



Modèle des voies réflexes et cérébelleuses, permettant le calcul de fonctions inverses et la commande d'un segment mécanique mobile

Christian Darlot, Mohamadmehdi Ebadzadeh, Bertrand Tondu

► To cite this version:

Christian Darlot, Mohamadmehdi Ebadzadeh, Bertrand Tondu. Modèle des voies réflexes et cérébelleuses, permettant le calcul de fonctions inverses et la commande d'un segment mécanique mobile. 2004. <hal-00002226>

HAL Id: hal-00002226

<https://hal.science/hal-00002226v1>

Preprint submitted on 19 Jul 2004

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.



HAL Authorization

Modèle des voies réflexes et cérébelleuses, permettant le calcul de fonctions inverses et la commande d'un segment mécanique mobile

M. EBADZADEH⁽¹⁾, B. TONDU⁽²⁾ AND C. DARLOT^(1,3)

(1) Ecole Nationale Supérieure des Télécommunications, CNRS URA 820

Département de Traitement des Signaux et des Images,

46 rue Barrault 75634 Paris 13, France

(2) Institut National des Sciences Appliquées, Toulouse, France

(3) INSERM 0207, Université de Bourgogne, Dijon, France

e-mail: ebadzade@enst.fr darlot@enst.fr

Tel: (33) 1 45 81 72 31

Fax: (33) 1 45 81 76 46

Abréviations : ANN Réseaux de neurones artificiels; SNC, Système nerveux central.

Titre courant : **Modèle des voies cérébelleuses et réflexes**

Résumé:

La commande et le contrôle des mouvements des membres par les voies cérébelleuses et réflexes sont modélisées au moyen d'un circuit dont la structure est déduite de contraintes fonctionnelles.

1/ La première contrainte est que les mouvements rapides des membres doivent être précis, quoiqu'ils ne puissent pas être commandés en boucle fermée au moyen de signaux sensoriels. Les voies qui préparent les ordres moteurs doivent donc contenir des fonctions inverses approximées des fonctions biomécaniques du membre et des muscles. Or une telle fonction peut être calculée au moyen de boucles de rétroaction parallèles, dont la structure est comparable à l'anatomie des voies cérébelleuses. L'une des boucles contient un élément capable de prévoir les conséquences motrices des ordres moteurs, qui peut être modélisé par un réseau de neurones formels dont la connectivité est semblable à celle du Cortex Cérébelleux. De tels réseaux apprennent les fonctions biomécaniques directes des membres et des muscles lors d'un apprentissage, supervisé par des signaux professeurs calculés à partir des erreurs motrices. Après chaque mouvement, un signal professeur codant l'erreur est envoyé aux sites d'apprentissage, ce qui est comparable à l'envoi des signaux issus de l'Olive Inférieure, via les fibres grimpantes, aux sites d'apprentissage du Cervelet. Des règles de gradient classiques, déduites par un calcul différentiel, reproduisent la dépression à long terme (LTD) qui a lieu dans l'arborisation dendritique des cellules de Purkinje.

2/ La seconde contrainte est que les réflexes ne doivent pas contrecarrer les mouvements volontaires, mais rester à chaque instant prêts à s'opposer à des perturbations. Pour satisfaire à cette contrainte, des copies efférentes des ordres moteurs sont classiquement envoyées aux interneurons des réflexes et des réactions sensori-motrices, où elles annulent les signaux dûs aux mouvements volontaires.

Après apprentissage, le modèle peut commander précisément, en vitesse et en position, les mouvements angulaires d'une tringle mobile tournant autour d'un axe vertical, et mue par deux muscles artificiels antagonistes, des muscles pneumatiques de McKibben. Des réflexes comparables aux réflexes myotatique et tendineux, ainsi que des réactions stabilisantes comparables aux réactions sensorimotrices cérébelleuses, réduisent efficacement les effets des perturbations externes. La raideur de l'articulation est déterminée par ces boucles de rétroaction, comme dans le "modèle lambda" de point d'équilibre. Ces résultats établissent un lien entre ce modèle comportemental et l'organisation anatomique : les gains des réflexes et des réactions sensori-motrices déterminent la raideur de l'articulation, et ainsi la pente de la « caractéristique invariante », tandis que les copies d'efférences fixent le « seuil du réflexe d'étirement ».

Des lois mathématiques et physiques permettent ainsi de déduire la connectivité anatomique des voies cérébelleuses, et expliquent la raison d'être de la nature inhibitrice des cellules de Purkinje. Cette organisation fonctionnelle assure le calcul de fonctions inverses approximées, après apprentissage de fonctions directes, et permet de coordonner les ordres moteurs volontaires et réflexes.

