1 :89–107.
- [Salinas et Abbott, 1995] Salinas, E. et Abbott, L. (1995). Transfer of coded information information from sensory to motor networks. *Journal of Neuroscience*, 15 :6461–6474.
- [Sauser et Billard, 2005] Sauser, E. et Billard, A. (2005). Three dimensional frames of references transformations using recurrent populations of neuron. *Neurocomputing*, 64 :5–24.
- [Schaal et al., 2003] Schaal, S., Ijspeert, A. J., et Billard, A. (2003). Computational approaches to motor learning by imitation. *Philosophical Transactions : Biological Sciences (The Royal Society)*, 358(1431) :537–554.
- [Scherrer, 2003] Scherrer, B. (2003). *Apprentissage de représentation et auto-organisation modulaire pour un agent autonome*. PhD thesis, Université Henri-Poincaré Nancy-I.
- [Schoenemann et al., 2005] Schoenemann, P., Thomas, M. S., et Glotzer, L. D. (2005). Prefrontal white matter volume is disproportionately larger in humans than in other primates. *Nature Neuroscience*, 8(2) :242–252.
- [Schofield et al., 1996] Schofield, A., Mehta, P. A., et Stonham, T. J. (1996). A system for counting people in video images using neural networks to identify the background scene. *Pattern Recognition*, 29 :1421–1428.
- [Schultz et al., 1992] Schultz, W., Apicella, P., Scarnati, E., et Ljungberg, T. (1992). Neuronal activity in monkey ventral striatum related to the expectation of reward. *Journal of Neuroscience*, 12 :4595–4610.
- [Semendeferi et Damasio, 2000] Semendeferi, K. et Damasio, H. (2000). The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 38(2) :317–332.
- [Seth et al., 2004] Seth, A. K., McKinsty, J. L., Edelman, G. M., et Krichmar, J. L. (2004). Visual binding through reentrant connectivity and dynamic synchronization in a brain-based device. *Cerebral Cortex*, 14 :1185–1199.
- [Sheliga et al., 1995] Sheliga, B. M., Riggio, L., Craighero, L., et Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention-determined modifications in saccade trajectories. *Neuroreport*, 6(3) :585–588.
- [Shipp, 2004] Shipp, S. (2004). The brain circuitry of attention. *Trends in Cognitive Science*, 8(5) :223–230.
- [Sirosh et Miikulainen, 1993] Sirosh, J. et Miikulainen, R. (1993). How lateral interaction develops in a self-organizing feature maps. In *Proceedings of the IEEE International Conference on Neural Networks*.
- [Sirosh et Miikulainen, 1997] Sirosh, J. et Miikulainen, R. (1997). Topographic receptive fields and patterned lateral interaction in a self-organizing model of the primary visual cortex. *Neural Computation*, pages 577–594.
- [Smith, 1957] Smith, O. J. M. (1957). Closer control of loops with dead time. *Chemical Engineering Progress*, 53(5) :217–219.
- [Snyder et Kingstone, 2000] Snyder, J. J. et Kingstone, A. (2000). Inhibition of return and visual search : How many separate loci are inhibited? *Perception and Psychophysics*, 3 :452–458.
- [Soechting et al., 2001] Soechting, J. F., Engel, K. C., et Flanders, M. (2001). The Duncker illusion and eye-hand coordination. *Journal of Neurophysiology*, 85(2) :843–854.

-
- [Stanton et al., 1995] Stanton, G. B., Bruce, C. J., et Goldberg, M. E. (1995). Topography of projections to posterior cortical areas from the macaque frontal eye fields. *Journal of Comparative Neurology*, 353 :291–305.
- [Steels, 2003] Steels, L. (2003). Evolving grounded communication for robots. *Trends in Cognitive Science*, 7(7) :308–312.
- [Stringer et al., 2004] Stringer, S. M., Rolls, E. T., et Trappenberg, T. P. (2004). Self-organising continuous attractor networks with multiple activity packets, and the representation of space. *Neural Networks*, 17 :5–27.
- [Sugita et Tani, 2002] Sugita, Y. et Tani, J. (2002). A connectionist model which unifies the behavioral and the linguistic processes : Results from robot learning experiments. In Stamenov, M. I. et Gallese, V., éditeurs, *Mirror Neurons and the Evolution of Brain and Language*. John Benjamins.
- [Suri et Schultz, 1998] Suri, R. E. et Schultz, W. (1998). Learning of sequential movements by neural network model with dopamine-like reinforcement signal. *Experimental Brain Research*, 121 :350–354.
- [Sutton et Barto, 1998] Sutton, R. S. et Barto, A. G. (1998). *Reinforcement Learning : An Introduction*. MIT Press, Cambridge, MA. A Bradford Book.
- [Swindale, 1996] Swindale, N. V. (1996). The development of topography in the visual cortex : a review of models. *Network : Computation in Neural Systems*, 7 :161–247.
- [Takeuchi et Amari, 1979] Takeuchi, A. et Amari, S. (1979). Formation of topographic maps and columnar microstructures. *Biological Cybernetics*, 35 :63–72.
- [Taylor, 1999] Taylor, J. G. (1999). Neural bubble dynamics in two dimensions : foundations. *Biological Cybernetics*, 80 :393–409.
- [Thach, 1978] Thach, W. T. (1978). Correlation of neural discharge with pattern and force of muscular activity, joint position, and direction of intended next movement in motor cortex and cerebellum. *Journal of Neurophysiology*, 41(3) :654–676.
- [Thach, 1996] Thach, W. T. (1996). On the specific role of the cerebellum in motor learning and cognition : clues from PET activation and lesion studies in man. *Behavioral and Brain Sciences*, 19(3) :411–431.
- [Thompson et al., 2005] Thompson, K. G., Biscoe, K. L., et Sato, T. R. (2005). Neuronal basis of covert spatial attention in the frontal eye field. *Journal of Neuroscience*, 25(41) :9479–9487.
- [Tipper et al., 1990] Tipper, S. P., Brehaut, J. C., et Driver, J. (1990). Selection of moving and static objects for the control of spatially directed action. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 16 :492–504.
- [Tipper et al., 1994] Tipper, S. P., Weaver, B., Jerreat, L. M., et Burak, A. L. (1994). Object and environment based inhibition of return. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 20 :478–499.
- [Todorov, 2000] Todorov, E. (2000). Direct cortical control of muscle activation in voluntary arm movements : a model. *Nature Neuroscience*, 3(4) :391–398.
- [Treisman, 1988] Treisman, A. (1988). Features and objects : The Bartlett memorial lecture. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40 :201–237.
- [Treisman et Gelade, 1980] Treisman, A. et Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12 :97–136.
- [Treisman et Gormican, 1988] Treisman, A. et Gormican, S. (1988). Feature analysis in early vision : evidence from search asymmetries. *Psychological Review*, 95 :15–48.
- [Treisman et Sato, 1990] Treisman, A. et Sato, S. (1990). Conjunction search revisited. *Journal of Experimental Perception and Performance*, 16 :459–478.
- [Treue et Maunsell, 1996] Treue, S. et Maunsell, J. H. R. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, 382 :539–541.

- [Ungerleider et Mishkin, 1982] Ungerleider, L. G. et Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In Ingle, D. J., Goodale, M. A., et Mansfield, R. J. W., éditeurs, *Analysis of Visual Behavior*, pages 549–586. The MIT Press, Cambridge, MA.
- [VanRullen et al., 2004] VanRullen, R., Reddy, L., et Koch, C. (2004). Visual search and dual tasks reveal two distinct attentional resource. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16 :4–14.
- [Vaughan, 1984] Vaughan, J. (1984). Saccades directed at previously attended locations in space. In Gale, A. J. et Johnson, C. W., éditeurs, *Theoretical and Applied Aspects of Eye Movement Research*, pages 143–150. Elsevier/North Holland, Amsterdam.
- [Vidyasagar, 1998] Vidyasagar, T. R. (1998). Gating of neuronal responses in macaque primary visual cortex by an attentional spotlight. *Neuroreport*, 9(9) :1947–1952.
- [Vitay, 2002] Vitay, J. (2002). Etude d'un modèle réparti de transformation de coordonnées. Master's thesis, Université Rennes-I.
- [Vitay et al., 2005] Vitay, J., Rougier, N. P., et Alexandre, F. (2005). A distributed model of spatial visual attention. In Wermter, S., Palm, G., et Elshaw, M., éditeurs, *Biomimetic Neural Learning for Intelligent Robotics*, pages 54–72. Springer-Verlag.
- [von der Malsburg, 1973] von der Malsburg, C. (1973). Self-organization of orientation sensitive cells in the striate cortex. *Kybernetik*, 14 :85–100.
- [Vygotsky, 1986] Vygotsky, L. (1986). *Thought and language*. MIT Press, Boston.
- [Watanabe et al., 1998] Watanabe, T., Harner, A. M., Miyauchi, S., Nielsen, Y. S. M., Palomo, D., et Mukai, I. (1998). Task-dependent influences of attention on the activation of human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95 :11489–11492.
- [Wiesel et Hubel, 1963] Wiesel, T. N. et Hubel, D. H. (1963). Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye. *Journal of Neurophysiology*, 26 :1003–1017.
- [Wilson et Cowan, 1973] Wilson, H. R. et Cowan, J. D. (1973). A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Kybernetik*, 13 :55–80.
- [Wolfe, 1998] Wolfe, J. (1998). Visual search. In Pashler, H., éditeur, *Attention*. University College London Press, London UK.
- [Wolfe et Gancarz, 1996] Wolfe, J. et Gancarz, G. (1996). *Basic and Clinical Applications of Vision Science*, chapter Guided Search 3.0, pages 189–192. Kluwer Academic, Dordrecht, Netherlands.
- [Wolfe, 1994] Wolfe, J. M. (1994). Guided search 2.0 : A revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin and Review*, 1(2) :202–238.
- [Wolpert et Ghahramani, 2000] Wolpert, D. M. et Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, 3 :1212–1217.
- [Wolpert et al., 1998] Wolpert, D. M., Miall, R. C., et Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Science*, 2(9) :338–347.
- [Wu et al., 2001] Wu, S., Nakahara, H., et Amari, S. (2001). Population coding with correlation and an unfaithful model. *Neural Computation*, 13 :775–797.
- [Wurtz et Goldberg, 1972] Wurtz, R. H. et Goldberg, M. E. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkeys. III. Cells discharging before eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 35 :575–586.
- [Yamazaki et Tanaka, 2005] Yamazaki, T. et Tanaka, S. (2005). Neural modeling of an internal clock. *Neural Computation*, 17 :1032–1058.
- [Yarbus, 1967] Yarbus, A. L. (1967). Eye movements during perception of complex objects. In Riggs, L. A., éditeur, *Eye Movements and Visio*, chapter VII, pages 171–196. Plenum Press, New York.
- [Yuasa et Ito, 1990] Yuasa, H. et Ito, M. (1990). Coordination of many oscillators and generation of locomotory patterns. *Biological Cybernetics*, 63 :177–184.
- [Zhang, 1991] Zhang, J. (1991). Dynamics and formation of self-organizing maps. *Neural Computation*, 3 :54–66.

- [Zhang, 1996] Zhang, K. (1996). Representation of spatial orientation by the intrinsic dynamics of the head-direction cell ensemble : A theory. *Journal of Neuroscience*, 16 :2112–2126.
- [Zhaoping, 2002] Zhaoping, L. (2002). A saliency map in primary visual cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(1) :9–16.
- [Zipser et Andersen, 1988] Zipser, D. et Andersen, R. (1988). A back-propagation programmed network that stimulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature*, 331 :679–684.
- [Zipser et al., 1993] Zipser, D., Kehoe, B. and Littlewort, G., et Fuster, J. (1993). A spiking model of short-term active memory. *Journal of Neuroscience*, 13 :3406–3420.

Annexe A

Paramètres des modèles

Les modèles décrits dans cette annexe utilisent tous des cartes neuronales qui sont des versions discrètes des champs neuronaux présentés dans la section 1.3.2. Ces cartes comportent $n \times n$ neurones auxquels est attribuée une position spatiale x_{ij} en fonction de leur position sur la carte $(i, j) \in [0, n-1]^2$:

$$x_{ij} = \left(\frac{i}{n} - 0.5, \frac{j}{n} - 0.5 \right)$$

Le potentiel membranaire $u(x_{ij}, t)$ d'un neurone est évaluée de façon asynchrone tous les Δt par sa variation définie par :

$$\Delta u(x_{ij}, t + \Delta t) = \frac{\Delta t}{\tau} \times \left(-u(x_{ij}, t) + \sum_{k=0}^n \sum_{l=0}^n w(\|x_{ij} - x_{kl}\|) f(u(x_{kl}, t)) + s(x_{ij}, t) + h \right)$$

où la fonction de transfert est définie par :

$$\forall x, \quad f(x) = \begin{cases} 0 & \text{if } x < 0, \\ 1 & \text{if } x > 1, \\ x & \text{else.} \end{cases}$$

et la fonction de voisinage par :

$$w(d) = A \times \exp\left(-\frac{d^2}{\sigma_a^2}\right) - B \times \exp\left(-\frac{d^2}{\sigma_b^2}\right)$$

en utilisant la distance curviligne

$$d(x_{ij}, x_{kl})^2 = \min\left(\left(\frac{i-k}{n}\right)^2, \left(1 - \frac{i-k}{n}\right)^2\right) + \min\left(\left(\frac{j-l}{n}\right)^2, \left(1 - \frac{j-l}{n}\right)^2\right)$$

La connexion entre deux cartes est réalisée à partir de champs récepteurs gaussiens tels que, pour chaque neurone de position x_{ij} de la carte *destination*, l'influence de ses afférences de la carte *source* soit :

$$s(x_{ij}, t) = C \times \sum_{k,l} \exp\left(-\frac{d(x_{ij}, x_{kl})^2}{\sigma_c^2}\right) I_{kl}(t)$$

où $I_{kl}(t)$ est l'activité du neurone de la carte *source* de position (k, l) .

A.1 Modèle de mémoire de travail spatiale de la section 4.2

Les paramètres des neurones de toutes les cartes de ce modèle (INPUT, FOCUS, WM et THAL_WM) sont donnés dans la table A.1. Les paramètres des fonctions de voisinage dans chaque carte sont donnés dans la table A.2. Les paramètres des connexions entre les cartes sont définies dans la table A.3.

<i>Carte</i>	<i>Taille</i>	<i>h</i>	$\frac{\tau}{\Delta t}$
INPUT	30*30	0.0	1.0
FOCUS	30*30	-0.05	1.0
WM	30*30	-0.2	1.0
THAL_WM	30*30	0.0	1.0

TAB. A.1 – Paramètres des neurones de chaque carte du modèle.

<i>Carte</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	σ_a	σ_b
INPUT	0.19	0.08	0.066	0.13
FOCUS	0.12	0.05	0.13	0.5
WM	0.19	0.08	0.066	0.13

TAB. A.2 – Paramètres des fonctions de voisinage des cartes du modèle.

<i>Source</i>	<i>Destination</i>	<i>C</i>	σ_c
INPUT	FOCUS	0.03	0.066
INPUT	WM	0.02	0.066
FOCUS	WM	0.015	0.066
WM	THAL_WM	0.108	0.066
THAL_WM	WM	0.108	0.066

TAB. A.3 – Paramètres des connexions entre les cartes du modèle.

A.2 Modèle de changement du point d'attention de la section 4.3

Les paramètres des neurones de toutes les cartes de ce modèle (INPUT, FOCUS, WM, THAL_WM, INHIB, THAL_INHIB, STRIATUM, GPI et DOPAMINE) sont donnés dans la table A.4. Les paramètres des fonctions de voisinage dans chaque carte sont donnés dans la table A.5. Les paramètres des connexions entre les cartes sont définies dans la table A.6.

Seule la connexion de la carte DOPAMINE (qui ne contient qu'un seul neurone) vers STRIATUM n'utilise pas de champ récepteur. Tous les neurones de STRIATUM sont connectés au neurone de DOPAMINE avec un poids 0.615.

<i>Carte</i>	<i>Taille</i>	<i>h</i>	$\frac{\tau}{\Delta t}$
INPUT	40*40	0.0	1.0
FOCUS	40*40	-0.05	1.0
WM	40*40	-0.2	1.0
THAL_WM	40*40	0.0	1.0
INHIB	40*40	-0.1	1.0
THAL_INHIB	40*40	0.0	1.0
STRIATUM	40*40	-0.4	0.2
GPI	40*40	0.8	1.0
DOPAMINE	1*1	0.0	0.05

TAB. A.4 – Paramètres des neurones de chaque carte du modèle.

<i>Carte</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	σ_a	σ_b
INPUT	0.19	0.08	0.05	0.1
FOCUS	0.12	0.05	0.1	0.425
WM	0.19	0.08	0.05	0.1
INHIB	0.19	0.08	0.05	0.1
STRIATUM	0.19	0.08	0.05	0.1

TAB. A.5 – Paramètres des fonctions de voisinage des cartes du modèle.

<i>Source</i>	<i>Destination</i>	<i>C</i>	σ_c
INPUT	FOCUS	0.03	0.05
INPUT	WM	0.02	0.05
FOCUS	WM	0.015	0.05
WM	THAL_WM	0.108	0.05
THAL_WM	WM	0.108	0.05
WM	INHIB	0.108	0.05
INHIB	FOCUS	-0.023	0.05
INHIB	THAL_INHIB	0.13	0.05
THAL_INHIB	INHIB	0.13	0.05
WM	STRIATUM	0.108	0.05
STRIATUM	GPI	-0.23	0.05
GPI	THAL_INHIB	-0.115	0.05

TAB. A.6 – Paramètres des connexions entre les cartes du modèle.

A.3 Modèle d'apprentissage de séquences de la section 4.4

Les paramètres des neurones de toutes les cartes de ce modèle (NOMBRE, THAL_NOMBRE, STR_D1, STR_D2, GPI, GPE, STN et DOPAMINE) sont donnés dans la table A.7. Les paramètres des fonctions de voisinage dans chaque carte sont donnés dans la table A.8. Les paramètres des connexions entre les cartes sont définies dans la table A.9.

<i>Carte</i>	<i>Taille</i>	<i>h</i>	$\frac{\tau}{\Delta t}$
NOMBRE	30*30	0.1	1.0
THAL_NOMBRE	30*30	0.4	1.0
STR_D1	30*30	-0.3	1.0
STR_D2	30*30	-0.1	1.0
GPI	30*30	2.4	1.0
GPE	15*15	0.5	0.12
STN	15*15	-0.2	0.08
DOPAMINE	1*1	0.0	0.02

TAB. A.7 – Paramètres des neurones de chaque carte du modèle.

<i>Carte</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	σ_a	σ_b
NOMBRE	0.23	0.08	0.083	0.66
STR_D1	0.23	0.08	0.083	0.56
STR_D2	0.23	0.08	0.083	0.56
STN	0.19	0.04	0.13	0.6

TAB. A.8 – Paramètres des fonctions de voisinage des cartes du modèle.

<i>Source</i>	<i>Destination</i>	<i>C</i>	σ_c
NOMBRE	STR_D1	0.054	0.066
NOMBRE	STR_D2	0.077	0.066
NOMBRE	STN	0.154	0.066
NOMBRE	THAL_NOMBRE	0.077	0.066
THAL_NOMBRE	NOMBRE	0.135	0.066
STR_D1	GPI	-0.538	0.083
GPI	THAL_NOMBRE	-0.31	0.04
STR_D2	GPE	-0.177	0.083
GPE	STN	-0.315	0.066
GPE	GPI	-0.315	0.083

TAB. A.9 – Paramètres des connexions entre les cartes du modèle.

Les connexions de la carte DOPAMINE (qui ne contient qu'un seul neurone) vers STR_D1 et STR_D2 n'utilisent pas de champ récepteur. Tous les neurones de STR_D1 sont connectés au neurone de DOPAMINE avec un poids 0.54 et ceux de STR_D2 avec un poids -0.77 .

Les connexions de STN vers GPE sont apprises avec une règle hebbienne modulée par la dopamine (voir section 4.4).

$$\Delta w_{x,y}(t) = \eta \times \text{dopa}(t) \times (h_{\text{gpe}} - \text{gpe}(t)) \times \text{stn}(t)$$

Annexe B

Publications

Ces travaux de thèse ont donné lieu aux publications suivantes :

Revue internationale

- [Rougier et Vitay, 2005] Nicolas Rougier et Julien Vitay. “Emergence of attention within a neural population”, *Neural Networks*, in press, 2005.

Chapitre de livre

- [Vitay et al., 2005] Julien Vitay, Nicolas Rougier et Frédéric Alexandre. “A distributed model of spatial visual attention”, in *Biomimetic Neural Learning for Intelligent Robotics*, S. Wermter, G. Palm and M. Elshaw (Editeurs), pages 54-72, Springer-Verlag, 2005.

Conférences internationales avec comité de lecture

- [Vitay, 2005] Julien Vitay. “Towards teaching a robot to count objects”, in *Proceedings of the Fifth International Workshop on Epigenetic Robotics (Epirob'05)*, Nara (Japon), Juillet 2005.
- [Vitay et Rougier, 2005] Julien Vitay et Nicolas Rougier. “Using neural dynamics to switch attention”, in *Proceedings of the International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN'05)*, Montréal (Canada), Juillet 2005.
- [Vitay et al., 2004] Julien Vitay, Nicolas Rougier et Frédéric Alexandre. “Reducing connectivity by using cortical modular bands”, in *Proceedings of the European Symposium on Artificial Neural Networks (ESANN'04)*, Bruges (Belgique), Avril 2004.

Le texte des trois articles les plus importants suit.

B.1 Emergence of attention within a neural population

Nicolas Rougier et Julien Vitay
Neural Networks, in press, 2005

Abstract

We present a dynamic model of attention based on the Continuum Neural Field Theory that explains attention as being an emergent property of a neural population. This model is experimentally proved to be very robust and able to track one static or moving target in the presence of very strong noise or in the presence of a lot of distractors, even more salient than the target. This attentional property is not restricted to the visual case and can be considered as a generic attentional process of any spatio-temporal continuous input.

B.1.1 Introduction

The cortex has long been known for being a massively interconnected structure of elementary processing elements (the so-called cortical columns, see [Burnod, 1989] for further details) benefiting from a structural two dimensional topology ascribed in the two dimensional topology of the cortical sheet itself. Furthermore, along this structural topology, there exists also a topographical organization such that response properties of neurons in many sensory cortical areas are ordered such that nearby neurons tend to respond to nearby areas of the input. These topographic maps form themselves by the self-organization of afferent connections to the cortex which are driven by external input [Hubel et Wiesel, 1965, von der Malsburg, 1973, Miller et al., 1989].

Several theories together with their associated neural network models have demonstrated how such an organization can emerge from a local competition based on lateral interactions within the cortex [Takeuchi et Amari, 1979, Amari, 1980, Kohonen, 1982]. Those models have been primarily based on predetermined lateral interactions, focusing on the learning of afferent synaptic weights. Generally, these models rely on a Winner Take All (WTA) or a k-WTA algorithm to model lateral interactions. It helps both competition and numerical simulation in term of speed. Nonetheless, a number of recent neurobiological studies [Gilbert et Wiesel, 1990] have pinpointed the importance of lateral interactions and showed that cortico-cortical connections indeed change throughout development [Katz et Callaway, 1992]. Based on these studies, [Sirosh et Miikulainen, 1993, Sirosh et Miikulainen, 1997, Miikulainen et al., 1997] have designed a self-organizing neural network model for the simultaneous and cooperative development of topographic receptive fields and lateral interactions in cortical maps that numerically demonstrates how the famous mexican hat pattern of connectivity can develop itself through unsupervised learning.

But, if these models were able to explain to some extent some observations on the development of both afferent and lateral connections in cortical feature maps, they did not exploit the dynamic aspect of neurons as it has been originally introduced by [Wilson et Cowan, 1973, Amari, 1977]. The Continuum Neural Field Theory (CNFT) has been extensively analyzed both for the one-dimensional case [Wilson et Cowan, 1973, Feldman et Cowan, 1975, Amari, 1977] and for the two-dimensional case [Taylor, 1999] where much of the analysis is extendable to higher dimensions. Those theories explain the dynamic of pattern formation for lateral-inhibition type homogeneous neural fields with general connections. They show that, in some conditions, continuous attractor neural networks are able to maintain a localised bubble of activity in direct relation with the excitation provided by stimulation.

We investigate further these theories in order to experimentally study functional properties of the CNFT and show how it is indeed tightly linked to attention defined as the capacity to attend to one

stimulus in spite of noise or distractor. Attention has a long history and complex meaning in psychology. As [James, 1890] said :

Everyone knows what attention is. It is the taking possession of the mind, in clear and vivid form, of one out of what seem several simultaneously possible objects or trains of thought. Focalization, concentration of consciousness are of its essence. ...

In the light of the proposed experiments, we show that bottom-up (i.e. stimulus driven) attention may be seen as an emergent property of a neural population using the Continuum Neural Field Theory. From a pool of neurons spread over two maps, one input map feeding a focus map, a bubble of activity emerges within the focus map at the precise location of a stimulus presented within the input map. This could be easily interpreted as the recognition of the location of the sensory input if it was not for noise and distractors. When noise or distractors are added, the bubble of activity stay focused on the original focused stimulus and then, between “several simultaneously possible objects”, the model is able to “attend” to the one stimulus it first focused.

B.1.2 The model

Some related works [Hamker et Gross, 1997, Backer et Mertsching, 2002] have already used dynamic neural fields in the framework of attentional control and showed for example how they can be used for vision. We would like to propose a more systematic study by considering the most simple model (where a single map is laterally connected) and experimentally describe how and why attention naturally emerges from this model.

Continuum Neural Field Theory

We will use the notations introduced by [Amari, 1977] where a neural position is labelled by the vector \mathbf{x} which represents a two-component quantity designing a position on a manifold M in bijection with $[-0.5, 0.5]^2$. The membrane potential of a neuron at the point \mathbf{x} and time t is denoted by $u(\mathbf{x}, t)$. It is assumed that there is lateral connection weight function $w(\mathbf{x} - \mathbf{x}')$ which is in our case a difference of Gaussian function (DoG) as a function of the distance $|\mathbf{x} - \mathbf{x}'|$. There exists also an afferent connection weight function $s(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ from the position \mathbf{y} in the manifold M' to the point \mathbf{x} in M . The membrane potential $u(\mathbf{x}, t)$ satisfies the following equation (B.1) :

$$\begin{aligned} \tau \frac{\partial u(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = & -u(\mathbf{x}, t) + \int_M w_M(\mathbf{x} - \mathbf{x}') f[u(\mathbf{x}', t)] d\mathbf{x}' \\ & + \int_{M'} s(\mathbf{x}, \mathbf{y}) I(\mathbf{y}, t) d\mathbf{y} + h \end{aligned} \quad (\text{B.1})$$

where f represents the mean firing rate as some function of the membrane potential u of the relevant cell, $I(\mathbf{y}, t)$ is the output from position \mathbf{y} at time t in M' and h is the neuron threshold. w_M is given by the equation (B.2).

$$w_M(\mathbf{x} - \mathbf{x}') = A e^{-\frac{|\mathbf{x} - \mathbf{x}'|^2}{a^2}} - B e^{-\frac{|\mathbf{x} - \mathbf{x}'|^2}{b^2}} \quad \text{with } A, B, a, b \in \mathfrak{R}^{*+} \quad (\text{B.2})$$

Furthermore, we use a Gaussian function for afferent connections as in equation (B.3).

$$s(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = C e^{-\frac{|\mathbf{x} - \mathbf{y}|^2}{c^2}} \quad \text{with } C, c \in \mathfrak{R}^{*+} \quad (\text{B.3})$$

Finally, and depending on the nature of the manifold M we consider (respectively a plane or a sphere surface), we can respectively use the Euclidean distance or the curve distance (which is defined as the shortest length of the geodesic between two points).

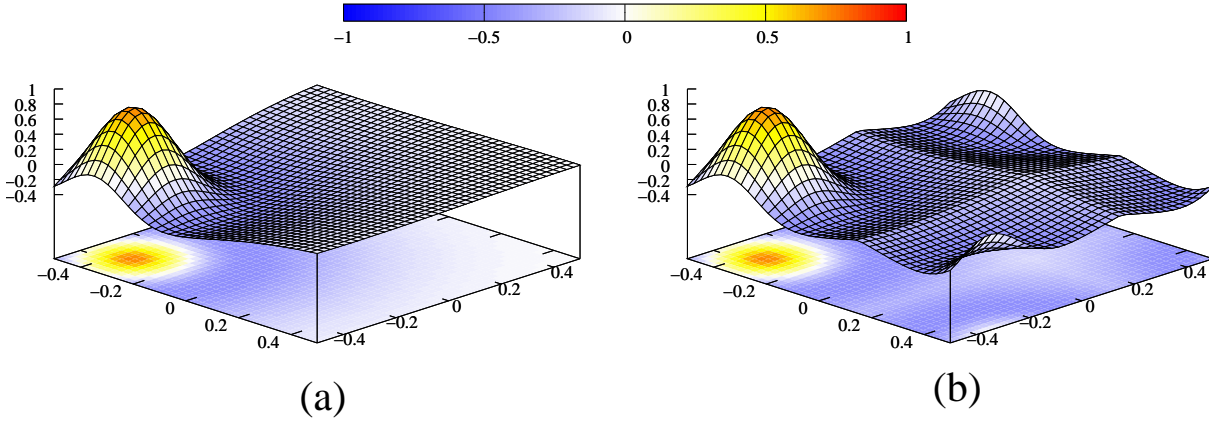


FIG. B.1 – Lateral connectivity pattern is a simple difference of Gaussian function (DoG) between a sharp positive Gaussian function and a wider negative one with different intensity and same center. The profile of the DoG is the same for every unit in a map and drives the global activity profile of the whole map. The distance used (Euclidean or curve) depends on the type of projection of the manifold M . On both (a) and (b), lateral weights have been drawn for unit at position $(-.3, -.3)$. On (a) the projection has been made onto a plane and the Euclidean distance has been used whereas on (b), the projection has been made onto a sphere surface and the curve distance has been used.

Discretization

In order to be able to perform numerical simulations using neural network models, we have to discretize these equations. We denote by n the discretization level which represents the regular segmentation of the interval $[-.5, .5]$ into n segments of size $1/n$. A manifold M can consequently be discretized as a set of $n \times n$ units and previous neural position \mathbf{x} can be denoted \mathbf{x}_{ij} with $i, j \in [0, n-1]^2$. The corresponding neuronal position is now given by equation (B.4)

$$\mathbf{x}_{ij} = \left(\frac{i}{n} - 0.5, \frac{j}{n} - 0.5 \right) \quad (\text{B.4})$$

and equation (B.1) becomes :

$$\begin{aligned} \tau \frac{du(\mathbf{x}_{ij}, t)}{dt} = & -u(\mathbf{x}_{ij}, t) + \sum_{k,l} w_M(\mathbf{x}_{ij} - \mathbf{x}'_{kl}) f[u(\mathbf{x}'_{kl}, t)] d\mathbf{x}'_{kl} \\ & + \sum_{k,l} s(\mathbf{x}_{ij}, \mathbf{y}_{kl}) I(\mathbf{y}_{kl}, t) d\mathbf{y}_{kl} + h \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

Furthermore, In order to avoid any side effects due to the lack of connectivity along the edges of a map, we project the manifold M onto a torus in order to use a curve distance d that is defined by equation (B.6).

$$\begin{aligned} |\mathbf{x}_{ij} - \mathbf{x}'_{kl}| = & \min \left(\left(\frac{i-k}{n} \right)^2, \left(1 - \frac{i-k}{n} \right)^2 \right) \\ & + \min \left(\left(\frac{j-l}{n} \right)^2, \left(1 - \frac{j-l}{n} \right)^2 \right) \end{aligned} \quad (\text{B.6})$$

One can observe on Figure B.1 the impact of projecting the map onto a torus surface using the curve distance versus projecting onto a plane using the Euclidean distance.