Mots-clés: fonction inverse, commande motrice, Cervelet, observateur, apprentissage supervisé, réflexes, copies d'efférences, muscles de McKibben, modèle lambda.

Schlüsselworte : Umkehrfunktion; Motorische Steuerung; Kleinhirn; Beobachter; Überwachtes Lernen; Reflexe; Efferenzkopien; McKibben-Muskeln; Lambda-Modell.

Palabras clave : Función inversa; control motor ; Cerebelo ; observador ; aprendizaje supervisado; reflejos; copias de aferentes; músculos de McKibben; modelo lambda.

Parole chiave : Funzione inversa; Comando motorio; Cervelletto; osservatore; apprendimento supervisionato; riflessi; copia efferente; muscoli di McKibben; modello lambda.

Palavras-chaves : Função inversa, comando motor, cerebelo, observador, aprendizagem supervisionada, reflexos, cópias de eferência, músculos de McKibben, modelo lambda.

Cuvinte cheie : Funcție inversă; comanda motrice; Cervelet; observator; antrenament supervizat; reflexe; copii de eferință; mușchii lui McKibben; model lambda.

De sleutelwoorden: omgekeerde functie; motorbestelling; Kleine hersenen; waarnemer; de supervisie gehad over scholing; reflexen; ontwerpen de efference kopieën; spieren van McKibben; lambda model.

Inverz fuggveny; motoros parancs; Cerebellum; kisagy; megfigyelo; ellenorzott tanulas; reflexek; efferens masolatok; McKibben izmok; Lambda model;

Ters fonksiyon; motor komut; beyincik; gozlemci; kontrollu ogrenme; refleksi; giden sinyaller; McKibben kaslari ; lambda modeli

1	Introduction.....	5
2	Modèle de contrôle moteur.....	8
2.1	Circuit de commande général.....	8
2.1.1	Structure du circuit.....	8
2.1.2	Les deux étapes du calcul de la dynamique inverse.....	10
2.1.3	Connectivité des réseaux de neurones formels.....	11
2.2	Circuit de commande pour deux muscles.....	12
2.3	Réflexes stabilisants et réactions sensorimotrices.....	13
2.4	Apprentissage.....	16
2.4.1	Apprentissage supervisé.....	16
2.4.1.1	Sites d'apprentissage.....	16
2.4.1.2	Signaux professeurs.....	16
2.4.1.3	Eligibilité.....	17
2.4.1.4	Règles d'apprentissage.....	17
2.4.1.5	Apprentissage dans les Noyaux Cérébelleux.....	18
2.4.2	Apprentissage local et codage clairsemé dans le Cortex Cérébelleux.....	18
3	Expérimentation.....	18
3.1	Dispositif expérimental.....	18
3.2	Protocole expérimental.....	19
3.2.1	Signaux pré-moteur codant la vitesse voulue.....	19
3.2.2	Apprentissage.....	19
3.2.3	Mesure de la raideur.....	19
4	Résultats.....	19
4.1	Apprentissage et résistance au bruit.....	19
4.2	Décours des signaux et intégration temporelle.....	20
4.3	Résistance aux perturbations.....	21
5	Discussion.....	21
5.1	Principe de calcul d'une fonction inverse approximée.....	21
5.2	Structure générale du circuit.....	22
5.2.1	Organisation modulaire.....	22
5.2.2	Structure et fonction : inversion et intégration.....	22
5.3	Connectivité de l'ANN.....	23
5.4	Apprentissage.....	24
5.4.1	Apprentissage supervisé.....	24
5.4.2	Codage clairsemé résultant d'un apprentissage local.....	24
5.5	Interprétation anatomique.....	26
5.5.1	Cervelet.....	26
5.5.2	Noyau Rouge.....	26
5.5.3	Olive Inférieure.....	27
5.5.4	Moelle.....	27
5.6	Comparaison avec les modèles de point d'équilibre.....	27
5.7	Comparaison avec d'autres modèles du Cervelet.....	29
6	Conclusion.....	30
7	Références.....	40
8	Légendes des figures.....	46

1 Introduction

Pour progresser vers une théorie de la commande des mouvements, un modèle des voies motrices, fondé sur des principes mathématiques et physiques, décrit le traitement, par le Cervelet, des signaux prémoteurs qui commandent les mouvements rapides. Puisque les réflexes stabilisants ne contrecarrent pas les mouvements volontaires, tout en demeurant à chaque instant prêts à être déclenchés pour s'opposer à des perturbations, le problème étudié ici est comment les ordres moteurs volontaires sont préparés et coordonnés aux ordres moteurs réflexes.