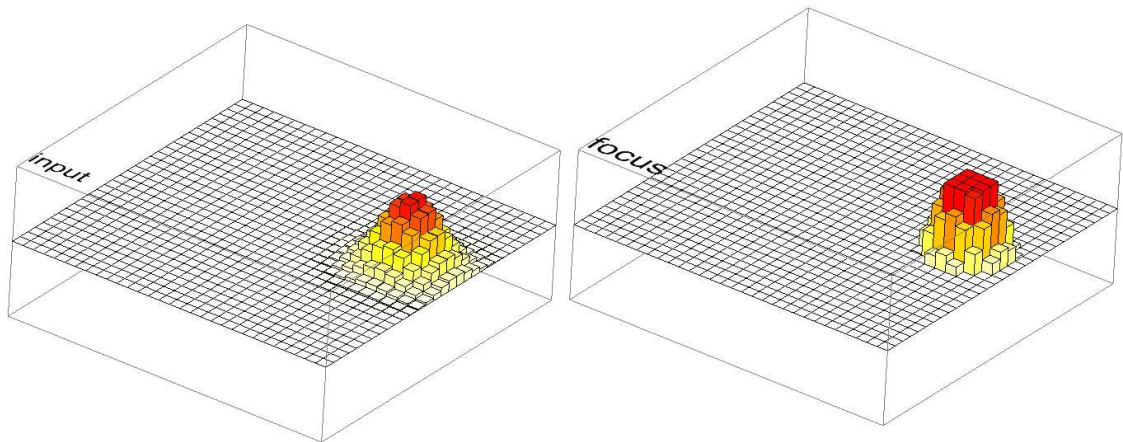


FIG. B.2 – The model is made of two maps of $n \times n$ units each ($n = 30$ on figure). The “input” map receives its inputs from an external moving stimulus that evolves along a circular trajectory and whose center corresponds more or less to the center of the map. The “focus” map receives its inputs from the “input” one, using a one-to-one connection pattern. On the example displayed, the “focus” map has settled itself on a pattern of activity that is representing the actual input.

Architecture

The model we designed is made of two maps *input* and *focus*, each of them being of size $n \times n$ units. Map *input* corresponds to an entry that is feeding the *focus* map as illustrated on Figure B.2 while *focus* map represents a cortical layer whose units possess localized receptive fields on the surface of the input. In other words, each unit x_{ij} of map *focus* receives its input from the *input* map using equation B.3 which corresponds to a localized receptive field, being more or less broad depending on constant c . The *input* map does not have any lateral interaction nor feedback while each unit in the *focus* map is laterally connected using a difference of Gaussian (see Appendix A for implementation details).

This architecture, as simple as it stands, implements the most rudimentary form of attention that allows a model to focus on one static or moving stimulus without being distracted by noise or distractors, even more salient ones. We will now experimentally demonstrate this attentional property.

Asynchronous evaluation

As we stated before, the CNFT relies on a continuous evaluation of both lateral and afferent connections that result in one or more localized bubble of activities, depending on some initial conditions and profile of lateral interactions. In the following experiments, we are primarily interested in having a single bubble of activity representing the position of an input stimulus. The problem in such a framework is that two stimuli of equal intensity and width may be presented within the input map, with no noise or distractor. Furthermore, if we suppose that the CNFT map starts from zero activity, the question is then, where the localized bubble of activity will emerge? If we use a discretized synchronous evaluation of units within the CNFT map, and depending on the relative position of the two stimuli, the answer is *nowhere or in the middle* while if we use asynchronous evaluation, the answer is *on one of the two stimuli*.

Synchronous evaluation refers to a well known algorithm used in the neural networks community where evaluation of activity of a unit u at time t is performed using stored information at time $t - 1$. Using such an algorithm for lateral interaction evaluations is a source of problem in the example cited above because in this case, two bubbles compete to emerge while trying to inhibit each other. None of these bubbles has an advantage on the other since we considered noiseless input. This result in an oscillatory symmetric behavior where each of the two bubbles starts to emerge and is immediately inhibited by the other one. Once inhibition is weak enough, the two bubbles will re-emerge and will be immediately re-inhibited, etc. The reason for this behaviour is a lack of dissymetry in the network that should be normally provided by non-uniform noise, giving the necessary dissymetry to the network. We have experimentally tested this hypothesis and showed that even a very small amount of noise is able to break the symetry.

Another solution is the asynchronous evaluation where evaluation synchronicity is broken using a random evaluation order. In this case, at each time step, a unit is randomly chosen and evaluated using information available at this time. A computational step corresponds in this case to n successive evaluations.

B.1.3 Experiments and results

As we stated before, the goal of the model is to implement a very basic attentional apparatus (embedded in a single map) and to propose that attention may be thought as an emergent property of a neural population. Consequently, we define a target as a spatially localized stimulus onto an *input* map that is feeding the *focus* map which realizes the attentional function. In order to realize such a function, the *focus* map should then be able to remained focused on the target in spite of noise, distractors or movement of target.

Encoding

Mean input activity $S_{r,\theta,W,I}$ follows a bell-shaped profile with height proportional to contrast. A stimulus $s_{r,\theta,W,I}$ is then characterized by the tuple (r, θ, W, I) corresponding to a Gaussian profile whose center is localized at $(r \sin \theta, r \cos \theta)$ of width W and intensity I given by equation (B.7).

$$s_{r,\theta,W,I}(x, y) = I e^{-\frac{(x-x_c)^2}{w^2}} e^{-\frac{(y-y_c)^2}{w^2}} \text{ with } (x_c, y_c) = (r \sin \theta, r \cos \theta) \quad (\text{B.7})$$

Using such a symmetric function about both x -axis and y -axis yields an interesting decoding property given by equation (B.8)

$$\forall s/\forall x, s(x) = s(-x) \Rightarrow \forall x_c, x_c = \frac{\int_{-\infty}^{\infty} x s(x - x_c) dx}{\int_{-\infty}^{\infty} s(x - x_c) dx} \quad (\text{B.8})$$

Translated in the discrete case and considering a discretized manifold M_n (in bijection with $[-.5, .5]^2$) whose value at position $\mathbf{x}_{i,j}$ is given by $a(i, j)$, we can get an approximation of (x_c, y_c) with equation (B.9).

$$(\hat{x}_c, \hat{y}_c) = \left(\frac{\sum_{i,j} \frac{i}{n} a(i, j)}{\sum_{i,j} a(i, j)} - 0.5, \frac{\sum_{i,j} \frac{j}{n} a(i, j)}{\sum_{i,j} a(i, j)} - 0.5 \right) \quad (\text{B.9})$$

Furthermore, noise is added at each neural position and is assumed to be independent. It follows a zero-mean Gaussian distribution whose variance is fixed at different levels (see Figure B.3). Finally, values are clipped in the range $[0, 1]$ implying that addition of noise results in a non zero-mean signal.

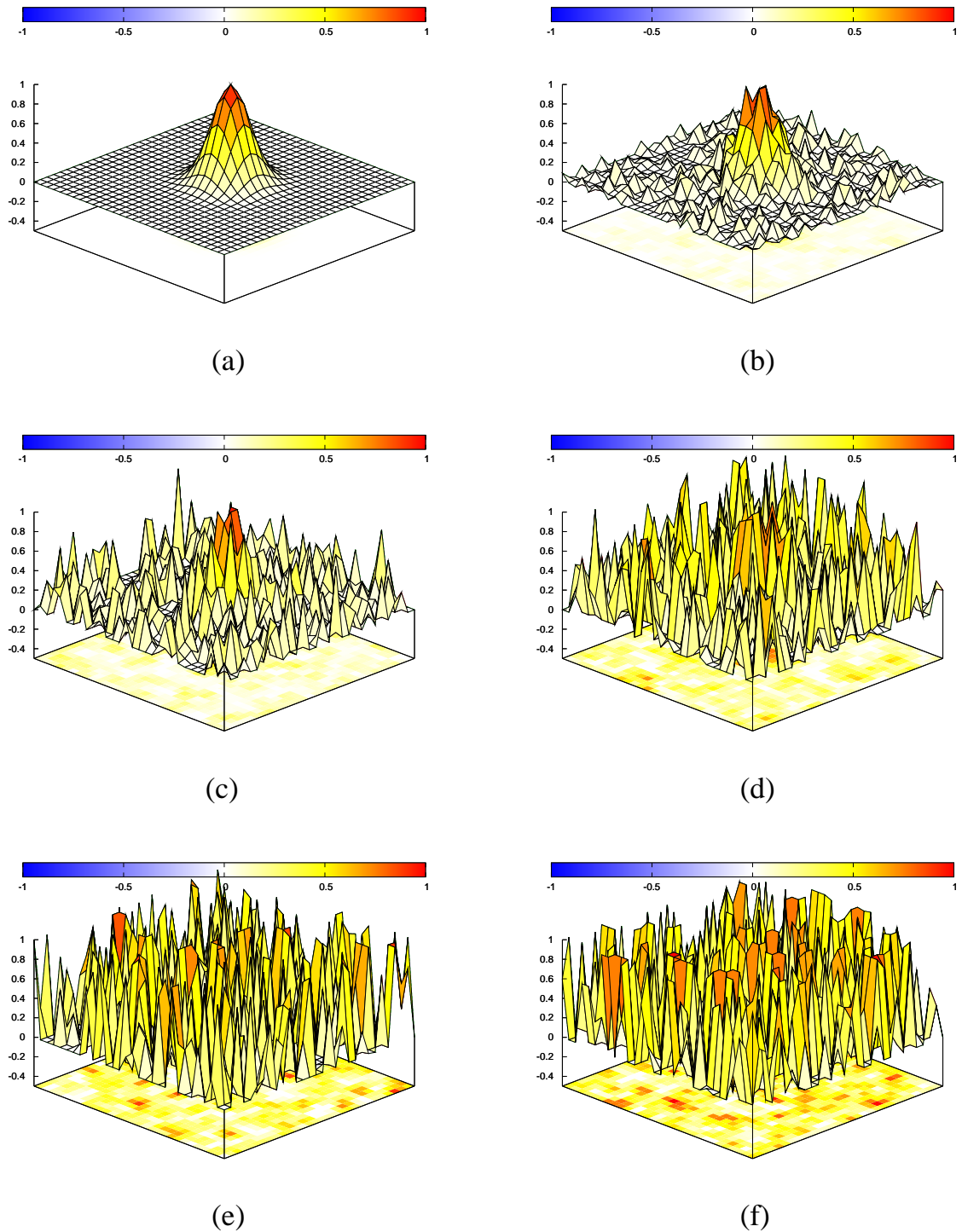


FIG. B.3 – Input is a bell-shaped curve centered around (x_c, y_c) representing an external stimulus. Noise is assumed to be independent and to follow a zero-mean Gaussian distribution whose variance has been set to different values : (a) noiseless input (b) variance is .1 (c) variance is .25 (d) variance is .5 (e) variance is .75 (f) variance is 1.0. All input values are clipped within interval $[0, 1]$ implying that a variance of 1 is not equivalent to a signal-noise ratio of 1.

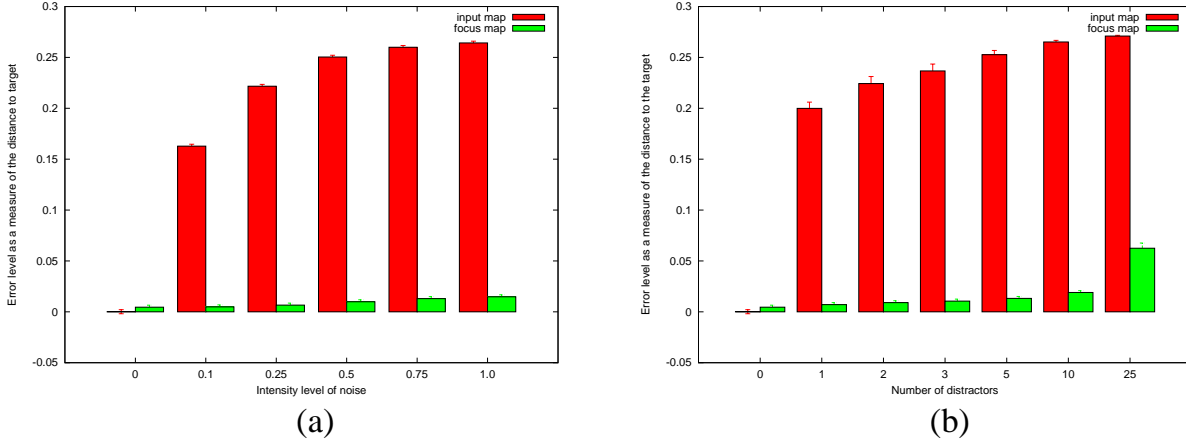


FIG. B.4 – Every 10 steps of computation, the position s of a static target has been decoded in both *input* (s_I) and *focus* (s_F) map. Distances $|s - s_I|$ and $|s - s_F|$ have been used as measures of error and are reported here (each plotted figures is an average over 1000 trials). On figure (a), a zero-mean Gaussian noise with various intensities has been added to the stimulus. Clearly, the *focus* map is able to accurately extract the original position of the stimulus. On figure (b), zero to 25 distractors (with same width and intensity as the original stimulus) were added in *input* and *focus* map is also able to accurately extract the original position. Error within input map (with presence of noise and distractor) have been plotted as an element of comparison.

Static stimulus

There exist several models using population codes focusing on noise clean-up such as [Douglas et al., 1995, Deneve et al., 1999] or more general types of computation such as sensorimotor transformations, feature extraction in sensory systems, motion perception or multisensory integration [Giese, 1999, Wu et al., 2001, Zhang, 1996, Deneve et al., 2001, Stringer et al., 2004]. [Deneve et al., 1999] were able to show through analysis and simulations that it is indeed possible to implement an ideal observer using biological plausible model of cortical circuitry and it comes as no surprise that this model relies heavily on lateral interactions. The model we designed also relies heavily on lateral interactions, as dictated by the CNFT, and fall into the more general case of *recurrent network whose activity relaxes to a smooth curve peaking at a position that depends on the encoded variable* that was analyzed as being a good implementation of a Maximum Likelihood approximator [Deneve et al., 1999].

Our experimental approach is different since we do not consider an experiment to be a sum of isolated trials but rather consider the temporal nature of stimuli succession. Consequently, there is not such thing as a “reset” of the activity in the model between each trials. The experimental protocol is the following :

1. A single stimulus (without noise or distractor) is clamped to the *input* map.
2. Noise or distractors are added
3. 10 steps of computation are performed within *focus* map.
4. Position of stimulus is recorded and we re-iterate steps 1 to 4.

There is also an initialization procedure where we let the model first converge (equivalent to 3 steps of computation) on the single stimulus present within the *input* map.

As stated before, we use a stimulus with a bell-shaped profile located at a fixed position (x_c, y_c) and we use different levels of Gaussian noise and different numbers of distractors. As illustrated on Figure B.4, the model is able to quite accurately track the stimulus position in spite of an important level of noise or an important number of distractors. In the case of distractors, it is important to understand that it is not possible to decide what is the position of the target based on one trial since distractors have the

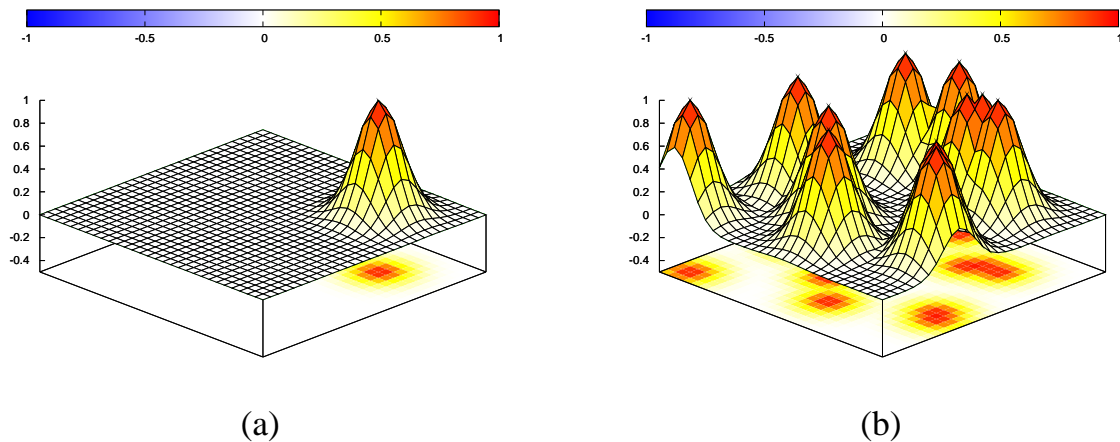


FIG. B.5 – Figure (a) represents a moving noiseless stimulus without any distractors. Figure (b) represents a moving noiseless input with 10 distractors. Without considering the spatio-temporal nature of the stimulus, it is not possible to decide where is the target in Figure (b).

exact same profile as the stimulus (see Figure B.5). The only “solution” to the problem is to perform an attentional process where attention is focused on the same “stimulus”, the only one having an observable spatio-temporal continuity.

Moving stimulus

Using the same protocol as in static experiments, we tested the model against a moving target evolving around a circular path and we keep track of the decoded position of the activity bubble within the *focus* map. One can see in figure B.6 the resulting path decoded from the bubble of activity in the *focus* map. The speed of the moving target is a critical parameter on these experiments since it is directly related to the apparent spatial continuity of the target which is observable (or not) by the model. For example, in presented results, θ angle was increased every ten steps of computation by an amount of 3 degrees. These 10 steps of computation correspond roughly to the time needed for a bubble of activity to *move* from one position to another near one. If the new position is too far from the previous one (undersampling), the bubble of activity cannot *move* toward it and simply vanishes to let another bubble of activity emerge some place else. In such a case, the attentional property cannot be guaranteed, i.e. the new bubble can emerge at the new position of the target but it can also emerge at the position of a distractor. Nonetheless, when the sampling is performed in such a way that the continuity of the movement of the stimulus is observable by the model, the bubble of activity is able to *move* to the new neighborhood position because the competition is biased toward this new position that is both fed by input and some lateral excitation.

B.1.4 Conclusion

A dynamic model of attention has been described using the Continuum Neural Field Theory that explains attention as being an emergent property of a neural population. Using distributed and iterative computation, this model has been proved very robust and to be able to track one static or moving target in the presence of noise with very high intensity or in the presence of a lot of distractors, possibly more salient than the target. The main hypothesis concerning target stimulus is that it possesses a spatio-temporal continuity that should be observable by the model, i.e. if the movement of the target stimulus is too fast, then the model can possibly loose its focus. Nonetheless, this hypothesis makes perfect sense when considering *real world* robotic applications. We have been able to successfully implement this simple

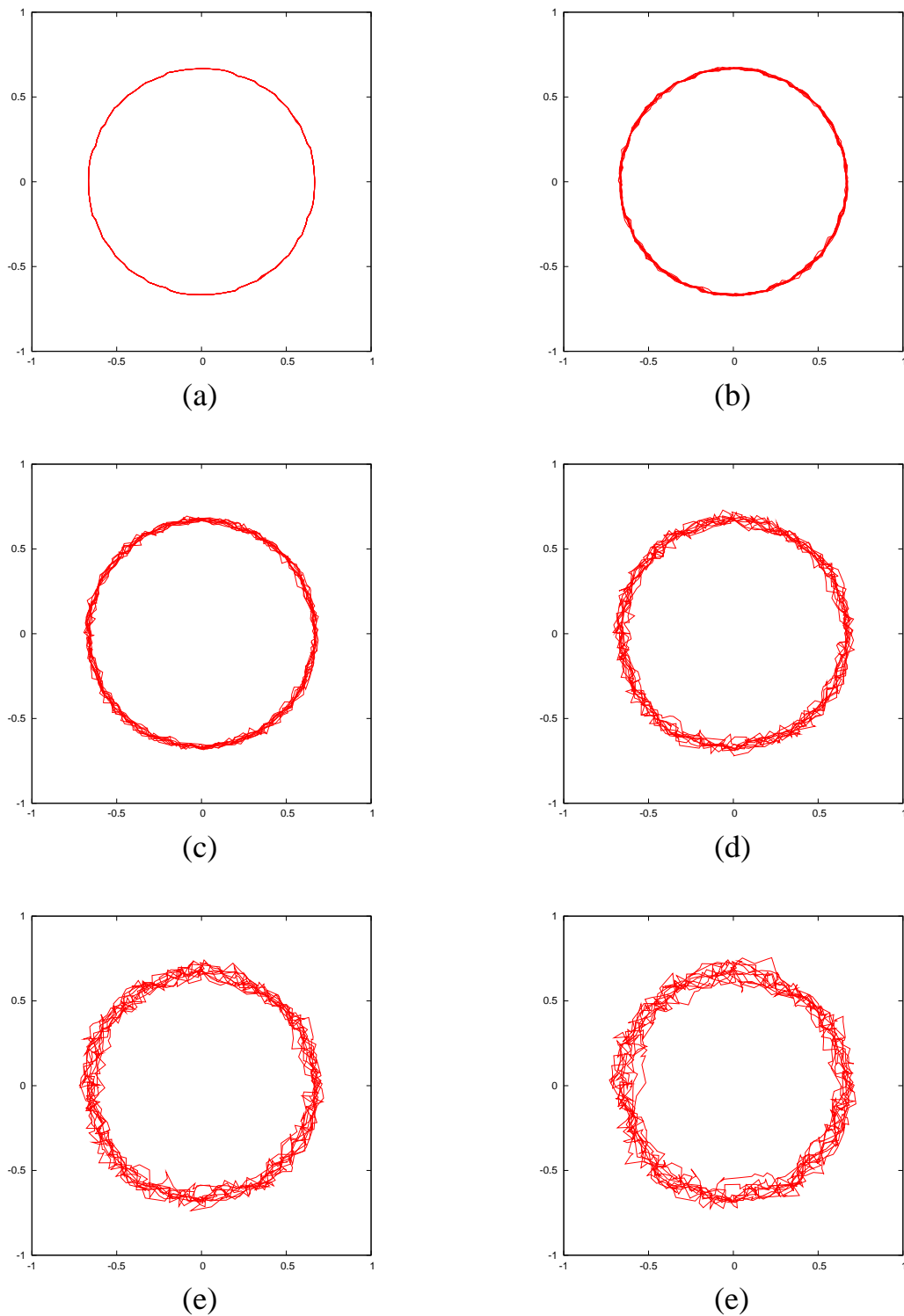


FIG. B.6 – A moving target is evolving around a circular path within *input* map and the position of the bubble of activity is decoded within *focus* map at each time step. Figures present the interpolated path (a line is drawn between two successive position) for different intensity of noise ((a) 0, (b) 0.1, (c) 0.25, (d) 0.5, (e) 0.75 and (f) 1). Even with a noise of intensity one, the model is able to track the moving target along its circular path.

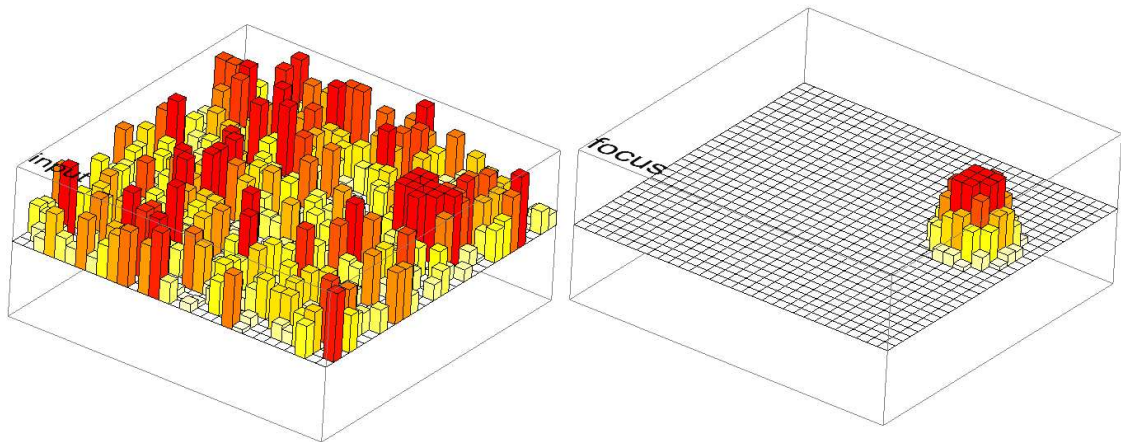


FIG. B.7 – Screenshot from the simulation showing an input with a level of .5. The bubble of activity within the focus map is still focused on the original stimulus.

model on a robot watching perfectly identical targets and it revealed itself able to focus on the first presented target and to remain focused on it, even when other targets were added or removed from the perceived scene or when any of them were moved (including the target). Nevertheless, and as model stands, one can object that this model is not able to switch attention between available stimulus. The reason is that we wanted to introduce one of the most simple model able to exhibit some kind of early attention. We have now extended the basic model as to implement attentional switch between relevant object and successfully implemented it on a real robot [Vitay et al., 2005]. The robot revealed itself able to scan successively different identical and moving targets without ever focusing twice on the same target.

Finally, attention as it has been introduced in this work and implemented in the model is not restricted to visual attention. Provided there exists some map with some coherent bubbles of activity, a focus map can be used to attend to one or the other bubble. This may shed a new light on prefrontal cortex and working memory where it would become highly dynamic.

Appendix A

Using equations (B.2), (B.3) and equation (B.5), simulation parameters are
 $n = 30, \tau = .75$
 $A = \frac{1.4}{\alpha}, a = \frac{5}{n}, B = \frac{0.65}{\alpha}, b = \frac{17}{n}, C = \frac{1}{\alpha}, c = 0.1$ with $\alpha = 13$

Appendix B

Figures B.7 and B.8 are two screenshots from simulations displaying focus profile in the presence of noise or distractors. Demonstration movies can be downloaded from <http://www.loria.fr/~rougier/research/demos.html>

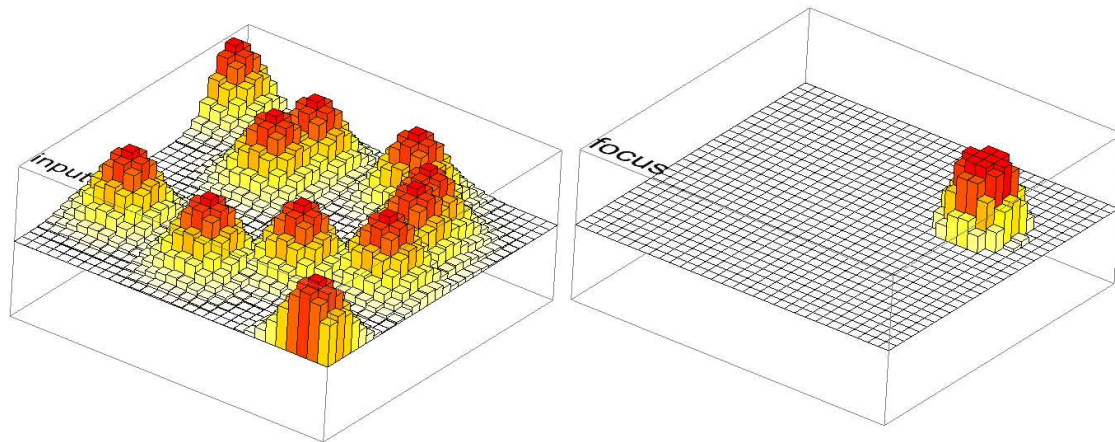


FIG. B.8 – Screenshot from the simulation showing an input with 10 distractors added. The bubble of activity within the focus map is still focused on the original stimulus.

B.2 A Distributed Model of Spatial Visual Attention

Julien Vitay et Nicolas Rougier et Frédéric Alexandre

Biomimetic Neural Learning for Intelligent Robotics, S. Wermter, G. Palm and M. Elshaw (Editeurs), Springer-Verlag, 2006

Abstract

Although biomimetic autonomous robotics relies on the massively parallel architecture of the brain, a key issue for designers is to temporally organize behaviour. The distributed representation of the sensory information has to be coherently processed to generate relevant actions. In the visuomotor domain, we propose here a model of visual exploration of a scene by the means of localized computations in neural populations whose architecture allows the emergence of a coherent behaviour of sequential scanning of salient stimuli. It has been implemented on a real robotic platform exploring a moving and noisy scene including several identical targets.

B.2.1 Introduction

The brain, in both humans and animals, is classically presented as a widely distributed and massively parallel architecture dedicated to information processing whose activity is centered around both perception and action. On the one hand, it includes multiple sensory poles able to integrate the huge sensory information through multiple pathways in order to offer the brain a coherent and highly integrated view of the world. On the other hand, it also includes several motor poles able to coordinate the whole range of body effectors, from head to toes or from muscles of the neck to muscles of the last knuckle of the left little toe.

Despite this huge amount of information to be processed, we are able to play the piano (at least

some of us) with both left and right hand while reading the partition, tapping the rhythm with our feet, listening to the flute accompanying us and possibly singing the theme song. Most evidently, the brain is a well organized structure able to easily perform those kind of parallel performances.

Nonetheless, real brain performance does not lie in the parallel execution of some uncorrelated motor programs, hoping they could ultimately express some useful behaviour. Any motor program is generally linked to other motor programs through perception because we, as a body, are an indivisible entity where any action draws consequence on the whole body. If I'm walking in the street and suddenly decide to turn my head, then I will have to adapt my walking program in order to compensate for the subtle change in the shape of my body. In other words, the apparent parallelism of our actions is quite an illusion and requires de facto a high degree of coordination of motor programs. But even more striking is the required serialization for every action like for example grasping an object : I cannot pretend to grasp the orange standing ahead of me without first walking to the table where it is currently lying.

This is quite paradoxical : behaviour is carried out by a massive parallel structure whose goal is finally to coordinate and serialize several elementary action programs. This is the key issue about the kind of performances that are presently identified as the most challenging in biomimetic robotics. The goal of this domain is to develop new computational models, inspired from brain functioning and to embed them in robots to endow them with strong capacities in perception, action and reasoning. The goal is to exploit the robot as a validation platform of brain models, but also to adapt it to natural interactions with humans, for example for helping disabled persons. These strategic orientations have been chosen, for example, in the Mirrorbot european project, gathering teams from neurosciences and computer science. Peoplebot robotic platforms are instructed, via a biologically oriented architecture, to localize objects in a room, reach them and grasp them. Fruits have been chosen to enable simple language oriented instructions using color, shape and size hints.