Un mouvement d'un membre peut être considéré comme *rapide* s'il est si bref qu'aucune prise d'information sensorielle ne soit possible pendant qu'il s'accomplit. Un tel mouvement dure donc moins que la somme de la durée de transmission des ordres moteurs dans les voies motrices, et de la durée de retour et de traitement des informations dans les voies sensorielles qui permettent de le percevoir. Selon cette définition, les mouvements *lents* sont ceux qui sont commandés en boucle fermée au moyen de signaux sensoriels (visuels, tactiles ou proprioceptifs, par exemple), et les mouvements *rapides* ceux qui doivent être commandés en "boucle ouverte" parce que toute information sensorielle est déjà périmée lorsqu'elle atteint les régions prémotrices. Une commande en boucle fermée induirait en ce cas des mouvements inadaptés à la situation actuelle, et le système commandé pourrait même devenir instable. Par conséquent les ordres moteurs qui commandent les mouvements rapides doivent être préparés avant et pendant ces mouvements, par un processus qui tient compte des caractéristiques géométriques et dynamiques du membre (caractéristiques qui peuvent être décrites par une fonction biomécanique des forces, de l'inertie, de la visco-élasticité, du temps, etc.). Pour qu'un mouvement vers un but soit exact, une commande en boucle ouverte nécessite même que ce processus anticipe l'état de la fonction biomécanique du membre lorsque les muscles se contracteront sous l'effet de ces ordres moteurs. La figure 1 A présente donc schématiquement la préparation des ordres moteurs comme un problème d'inversion mathématique : pour obtenir des ordres moteurs efficaces, les signaux prémoteurs sont modifiés par une fonction inverse approximée de la fonction biomécanique du membre, située dans le Système Nerveux Central (SNC), en amont de la fonction biomécanique réelle.

Le calcul d'une fonction inverse est un "problème mal posé" qui n'a pas de solution générale (Tikhonov et Arsenine 1974; Connes et Bouchareine 1989). En effet une fonction directe est déterministe mais une fonction inverse ne l'est pas, puisque des effets semblables peuvent résulter de causes diverses. Par exemple, la fonction biomécanique du bras, qui décrit le mouvement provoqué par les forces musculaires, est déterministe, selon la loi de Newton. Mais diverses configurations des segments articulés du bras peuvent permettre le même déplacement de la main. Le même mouvement peut aussi être effectué à différentes tensions des muscles, déterminant différents degrés de raideur des articulations. Puisque diverses causes peuvent produire des effets semblables, une relation de cause à effet n'est pas en général une bijection, mais une surjection du domaine des causes dans celui des effets. Par conséquent, aucune méthode générale ne permet de remonter d'un effet à une cause unique et certaine, et la recherche d'une fonction inverse est un processus très sensible aux conditions initiales et au bruit. Ainsi, en pratique, une fonction inverse adéquate à un instant peut ne plus l'être à l'instant suivant. Plus précisément, le nombre de solutions possibles pour la cinématique inverse d'un membre est infini chaque fois que le nombre de segments articulés est plus grand que le nombre de degrés de liberté du segment terminal, et de même une infinité de solutions est possible pour la dynamique inverse chaque fois que le nombre d'actionneurs (le nombre de muscles) est plus grand que celui des segments.

Dans des articles précédents (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirliler 2000; Eskiizmirliler et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003), la commande des mouvements rapides a été étudiée en posant les principes mathématiques et physiques qui les déterminent, et en supposant que le problème principal est de calculer

une fonction inverse approximée de la fonction biomécanique du membre. Sous cette seule hypothèse, un calcul simple permet de déduire la structure d'un circuit de commande capable de calculer une inversion approximée (figure 1 B). Le calcul d'une fonction inverse peut en effet être évité en plaçant dans une boucle de rétroaction un *observateur*, élément de circuit capable de prédire l'effet des ordres moteurs parce qu'il contient un modèle interne direct, donc déterministe, de la fonction biomécanique (Darlot 1993; Miall et coll. 1993, 1996; Miall 1998; Wolpert et coll. 1998; Barto et coll. 1995; 1999).

Selon la théorie proposée, anticiper les valeurs de signaux neuraux serait la fonction même du Cortex Cérébelleux, et calculer des fonctions inverses approximées serait celle de tout le Cervelet.