To build such technological platforms, fundamental research must be done, particularly in computational neurosciences. The most important topic is certainly that of multimodal integration. Various perceptual flows are received by sensors, preprocessed and sent to associative areas where they are merged in an internal representation. The principle of internal representation is fundamental in this neuronal approach. The robot learns by experience to extract in each perceptual modality the most discriminant features together with the conditional probabilities in the multimodal domain of occurrence of these features, one with regard to the other, possibly in a different modality.

In a natural environment, features have to be extracted in very numerous dimensions like for example, in the visual domain, motion, shape, color, texture, etc. Multimodal learning will result in a high number of scattered representations. As an illustration, one can think of learning the consequences of eye or body movement on the position of an item in the visual scene, learning the correlations between some classes of words (e.g. colors, objects) and some visual modalities (e.g. color, shape), learning to merge the proprioception of one's hand and its visual representation to anticipate key events in a grasping task, etc. It is clear that in autonomous robotics, all these abilities in the perceptual, multimodal and sensorimotor domains are fundamental prerequisite and, accordingly, a large amount of modeling work has been devoted to them in the past and are still developed today.

In this paper, we wish to lay emphasis on another important aspect, presently emerging in our domain. Nowadays, tasks to be performed by the robot are increasingly complex and are no longer purely associative tasks. As an illustration, in the Mirrorbot project, we are interested in giving language instructions to the robot like "grasp the red apple". Then, the robot has to observe its environment, select red targets, differentiate the apple, move toward it and end by grasping it. To tell it more technically, one thing is to have at disposal elementary behaviors, another more complicated thing is to know when to trigger the most appropriate and inhibit the others, particularly in a real world including many distractors.

In the framework of brain understanding and multimodal application, we investigated further the nature of the numerical computations required to implement a selective attention mechanism that would be robust against both noise and distractors. This kind of mechanism is an essential part of any robotic

system since it allows to recruit available computational power on a restricted area of the perception space, allowing further processing on the interesting stimuli. The resulting model we introduce in this paper is a widely distributed architecture able to focus on a visual stimulus in the presence of a high level of noise or distractors. Furthermore, its parallel and competitive nature gives us some precious hints concerning the paradox of brain, behaviour and machine.

B.2.2 The Critical Role of Attention in Behaviour

Despite the massively parallel architecture of the brain, it appears that its processing capacities are limited in several domains : sensory discrimination, motor learning, working memory, etc. Several neuropsychological experiments have pinpointed this limitation. In the visual perception domain, the fundamental experiment by Treisman and Gelade [Treisman et Gelade, 1980] has drawn the distinction between two modes of visual search : when an object has characteristics sufficiently different from its background or other objects, it literally "pops-out" from the scene and the search for it is very quick and independent from the number of other objects ; oppositely, when this object shares some features with distracting objects or when it does not differ enough from its background, the search is very difficult and the time needed for it increases linearly in average with the number of distractors. These two search behaviours are then respectively called "parallel search" and "serial search". In the MirrorBot scenario, the parallel search could be useful when the robot has to find an orange among other non-orange fruits : the "orange-color" feature is sufficient for the robot to find its target. On the contrary, if one asks the robot to find a small green lemon among big green apples and small yellow lemons, the "green-colour" and "small size" features are not sufficient by themselves to discriminate the green lemon : a conjunction of the two features is needed to perform the task. With respect to the results of Treisman and Gelade, the search would have to be serial, which means that the small and/or green objects have to be scanned sequentially until the green lemon is found.

Why such a limitation in the brain ? Ungerleider and Mishkin [Ungerleider et Mishkin, 1982] described the organization of the visual cortex as being composed of two major pathways : the ventral pathway (labelled as the "what" pathway because of its involvement in visual recognition) and the dorsal pathway (labelled as the "where" or "how" pathway because of its involvement in spatial representation and visuomotor transformation). Areas in the ventral pathway (composed by areas from V1 to V2 to V4 to TEO to TE) are specific for certain visual attributes with increasing receptive fields along this pathway : from 0.2° in V1 to 25° in TE. The complexity of the visual attributes encoded in these areas also increases throughout this pathway : V1 encodes simple features like orientation or luminance in a on-center off-surround fashion, V4 mainly encodes colour and inferotemporal areas (IT, comprising TEO and TE) respond to complex shapes and features. This description corresponds to a feed-forward hierarchical structure of the ventral pathway where low-level areas encode local specific features and high-level areas encode complex objects in a distributed and non-spatial manner. This approach raises several problems : although it is computationally interesting for working memory or language purposes to have a non-spatial representation of a visual object, what happens to this representation when several identical objects are present at the same time in the scene ? As this high-level representation in IT is supposed to be highly distributed to avoid the "grandmother neuron" issue [Rougier, 2000], how can the representation of several different objects be coherent and understandable by prefrontal cortex (for example) ? Moreover, the loss of the spatial information is a problem when the recognition of a given object has to evoke a motor response, e.g. an ocular saccade. The ventral stream can only detect the presence of a given object, not its position, what would instead be the role of the dorsal pathway (or occipito-parietal pathway). How is the coherence between these two pathways ensured ? These problems are known as the "binding problem". Reynolds and Desimone [Reynolds et Desimone, 1999] state that attention is a key mechanism to solve that problem.

Visual attention can be seen as a mechanism enhancing the processing of interesting (understood as behaviourally relevant) locations and darkening the rest [Posner, 1980, Treisman, 1988]. The first neural

correlate of that phenomenon has been discovered by Moran and Desimone [Moran et Desimone, 1985] in V4 where neurons respond preferentially to a given feature in their receptive field. When a preferred and a non-preferred stimulus for a neuron are presented at the same time in its receptive field, the response becomes an average between the strong response to the preferred feature and the weak response to the non-preferred one. But when one of the two stimulus is attended, the response of the neuron represents the attended stimulus alone (strong or poor), as if the non-attended were ignored. The same kind of modulation of neural responses by attention has been found in each map of the ventral stream but also in the dorsal stream (area MT encoding for stimulus movement, LIP representing stimuli in a head-centered reference frame). All these findings are consistent with the "biased competition hypothesis" [Desimone, 1998] which states that visual objects compete for neural representation under top-down modulation. This top-down modulation, perhaps via feedback connections, increases the importance of the desired features in the competition inside a map, but also between maps, to lead to a coherent representation of the target throughout the visual cortex. Importantly, when a subject is asked to search for a colored target before its appearance, sustained elevation of the baseline activity of color-sensitive neurons in V4 has been noticed, although the target had not appeared yet [Luck et al., 1997].

Another question is the origin of attention, which can be viewed as a supra-modal cognitive mechanism, independent from perception and action [Posner et Petersen, 1990], or on the contrary as a consequence of the activation of circuits mediating sensorimotor transformations. This "premotor theory of attention" [Rizzolatti et al., 1987, Rizzolatti et al., 1994] implies that covert attention (attention to extra-foveal stimuli) is the preparation of a motor action to this stimulus, but finally inhibited. Several studies support that theory, especially in [Sheliga et al., 1995, Nobre et al., 2000, Craighero et al., 2004], showing that covert attention engage the same structures than overt orienting. These structures comprise the frontal eye field (FEF), the superior colliculus, the pulvinar nuclei of the thalamus, LIP (also called parietal eye field) among others. FEF appears as the main source of modulation of area LIP because of their anatomical reciprocal connections : a sub-threshold modulation of FEF increases the discrimination of a target [Moore et Fallah, 2001], and although LIP encodes the position of visual stimuli in head-centered coordinates, this representation is shifted before a saccade is made to its estimated new position [Colby et al., 1996].

This strong link between action and attention has the advantage to account for the fact that attention can be either maintained or switched under volitional and behaviourally relevant control. In serial search, attention is sequentially attracted to different potentially interesting locations until the correct target is found. Which mechanism does ensure that attention can effectively move its focus when the enlightened object is not the expected one, but stick to it when it is found? In their seminal paper, Posner and Cohen [Posner et Cohen, 1984] discovered that the processing of a stimulus displayed just after attention is attracted to its location is enhanced (what is coherent with the notion of attention), but is decreased a certain amount of time after (around 200-300ms depending of the task). This phenomenon called "inhibition of return" (IOR) can be interpreted as a mechanism ensuring that attention can not be attracted twice to the same location in a short period of time, therefore encouraging exploring new positions.

This quick overview of attention can be summarized by saying that attention is an integrated mechanism distributed over sensorimotor structures, whose purpose is to help them to focus on a small number of regions in the input space in order to achieve relevant motor behaviours. Therefore, virtually all structures involved in behaviour have to deal with attention : for example the link between working memory and attention has been established in [DeFockert et al., 2001] and [Courtney et al., 1998]. Attention is a motivated and integrated process.

B.2.3 Continuum Neural Field Theory

Even if the whole neural networks domain often draws (more or less tightly) on biological inspiration, core mechanisms like the activation function or learning rules often deny the inner temporal nature of

neurons. They are usually designed with no reference to time while it is perfectly known that a biological neuron is a complex dynamic system that evolves over time together with incoming information. If such artificial neurons can be easily manipulated and used in classical networks such as the Multi-Layer Perceptron (MLP), Kohonen networks or Hopfields maps, they can hardly pretend to take time into account, see [Frezza-Buet et al., 2000] for a complete review.

In the same time, the Continuum Neural Field Theory (CNFT) has been extensively analyzed both for the one-dimensional case [Wilson et Cowan, 1973, Feldman et Cowan, 1975, Amari, 1977] and for the two-dimensional case [Taylor, 1999] where much of the analysis is extendable to higher dimensions. These theories explain the dynamic of pattern formation for lateral-inhibition type homogeneous neural fields with general connections. They show specifically that, in some conditions, continuous attractor neural networks are able to maintain a localised bubble of activity in direct relation with the excitation provided by the stimulation.

A Dynamic Equation for a Dynamic Neuron

We will use the notations introduced in [Taylor, 1999] where a neuronal position is labelled by the vector \mathbf{x} which represents a two-component quantity designing a position on a manifold M in bijection with $[-0.5, 0.5]^2$. The membrane potential of a neuron at the point \mathbf{x} and time t is denoted by $u(\mathbf{x}, t)$ and it is assumed that there is a lateral connection weight function $w(\mathbf{x} - \mathbf{x}')$ as a function of the distance $|\mathbf{x} - \mathbf{x}'|$. There exists also an afferent connection weight function $s(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ from the position \mathbf{y} in the manifold M' to the point \mathbf{x} in M . The membrane potential $u(\mathbf{x}, t)$ satisfies the following equation (B.10) :

$$\begin{aligned} \tau \frac{\partial u(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = & -u(\mathbf{x}, t) + \int_M w_M(\mathbf{x} - \mathbf{x}') f[u(\mathbf{x}', t)] d\mathbf{x}' \\ & + \int_{M'} s(\mathbf{x}, \mathbf{y}) I(\mathbf{y}, t) d\mathbf{y} + h . \end{aligned} \quad (\text{B.10})$$

where f is a transfer function from the membrane potential u to a mean firing rate (either linear or sigmoidal or hyperbolic), $I(\mathbf{y}, t)$ is the input to the position \mathbf{y} at time t in M and h is the neuron threshold. w_M is given by the equation (B.11).

$$w_M(\mathbf{x} - \mathbf{x}') = Ae^{-\frac{|\mathbf{x} - \mathbf{x}'|^2}{a^2}} - Be^{-\frac{|\mathbf{x} - \mathbf{x}'|^2}{b^2}} \text{ with } A, B, a, b \in \mathfrak{R}^{*+} . \quad (\text{B.11})$$

Some Properties of the CNFT

There are several models using population codes focusing on noise clean-up such as in [Douglas et al., 1995, Deneve et al., 1999] or more general types of computation such as sensorimotor transformations, feature extraction in sensory systems or multisensory integration [Zhang, 1996, Deneve et al., 2001, Stringer et al., 2004]. Deneve et al. [Deneve et al., 1999] were able to show through analysis and simulations that it is indeed possible to implement an ideal observer using biologically plausible models of cortical circuitry and it comes as no surprise that this model relies heavily on lateral interactions. We also designed a model [Rougier et Vitay, 2005] that uses lateral interactions, as proposed by the CNFT, and fall into the more general case of *recurrent network whose activity relaxes to a smooth curve peaking at a position that depends on the encoded variable* that was analyzed as being a good implementation of a Maximum Likelihood approximator [Deneve et al., 1999]. This dynamic model of attention has been described using the Continuum Neural Field Theory that explains attention as being an emergent property of a neural population. Using distributed and iterative computation, this model has been proven very robust and able to track one static or moving target in the presence of noise with very high intensity or in the presence of a lot of distractors, possibly more salient than the target. The main hypothesis concerning target stimulus is that it possesses a spatio-temporal continuity that should be observable by the model, i.e. if

the movement of the target stimulus is too fast, then the model can possibly lose its focus. Nonetheless, this hypothesis makes sense when considering *real world* robotic applications.

B.2.4 A Computational Model of Spatial Visual Attention

The first model that has been designed in [Rougier et Vitay, 2005] demonstrated why and how CNFT can be used to attend to one moving stimulus and this model has been proven to be extremely robust against both noise and distractors. But, what has been considered to be a nice feature in this previous model is now viewed as a drawback since it prevents the model from switching to another stimulus when this is required to achieve a relevant behaviour. The natural solution to this situation is then to actively inhibit this behaviour in order to allow the model to switch to another stimulus. But then, the difficulty is to somehow ensure that the model will not switch back and forth between two stimuli only. Since the ultimate goal of the model is the active exploration of the visual scene, it needs a working memory to be able to memorize what has been already seen and what has not. This is even more difficult when considering camera movements that result in having any stimulus moving on the retina image. A static working memory system would be useless in this situation because it is generally disconnected from perception, while for a visual exploration task the working memory system has to track down every attended stimuli in order to prevent attending them again. There are neurophysiological evidences [Tipper et al., 1990] that inhibition of return (tightly linked with working memory) can follow moving targets. In the following paragraphs, we will describe the role and connectivity of each map in the model represented in Figure B.9. In a few words, there are three sub-systems : the INPUT-VISUAL-FOCUS ensemble, whose role is to process the visual input and to generate a focus of attention ; the FEF-WM ensemble, designed to remember the previously focused locations ; the switching sub-architecture, used to dynamically change the current focus of attention. Even if some maps have biologically inspired names, discussing about this plausibility is out of the scope of this paper.

Architecture

Input map

The INPUT map in the model (cf. Figure B.9) is a pre-processed representation of the visual input. As our aim is not to focus on visual processing but on motor aspects of attention, we did not model any local filtering nor recognition. What we use as input in our model is a kind of “saliency map” (see [Itti, 2003]) which represents in retinotopic coordinates the relative salience of the objects present in the visual field. This may be the role of the area LIP in monkey as discovered by Gottlieb et al. [Gottlieb et al., 1998], but this issue is still controversial. In the simulation, we will generate bubbles into that map of 40×40 units, but we will explain in Section B.2.4.0 how it is implemented on the robot. This map has no dynamic behaviour, it just represents visual information. In contrast, all the following maps have dynamics like in equation B.10 with mexican-hat shaped lateral connectivity like in equation B.11. Parameters will be given in Appendix.

Visual map

The VISUAL map receives excitatory inputs from the INPUT map with a “receptive-field”-like connection pattern that allows topology to be conserved since the two maps have the same size. The lateral connectivity in the VISUAL map ensures that only a limited number of bubbles of activity can emerge anytime. As a consequence, the activity of the VISUAL map is virtually noiseless and expresses only the most salient stimuli present within the input. If too many stimuli are presented in the same time, then the dynamic interactions within the map will reduce this number to the most salient stimuli only. Roughly, in

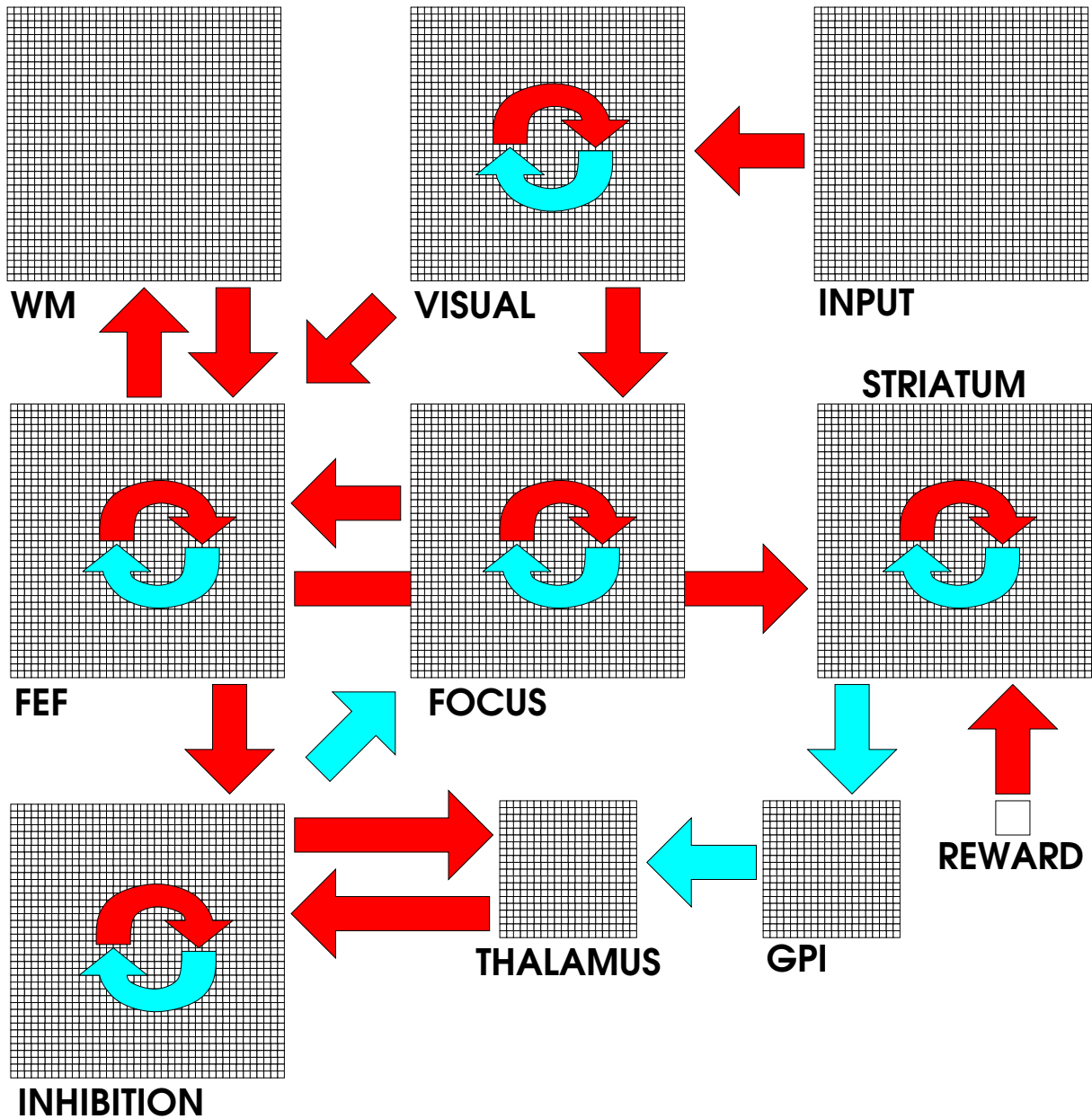


FIG. B.9 – The different maps of the model, with schematic connections. Red (dark) arrows represent excitatory connections, blue (light) arrows represent inhibitory connections, circular arrows represent lateral connections. See text for details.

the present architecture, this number is around seven stimuli which can be presented simultaneously (this is mainly due to the size of the map compared to the lateral extent of the inhibitory lateral connections).

Focus map

The FOCUS map receives excitatory inputs from the VISUAL map and have the same size as the VISUAL map to ensure that topology is loosely conserved. The lateral connectivity is wider than in the VISUAL map so that only one bubble of activity can emerge anytime. When no stimulus is present within the input, no activity is present within the FOCUS map. With these three maps (INPUT, VISUAL and FOCUS), the system can track one stimulus in the input map which will be represented by only one bubble of activation in FOCUS. In [Rougier et Vitay, 2005] we demonstrated that this simple system had interesting denoising and stability properties. Now, to implement a coherent attention-switching mechanism, we need to add a switching mechanism coupled with a working memory system. The switching mechanism will be done by adding an inhibitory connection pattern from a map later labelled INHIBITION. Let's first describe the working memory system.

FEF and WM maps

FEF and WM maps implement a dynamic working memory system that is able to memorize stimuli that have already been focused in the past together with the currently focused stimulus. The basic idea to perform such a function is to reciprocally connect these two maps one with the other where the WM map is a kind of reverberatory device that reflects FEF map activity. Outside this coupled system, the FEF map receives excitatory connections (using gaussian receptive fields to conserve topology) from both the VISUAL and FOCUS maps. Activity in the VISUAL map alone is not sufficient to generate activity in FEF ; it needs a consistent conjunction of activity of both VISUAL and FOCUS to trigger some activity in FEF map. Since there is only one bubble of activity in the focus map, the joint activation of VISUAL and FOCUS only happens at the location of the currently focused stimulus. So, when the system starts, several bubbles of activation appear in VISUAL map, only one emerges in FOCUS, what allows the appearance of the same bubble in FEF map. As soon as this bubble appears, it is transmitted to WM which starts to show activity at the location of that bubble which in turn excites the FEF map. This is a kind of reverberatory loop, where mutual excitation leads to sustained activity.

One critical property of this working memory system is that once this activity has been produced, WM and FEF map are able to maintain this activity even when the original activation from FOCUS disappears. For example, when the system focuses on another stimulus, previous activation originating from the FOCUS map vanishes to create a bubble of activity somewhere else. Nonetheless, the previous coupled activity still remains, and a new one can be generated at the location of the new focus of attention.

Importantly, the system is also sensitive to the visual input and thus allows memorized stimuli to have a very dynamic behaviour since a bubble of activity within FEF and WM tends to track the corresponding bubble of activity within the VISUAL map. In other words, once a stimulus has been focused, it starts reverberating through the working memory system which can keep track of this stimulus, even if another one is focused. However, if the corresponding bubble in VISUAL disappears (e.g. get out of the image), the activity in FEF and WM vanishes. Another mechanism should be involved to remember out-of-view targets.

Switching Sub-Architecture

The mechanism for switching the focus in the FOCUS map is composed of several maps (REWARD, STRIATUM, GPI, THALAMUS and INHIBITION). The general idea is to actively inhibit locations within the

focus map to prevent a bubble of activity from emerging at these locations. This can be performed in cooperation with the working memory system which is able to provide the information on which locations have already been visited.

The STRIATUM map receives weak excitatory connections from the FEF map, which means that in the normal case no activity appears on STRIATUM map. But when the REWARD neuron (which sends a connection to each neuron in the STRIATUM) fires, it allows bubbles to emerge at the location they are potentiated by FEF. The REWARD activity is a kind of “gating” signal which allows the STRIATUM to reproduce or not the FEF activity.

The STRIATUM map sends inhibitory connections to the GPI, which has the property to be tonically active : if the GPI neurons receive no input, they will show a great activity. They have to be inhibited by the STRIATUM to quiet down. In turn, the GPI map sends strong inhibitory connections to the THAL map, which means that when there is no reward activity, the THAL map is tonically inhibited and can not show any activity. It is only when the REWARD neuron allows the STRIATUM map to be active that the GPI map can be inhibited and therefore the THAL map can be “disinhibited”. Note that this is not a reason for the THAL to show activity, but it allows it to respond to excitatory signals coming from somewhere else.

This disinhibition mechanism is very roughly inspired by the structure of the basal ganglia, which are known as mediating selection of action [Hikosaka et al., 2000]. It allows more stability than direct excitation of the THAL map by FEF.

The INHIBITION map is reciprocally and excitatory connected with the THAL map, in the same way as FEF and WM are. But the reverberatory mechanism is gated by the tonic inhibition of GPI on THAL. It is only when the REWARD neuron fires that this reverberation can appear. INHIBITION receives weak excitatory connections from FEF (not enough to generate activity) and sends inhibitory connections to FOCUS. The result is that when there is no reward, the inhibitory influence of the INHIBITION map is not sufficient to change the focus of attention in FOCUS, but when the REWARD neuron fires, INHIBITION interacts with THAL and shows high activity where FEF stores previously focused locations, what prevents the competition in FOCUS to create a bubble at a previously focused location, but rather encourages it to focus on a new location.

Simulated Behaviour

Having described the architecture of the model and the role of the different maps, a switching sequence, where we want the model to change the focused stimulus in favor of another unfocused one, is quite straightforward. As detailed in Figure B.10, the dynamic of the behavior is ruled both by the existing pathways between the different maps (either excitatory or inhibitory) and the dynamic of the neurons.

The INPUT map is here clamped to display three noisy bubbles at three different locations in the visual field, so that the network can sequentially focus these points. In Figure B.10-a), the three noisy bubbles in map INPUT are denoised in the VISUAL map, allowing only one bubble to emerge in the FOCUS map which is immediately stored in FEF and WM. In Figure B.10-b), a switch signal is explicitly sent to the network via the REWARD unit, allowing the STRIATUM to be excited at the location corresponding to the unique memorized location in the working memory system. This striatum excitation inhibits in turn the corresponding location within the GPI map. In Figure B.10-c), the localized destabilization of the GPI prevents it from inhibiting the thalamus at this same location and allow the inhibition map to activate itself, still at the same location. In Figure B.10-d), the INHIBITION map is now actively inhibiting the FOCUS map at the currently focused location. In Figure B.10-e), the inhibition is now complete and another bubble of activity starts to emerge within the FOCUS map (precise location of the next bubble is unknown, it is only ensured that it can not be the previously visited stimulus). In Figure B.10-f), once the focus is fully activated, it triggers the memorization of the new location while the previous one is kept in memory.

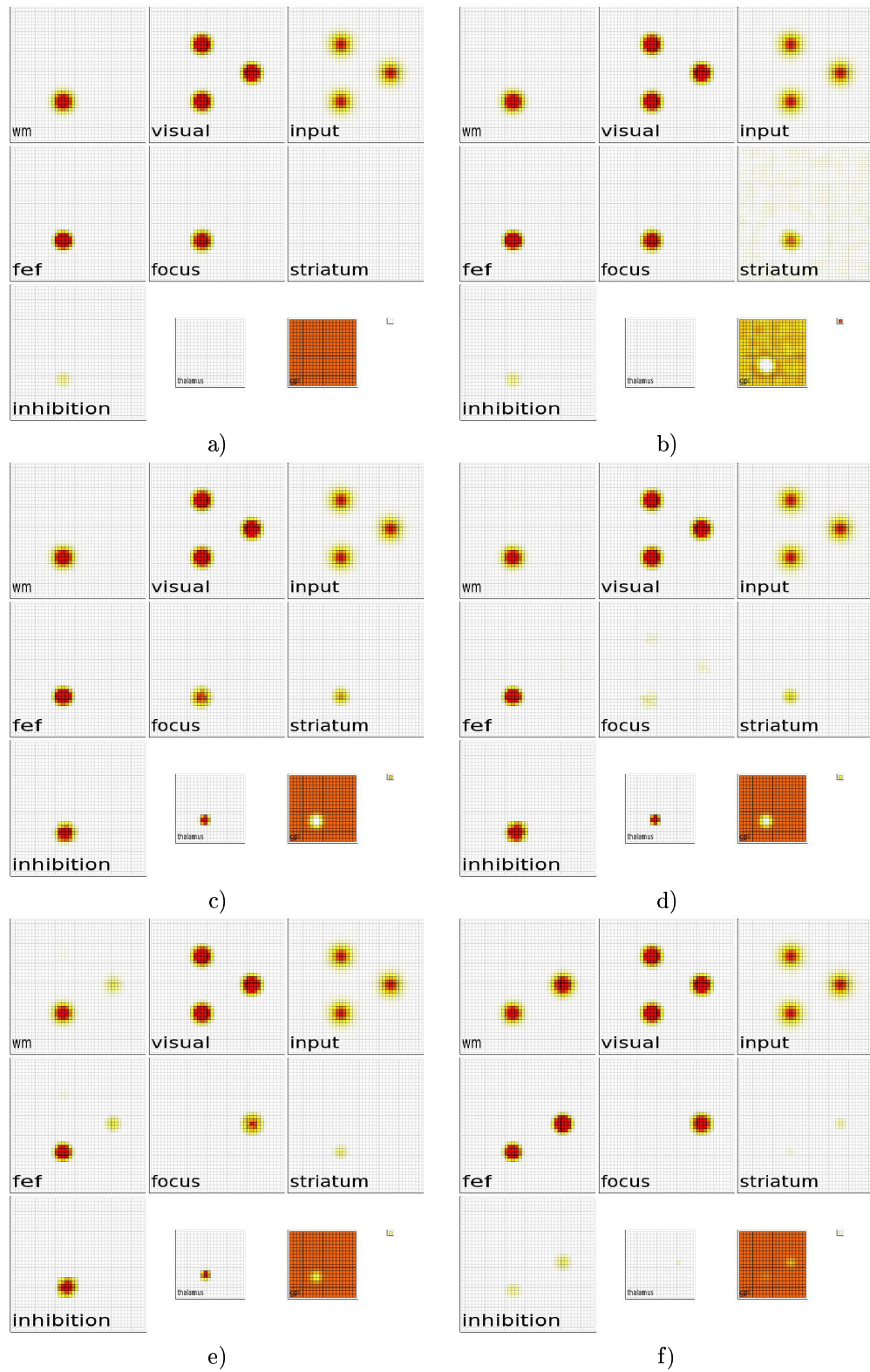


FIG. B.10 – A simulated sequence of focus switching. See text for details.



FIG. B.11 – Experimental environment : a) the PeopleBot is placed in front of a table with three green lemons. b) The image grabbed by the camera.

Experimental Results on a Robotic Platform

This model is built to deal with switching and focusing spatial selective attention on salient locations. It is not meant to model the whole attention network. In particular, we did not implement the recognition pathway and feature-selective attention because we only wanted to figure out how attention can sequentially scan equivalent salient locations. When we wanted to test this model on our PeopleBot robot, we therefore chose to consider identical targets, for example green lemons, which are artificially made salient for the system.

The experimental environment is the following (see Figure B.11) : we put the PeopleBot in front of three green lemons lying on a table. At start, the camera is directed somewhere on the table with each fruit somewhere in its viewfield. The task for the system is to sequentially gaze (by moving its mobile camera) at the three targets while never looking twice at the same fruit, even if the fruits are moved during the experiment.

To make the fruits artificially salient, we applied a gaussian filter on the image centered on the average color of a green lemon ($H=80$ $S=50$ in HSV coordinates). This results in three noisy patches of activation (between 0 and 1) in the transformed image (see Figure B.12). These activations then feed the `INPUT` map to be represented by a smaller set of neurons (here 40×40). As the original image had a size of 640×480 , each neuron in the `INPUT` map represents something like 12×12 pixels. This representation is very noisy at this stage, but the denoising properties of the dynamical lateral interactions in the `VISUAL` map allow to have bubble-shaped activities centered on the fruit.

The output of the system is a motor command to the mobile camera in order to gaze at the currently attended object (ie have it at the center of the camera). It is obtained by decoding the position of the unique bubble of activation in the `FOCUS` map in $[-0.5, 0.5]^2$ and by linearly transforming this position into a differential command to the effectors of the camera. This motor mapping is quite obvious but dependent on the type of mobile camera, so we will not describe it here. One important thing to notice here is that this command is differential, i.e. just a little percentage of the displacement needed to go to the target is actuated, then the network is updated with a new image and so on. We will discuss this limitation later.

The switching sequence there is the same as in Section B.2.4.0, the only difference being the motor outputs. The user still has to send the switching signal by “clamping” the reward unit to its maximal

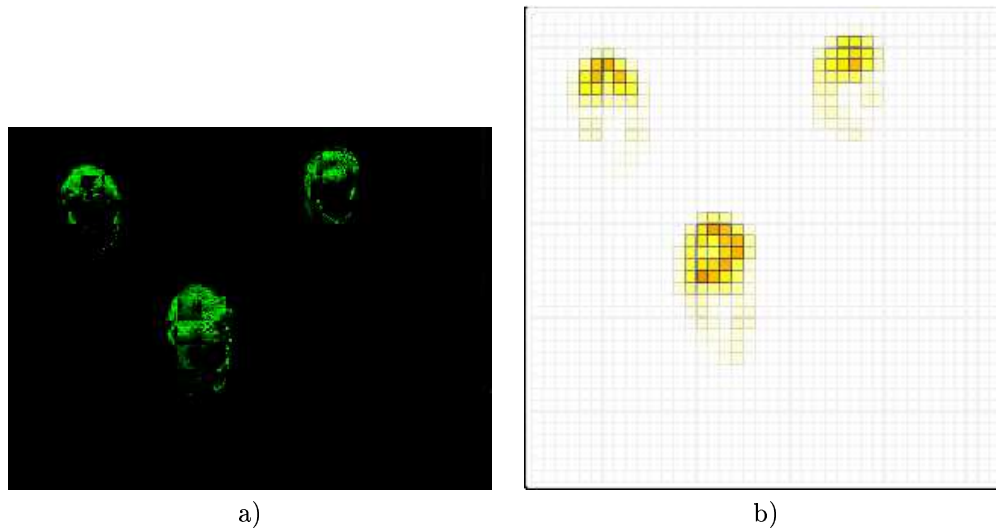


FIG. B.12 – a) A gaussian filter around the green colour ($H=80$ $S=50$ in HSV coordinates) is applied to the image to simulate the fact that green objects are attended. b) Activation in INPUT map.

value for one step, and leaving it decay with its own dynamic.

An example of behaviour of the model is given in Figure B.13. The center of gaze of the camera is first directed somewhere on the table. The model randomly decides to focus its attention on the bottom-right fruit (let's understand “randomly” as “depending on the noise in the input image, the initial state of the network and so on”) and step-by-step moves the camera to it. When the camera is on it, the user can decide whenever he wants to focus another fruit by clamping the reward neuron (in a biologically relevant scenario, the system would have to learn that he could obtain more reward by switching its focus and therefore make the reward neuron fire) which inhibits the currently focused object. The focus of attention then moves to one of the two remaining fruits (here the bottom-left one), what makes the camera gaze at it. At this point, the “working memory” system contains the current and the past focused fruits. If the user clamps again the reward unit, the new focused location will obligatorily be on the third fruit, even if one slowly exchanges the locations of the first and the third fruit, because the representations in the working memory are updated by perception.

B.2.5 Conclusion

Despite a massively distributed architecture, the model we presented is able to accurately switch between available stimuli in spite of noise present at several levels, fruit positions, distance of the robot from the table, lightening conditions, etc. The resulting serialization of the behavior is a direct consequence of both the dynamic of neurons and the existence of dedicated pathways between different maps. What is important to understand is that any neuron in any map at any time is always computing its activity from the available information it can perceive via both afferent and lateral connections. The point is that there is no such thing as a concept of layer, an order of evaluation nor a central executive (either at the level of maps or at the level of the whole model). This is quite a critical feature since it somehow demonstrates that the resulting and apparent serialization of behavior in this model is a simple emergent property of the whole architecture and consequently, there is no need of this famous central supervisor to temporally organize elementary actions.

As a part of the FET Mirrorbot project, this work does not aim to model visual attention as a whole, but rather to offer a mechanism allowing efficient visual search in a complex scene. As the Mirrorbot

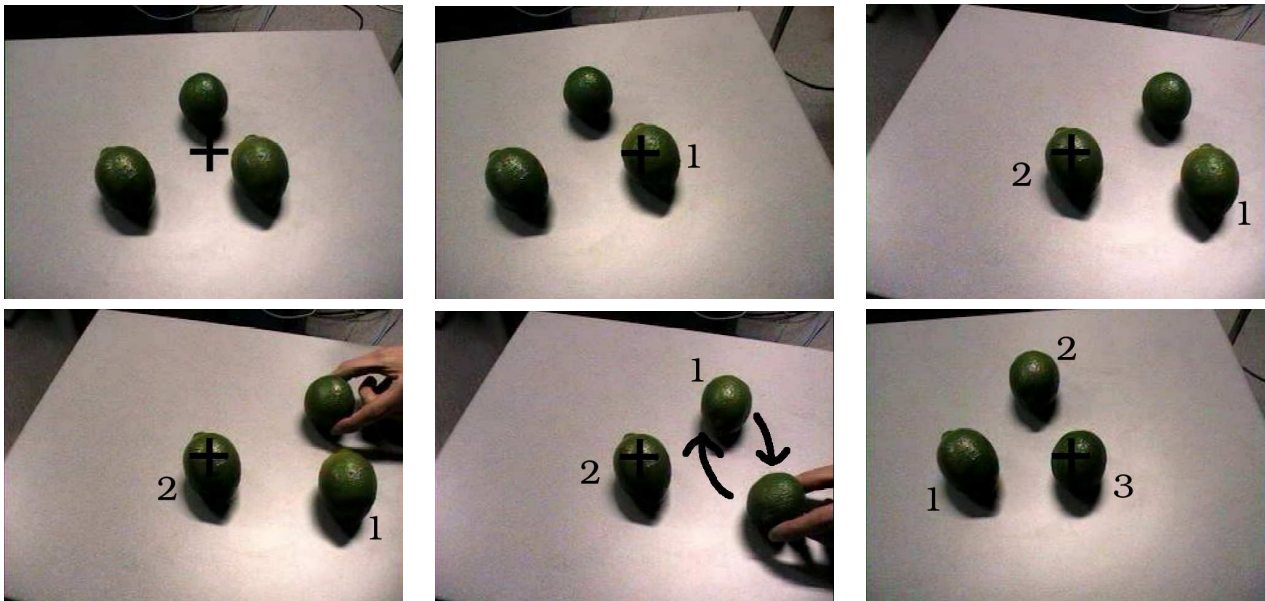


FIG. B.13 – Some snapshots of the sequence executed by the robot when trying to sequentially gaze at three green lemons. First, the robot initially looks at somewhere on the table. Then it gazes successively at fruit 1 and fruit 2. While fixating fruit 2, even if someone exchanges fruit 1 and the third not previously focused fruit, the robot will fixate the third “novel” fruit.

scenario involves active exploration of a complex and natural environment, it is computationally untractable to consider the visual input as a raw data that would be finally transformed into the correct motor output : the strategy we propose relies on the fact that potentially interesting visual elements are often salient locations on the image, and that sequential scanning of these salient locations is sufficient to appropriately represent the environment. The different partners of the Mirrobot project are currently working at gathering their different models to create a global and coherent behaviour for the robot.

Nevertheless, the model presents a major drawback which is the speed at which the camera can change its gaze to a target : the network has to be updated after a camera displacement of approximately 5° so that the spatial proximity of a fruit on the image before and after a movement of the camera can be interpreted by the network as the representation of the same object. This is quite incoherent with the major mode of eye movement, namely saccades, as opposed to this “pursuit” mode which can not be achieved under voluntary control : pursuit eye movements are only reflexive. To implement saccades, we would need an anticipation mechanism that could foresee what would be the estimated position of a memorized object after a saccade is made. Such a mechanism has been discovered in area LIP of the monkey by [Colby et al., 1996] where head-centered visual representations are remapped before the execution of a saccade, perhaps via corollary motor plans from FEF. Ongoing work is addressing this difficult problem by implementing a mechanism whose aim is to predict (to some extents) the consequences of a saccade on the visual input.

Acknowledgement

The authors wish to thank the FET MirrorBot project and the Lorraine Region for their support.

Appendix

Dynamic of the Neurons

Each neuron loc in a map computes a numerical differential equation given by equation B.12, which is a numerized version of equation B.10 :

$$act_{loc}(t+1) = \sigma(act_{loc}(t) + \frac{1}{\tau} \cdot (-(act_{loc}(t) - baseline) + \frac{1}{\alpha} \cdot (\sum_{aff} w_{aff} \cdot act_{aff}(t) + \sum_{lat} w_{lat} \cdot act_{lat}(t)))) . \quad (B.12)$$

where :

$$\sigma(x) = \begin{cases} 0 & \text{if } x < 0, \\ 1 & \text{if } x > 1, \\ x & \text{else .} \end{cases} \quad (B.13)$$

and τ is the time constant of the equation, α is a weighting factor for external influences, aff is a neuron from another map and lat is a neuron from the same map.

All maps have the values $\tau = 1$ and $\alpha = 13$ except the REWARD map where $\tau = 15$. The size and baseline activities of the different maps are given in Table B.1.

<i>Map</i>	<i>Size</i>	<i>Baseline</i>
VISUAL	40*40	0.0
FOCUS	40*40	-0.05
FEF	40*40	-0.2
WM	40*40	0.0
INHIBITION	40*40	-0.1
THAL	20*20	0.0
GPI	20*20	0.8
STRIATUM	40*40	-0.5
REWARD	1*1	0.0

TABLE B.1 – Parameters for each map : number of units and baseline activities.

Connections intra-map and inter-map

The lateral weight from neuron lat to neuron loc is :

$$w_{lat} = Ae^{-\frac{\text{dist}(loc,lat)^2}{a^2}} - Be^{-\frac{\text{dist}(loc,lat)^2}{b^2}} \text{ with } A, B, a, b \in \mathfrak{R}^{*+} \text{ and } loc \neq lat . \quad (B.14)$$

where $\text{dist}(loc, lat)$ is the distance between lat and loc in terms of neuronal distance on the map (1 for the nearest neighbour).

In the case of a “receptive field”-like connection between two maps, the afferent weight from neuron aff to neuron loc is :

$$w_{aff} = Ae^{-\frac{\text{dist}(loc,aff)^2}{a^2}} \text{ with } A, a \in \mathfrak{R}^{*+} . \quad (B.15)$$

The connections in the model are described in Table B.2.

<i>Source Map</i>	<i>Destination Map</i>	<i>Type</i>	<i>A</i>	<i>a</i>	<i>B</i>	<i>b</i>
INPUT	VISUAL	receptive-field	2.0	2.0	-	-
VISUAL	VISUAL	lateral	2.5	2.0	1.0	4.0
VISUAL	FOCUS	receptive-field	0.25	2.0	-	-
FOCUS	FOCUS	lateral	1.7	4.0	0.65	17.0
VISUAL	FEF	receptive-field	0.25	2.0	-	-
FOCUS	FEF	receptive-field	0.2	2.0	-	-
FEF	FEF	lateral	2.5	2.0	1.0	4.0
FEF	WM	receptive-field	2.35	1.5	-	-
WM	FEF	receptive-field	2.4	1.5	-	-
FEF	INHIBITION	receptive-field	0.25	2.5	-	-
INHIBITION	FOCUS	receptive-field	-0.2	3.5	-	-
INHIBITION	INHIBITION	lateral	2.5	2.0	1.0	4.0
INHIBITION	THAL	receptive-field	3.0	1.5	-	-
THAL	INHIBITION	receptive-field	3.0	1.5	-	-
FEF	STRIATUM	receptive-field	0.5	2.5	-	-
STRIATUM	STRIATUM	lateral	2.5	2.0	1.0	4.0
STRIATUM	GPI	receptive-field	-2.5	2.5	-	-
GPI	THAL	receptive-field	-1.5	1.0	-	-
REWARD	STRIATUM	one-to-all	8.0	-	-	-

TAB. B.2 – Connections between maps : parameters refer to equations B.14 and B.15.

These parameters have been found experimentally to ensure that the global functioning of the network is correct. Nevertheless, they are only orders of magnitude because small variations in their value do not affect drastically the performance of the network. For example, the fact that all lateral connections have the same parameters (except for the FOCUS map which has a wider inhibitory extent – $b = 17.0$ – to allow the emergence of only one bubble throughout the map) is only for the sake of simplicity. The variations in the parameter a of the “receptive-field” connections are explained by the smaller size of the THAL and GPI maps (as they are supposed to be small subcortical nuclei) and by the fact that the inhibitory connection from INHIBITION to FOCUS has to be wider to achieve successful switching.

An interesting issue would be to incorporate a learning mechanism to set these parameters, but it is very difficult to define an error function as the desired behaviour of the network is strongly temporal. In order to do so, we would have to integrate this mechanism into a more general framework, where reinforcement learning could play a major role in weighting the connections through trial-and-error learning phases.

B.3 Towards Teaching a Robot to Count Objects

Julien Vitay

Proceeding of the Fifth International Workshop on Epigenetic Robotics, Nara (Japan), 2005.

Abstract

We present here an example of incremental learning between two computational models dealing with different modalities : a model allowing to switch spatial visual attention and a model allowing to learn the ordinal sequence of phonetical numbers. Their merging via a common reward signal allows anyway to produce a cardinal counting behaviour that can be implemented on a robot.

B.3.1 Context

The constructivist theory of learning [Piaget, 1972, Vygotsky, 1986] states that cognitive development relies on relatively discrete stages, where the infant learns new schemes on the basis of formerly acquired schemes in the previous stage. Two transitions between stages are of particular interest for the neurobotics community : the acquiring of sensorimotor schemes from motor reflexes ; the acquiring of basic language abilities like semantics from sensorimotor schemes. In particular for the second transition, the quite recent discovery of the so-called "mirror-neurons" in the premotor area F5 of the monkey [Rizzolatti et al., 1996] (which respond equally for the execution and the observation of an action) has lead [Rizzolatti et Arbib, 1998] to explain the acquiring of language via the common abstract representation of sensorimotor schemes between the learner and his social environment.

As this indicates that the semantics of an action (either performed or recognized) is linked to its motor preparation, the same seems to be true with the semantics of an object. The sensorimotor contingency theory by [O'Regan et Noë, 2001] states that seeing is not building an internal representation of the whole visual information but rather exploring via visuomotor schemes (for example saccades) the behaviourally relevant location and ignoring the others. A striking evidence is given by the "change blindness" experiments which showed how the disappearance of a massive part of an image can be totally unreported by a subject if this part were not relevant for the understanding of the scene.

This idea of using previously acquired sensorimotor schemes to learn the semantics of an action or an object is in our view the major issue in autonomous robotics : the work done by Aude Billard [Schaal et al., 2003], Luc Steels [Steels, 2003] and Jun Tani [Sugita et Tani, 2002] for example enlightens the advantages of that approach compared to classical artificial intelligence (based only on explicit representations).

In this paper, we present an example of incremental learning of a cognitive ability (counting objects in a scene) using a previously acquired sensorimotor skill (switch of attention on salient targets). We will first briefly describe the proposed task and then present the two different models and their merging.

B.3.2 Numbering Objects

Interaction of a robot with its environment needs non-linear and complex computations to achieve a successful behaviour. In particular in natural scenes, targets are not always unique : the task "bring me three apples" does not specify which apples are to be brought. In such a task, a robot would have first to determine if there is enough apples in the scene : determining the size of a set is called cardinality. When performing the task itself, the robot has to know that the first apple is followed by the second one and then by the third : determining the position of an item in a sequence is called ordinality.

The relationship between these two aspects of numbering in developmental psychology is not yet clear (see [Brannon et Van de Walle, 2001] for a debate). Young infants (< 2 years) seem to have a cardinal ability limited to 3 or 4 items called “subitizing”, but this ability only improves with the acquiring of verbal counting (with counting rhymes for example) at the age of 3.5 or 4 years. It is only when they master the verbal sequence “one two three four five..” that they are able to tell that four objects are less than five. In other words, they have to make the correspondance between the “four” word related to the verbal sequence and the four objects in front of them, what is a cross-modal task (between phonological inputs and visual properties).

In this paper we will not consider the subitizing process and make the assumption that counting objects has to grow on two distinct but parallel abilities : the ability to sequentially focus the interesting objects in the visual scene and the ability to learn the counting sequence “one two three four...”. In the two next sections, we will briefly present biologically-inspired computational models for these two abilities and then show how then can be coupled to produce cardinal comparisons.

B.3.3 A Spatial Attention-Switching Mechanism

There is no need in a robotic task to analyze every pixel in the image grabbed by the camera of the robot. Important targets or clues are salient locations on the image, with respect to different features (colour, orientation, luminosity, movement, etc.) and at different scales. Analysing a visual scene is then sequentially focusing these salient locations until the correct target is found. Furthermore, the features involved in the computation of salience can be biased by task requirements.

In [Vitay et al., 2005], we presented a computational model of dynamical attention-switching based on the Continuum Neural Field Theory [Amari, 1977, Taylor, 1999], a framework of dynamical lateral interactions within a neural map. Each neuron is described by a dynamical equation which asynchronously takes into account the activity of the neighbouring neurons via a “mexican-hat” lateral-weight function. We pinpointed some interesting properties of that framework in [Rougier et Vitay, 2005] like denoising and spatio-temporal stability. Combining different neural maps with the same dynamical equation while playing with afferent and lateral weights, we were then able to make emerge a sequential behaviour from this completely distributed substrate.

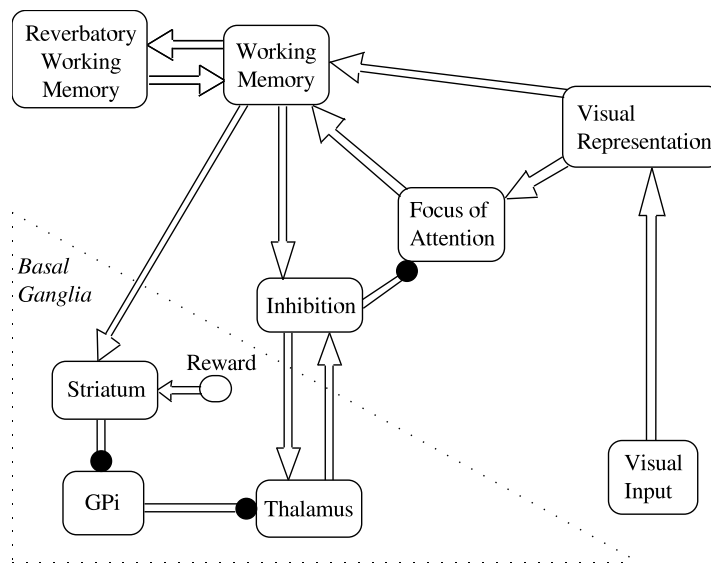


FIG. B.14 – Attention Switching Architecture : empty arrows represent excitatory connections, round arrows represent inhibitory ones. For details, see [Vitay et al., 2005].

Figure B.14 shows the architecture of the proposed system, but its description would need too much neurophysiological jargon for the audience of this workshop. We just need to say that it is composed of four sub-structures :

- a visual representation system fed by the saliency image that can filter out noise and allows only one salient location to be represented in the FOCUS OF ATTENTION map.
- a working memory system that enables to dynamically remember previously focused objects.
- an inhibition mechanism which can move the focus of attention to a new salient location (with the information given by the working memory).
- a basal-ganglia-like channel which can control the time of the switch of attention. The key signal is a phasic burst of dopaminergic activity in the REWARD unit.

As a consequence of this distributed and dynamical architecture, the serial behaviour that emerges is the sequential focusing of the different salient points on the image, without ever focusing twice the same object. Moreover, the time of the switch is controlled by the dopaminergic burst in the REWARD unit. We will use that property for the counting task presented later. This model has been successfully implemented on a *PeopleBot*[®] robot, whose task was to successively focus with its mobile camera a given number of green lemons. A nice feature of this model is that it can work either in the covert mode of attention (without eye movement) or in the overt mode (with eye movements, because of the dynamic updating of the working memory with visual information).

B.3.4 A Sequence Learning Mechanism

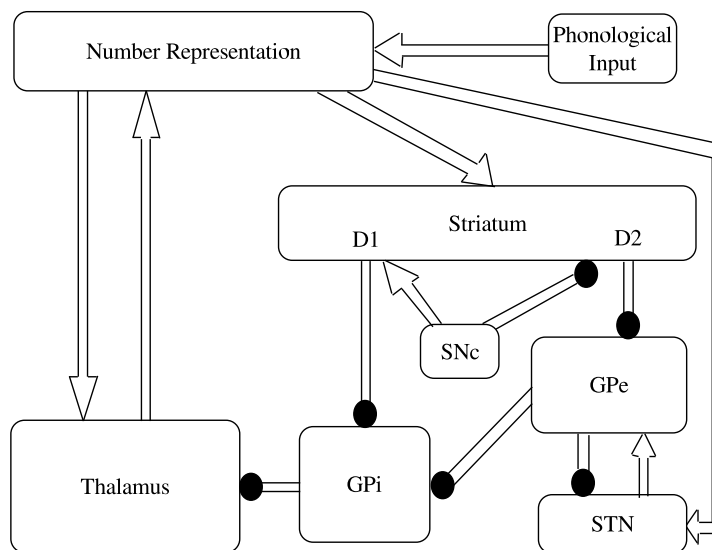


FIG. B.15 – Ordinality Learning Architecture : empty arrows represent excitatory connections, round arrows represent inhibitory ones.

This system relies on the basal ganglia (BG) architecture, as summarized by [Hikosaka et al., 2000] and is directly inspired by the model made by [Berns et Sejnowski, 1998]. BG are known to be composed of several segregated channels, each of which being involved in a particular functional loop with the frontal cortex and its corresponding part of the thalamus to achieve selection of action. Basically, a thalamo-cortical network (bidirectional excitatory connections) is tonically inhibited by the BG output (here the internal segment of the Globus Pallidus GPi). The core mechanism of BG is disinhibition, which means that inhibition of the GPi (by the Striatum or by the external part of the Globus Pallidus GPe) disinhibits the corresponding part of the thalamus, thus allowing reciprocal excitation between the thalamus and the cortex. This mechanism has already been used in the attention-switching system.

Without giving too much detail, there are two opposite pathways in the BG architecture : the direct pathway that favors disinhibition and an indirect one which prevents disinhibition. The balance between these two pathways is ensured by the dopaminergic signal produced by the Substantia Nigra pars compacta (SNc).

This complex architecture with bidirectional connections, internal loops and dopaminergic modulation allows to learn sequences and do selection of action [Berns et Sejnowski, 1998, Gurney et al., 2004]. We will describe here how our model is able to learn simple sequences like ordinal numbers (cf. Figure B.15).

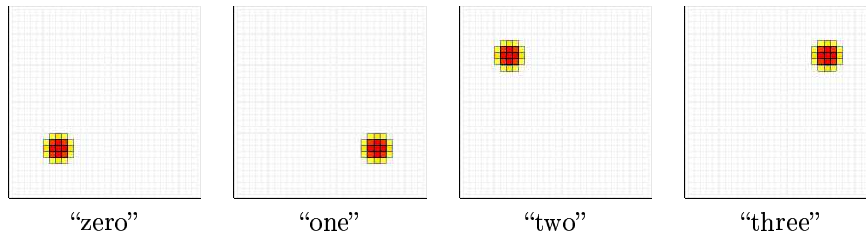


FIG. B.16 – The distributed representation of the phonetical words 'zero' 'one' 'two' 'three' in the NUMBER MAP.

- We first organized a neural map called NUMBER representation map with phonological inputs representing numbers (zero, one, two, three). The hearing of one of these numbers therefore implies the appearance of a bubble of activity in the NUMBER map at a given location on the map (Figure B.16). Please note that this coding is not compact and would not scale to large numerosities.
- We then present successively the four numbers to the BG model with a phasic burst of dopamine in SNc at the time of the switch. As dopamine stands for a kind of “reward” signal [Schultz et al., 1992], we can justify this by saying that hearing a voice (one’s mother’s voice for example) is intrinsically rewarding.
- The inner dynamics of the system (not described here) ensure that the association between the cortical representation of a number and its follower is learned by the connections between STN and GPE.

After learning, when some STN neurons are active for the current number (via their cortical inputs), they tend to excite GPE at the location of the next number, which in turn inhibits GPI. This artificially creates disinhibition in the thalamus that can be used to predict the next number.

- A high tonic level of dopamine favors the direct pathway so that the representation of the current number in the NUMBER map is stable even without any phonological input (it is mainly the same reverberatory mechanism as in the attention-switching system).
- A sudden depletion of dopamine leads to an advantage for the indirect pathway that predicts the location of the next number : the cortical representation in the NUMBER map switches to the next number without any corresponding phonological input, like a kind of mental voice.

B.3.5 Merging the two Systems

We briefly showed how the sequence-learning system could learn to reproduce a phonological sequence of numbers. After a tonic level of dopamine is applied in SNc to start the counting task, each dopamine depletion switches the cortical representation to the following number. If we add an inhibitory connection from the FOCUS map in the attention-switching mechanism to its REWARD unit, the system focuses each salient point in the image once and then stops. The timecourse of the activity of the REWARD unit is shown in Figure B.17 for three objects. It is almost the same timecourse needed for the SNc of the sequence-learning mechanism to reproduce the learned sequence.

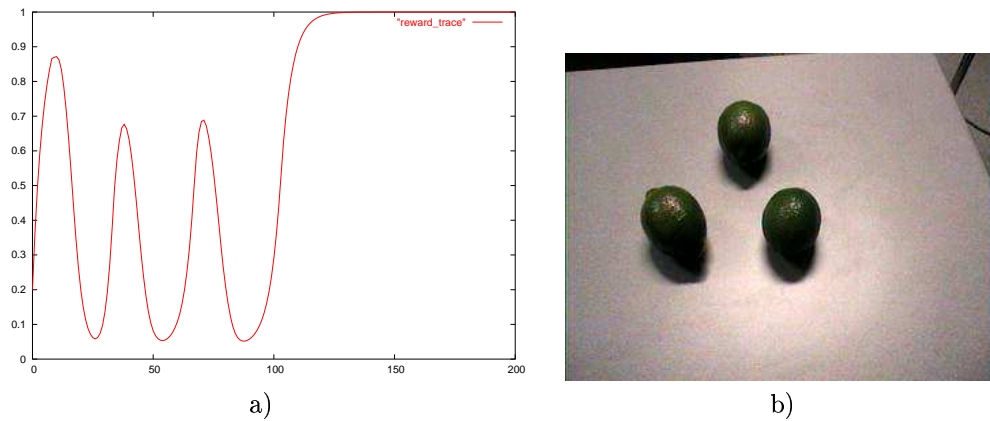


FIG. B.17 – a) Timecourse of the reward signal when three objects are presented in the visual scene. Each depletion corresponds to a switch of focus of attention. b) Corresponding image.

Having noticed this analogy, our idea was to link the two systems only by their dopaminergic unit : the REWARD unit of the attention-switching system becomes the SNC unit of the other model and then controls the restitution of the learned sequence. In other words, each time an object is focused, the current number is incremented. At the end, when no more salient object can be found, the sequence-learning system has stopped on the representation of the exact number of objects in the scene.

The cooperation between the two systems has been tested and Figure B.18 shows the evolution of the activity of four neurons on the NUMBER map when the reward activity is produced by the attention-switching mechanism. These neurons activate sequentially at each dopamine depletion so that at end of the visual search the only neuron remaining active is the neuron representing “three”. This works with one, two or three visual objects, but for more objects we would just need more neurons in the NUMBER map thanks to the distributed architecture of the system.

B.3.6 Conclusion

We presented here two computational models that seem in a first view totally independent as they deal with different modalities (vision and reproduction of phonetical sequences), but that can cooperate to produce a new behaviour, namely a cardinal counting task. Our hypothesis was that counting objects in a scene needs to sequentially focus these objects (what is a motor ability) and to associate this sequence with the remembered ordinal sequence of numbers. These two models have two separate basal ganglia channels that communicate via a unique dopaminergic unit, what is coherent with the diffuse innervation of dopamine throughout the Striatum. The first model works in real-time on a robot but for reasons of computational cost the merging of the two systems has only been tested in simulation. Nevertheless, there are some problems : the coding of numbers from phonological inputs is not enough compact and stands for numbers up to ten maybe. We would need another architecture to deal with greater numbers. The sequence-learning system also learns the sequence offline (without the attention mechanism), it would be an interesting feature if the learning occurred online.

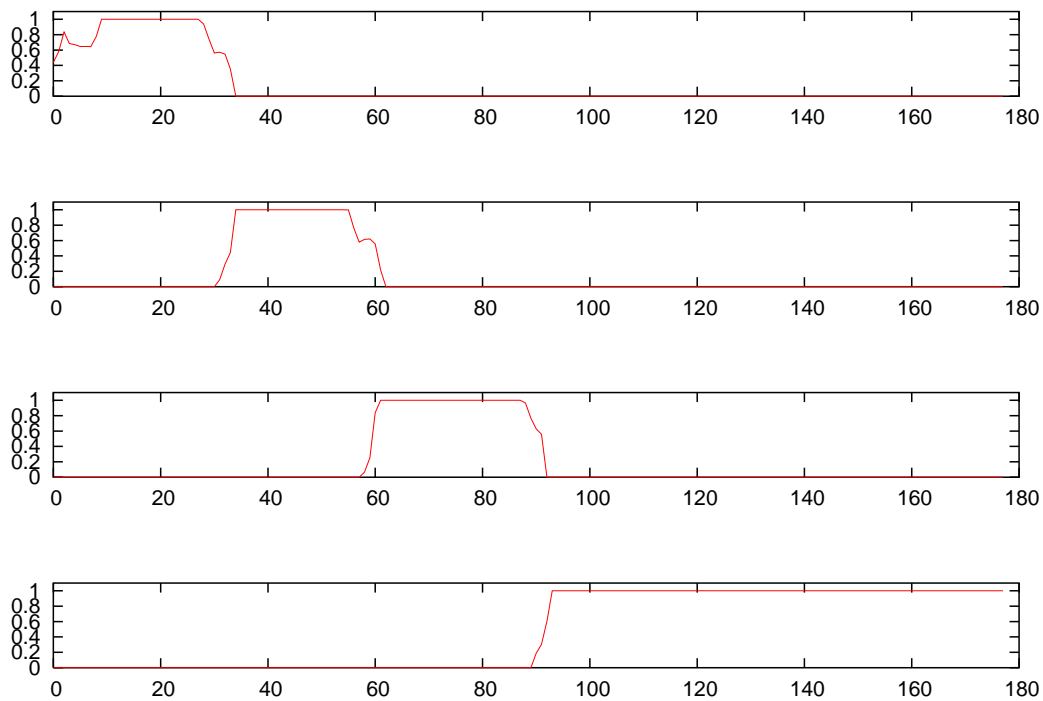


FIG. B.18 – Activity of four neurons in the NUMBER map. From top to bottom, these neurons respond preferentially for the words 'zero' 'one' 'two' and 'three'.