Lorsque des forces extérieures imprévues s'exercent soudain sur les membres et en perturbent les mouvements, elles déclenchent des réflexes stabilisants qui tendent à rétablir les positions statiques des membre ou à ramener les mouvements en cours vers leurs trajectoires voulues. Le réflexe tendineux, qui a pour origine les organes tendineux de Golgi situés dans les tendons musculaires, est mis en jeu par une augmentation de la tension musculaire, et cause un relâchement compensatoire des muscles, qui diminue la tension. Le réflexe myotatique, qui a pour origine les fuseaux neuro-musculaires, est mis en jeu par un étirement musculaire inattendu, et déclenche une contraction qui provoque un raccourcissement compensatoire. Ces réflexes sont ainsi déclenchés par les changements imprévus des variables du mouvement (tension, longueur et vitesse d'allongement ou de raccourcissement), celles-là mêmes dont les valeurs voulues sont codées dans les ordres moteurs qui commandent les mouvements volontaires. Or, bien que les variables de commande des mouvements volontaires et des réflexes stabilisants soient les mêmes, les réflexes s'opposent aux perturbations, mais pas aux mouvements volontaires. Pourtant ils ne sont pas simplement débranchés pendant ces mouvements, puisqu'ils restent à chaque instant prêts à être déclenchés et à s'opposer à des perturbations. Les ordres moteurs volontaires agissent donc sur les réflexes, et deux manières de le faire paraissent possibles : soit les effets sensoriels des mouvements volontaires seraient annulés, soit les réflexes seraient utilisés pour commander les mouvements. Selon la première possibilité, des copies hypothétiques des ordres moteurs, les "copies efférentes" (éventuellement traitées), seraient envoyées des centres moteurs jusqu'aux interneurons des arcs réflexes, où elles empêcheraient le déclenchement des réflexes par les messages sensoriels résultant des mouvements volontaires (Von Holst et Mittelstaedt 1950). Selon la deuxième possibilité, les différences entre les mouvements voulus et accomplis, mesurées dans les voies sensorielles, serviraient comme signaux d'entrée de boucles de rétroaction locales qui commanderaient les mouvements. De telles boucles seraient incluses dans les caractéristiques mécaniques des muscles eux-mêmes, ainsi que dans les voies réflexes, et elles éviteraient de calculer des fonctions inverses.

Cette seconde possibilité a été formalisée dans trois modèles généraux : le servo-modèle de la "boucle gamma" (Merton 1953), le "modèle lambda" (Feldman 1966a, b; 1980a, b; 1986; Feldman et Levin 1993) et le "modèle alpha" (Bizzi et coll. 1976; 1978; 1982; 1984; Bizzi et coll. 1985; Polit et Bizzi 1979). Le servo-modèle de la "boucle gamma", dans lequel le signal moteur code simplement la position finale voulue, est le seul fondé véritablement sur une servocommande en position. Mais il est incompatible avec la coactivation des motoneurons alpha et gamma, et il prédit des valeurs des raideurs musculaires pendant des mouvements rapides beaucoup plus grandes que les valeurs physiologiques. Le modèle alpha, fondé sur les propriétés élastiques des muscles, est très limité car il ne décrit pas les réflexes. Le modèle lambda, au contraire, décrit les réflexes et les propriétés élastiques résultantes des articulations, ce qui lui permet de simuler beaucoup de résultats expérimentaux. Mais les divers réflexes stabilisants y sont tous représentés globalement par un "réflexe" équivalent, qui n'a pas d'interprétation anatomique.

Par définition, la raideur est le rapport de l'augmentation de la force exercée par un muscle à l'allongement qu'il subit (ou la diminution de la tension du muscle lorsque son allongement sous l'effet d'une force extérieure diminue). Dans le modèle lambda, la raideur d'une articulation et la charge qui s'exerce sur cette articulation fixent ensemble la position d'équilibre (par exemple l'angle entre le bras et

l'avant-bras). Cette position peut être déterminée graphiquement comme l'intersection de deux courbes, la courbe de raideur (qui trace le changement du couple actif exercé par les muscles en fonction du changement de la position angulaire) et la courbe de charge (qui trace le changement du couple externe résultant appliqué sur le segment de membre en fonction du changement de la position angulaire). Le modèle lambda n'est donc pas strictement un servo-modèle, puisque la position d'équilibre (l'angle d'ouverture de l'articulation) dépend non seulement de l'activité des motoneurones mais aussi de la charge qui s'exerce sur le membre. Cette caractéristique réaliste du modèle suppose que le couple externe résultant appliqué soit estimé avant chaque mouvement, pour que puissent être calculés des ordres moteurs assurant la précision du mouvement.

Ainsi, selon le modèle lambda, l'intersection des courbes de raideur et de charge détermine la position et le couple. Or des expériences sur des humains prouvent que, pour un niveau volontairement fixé de la tension musculaire, les courbes de raideur d'une articulation ont la même forme à diverses positions angulaires. Par conséquent, pour une courbe de charge donnée, un changement de force musculaire paraît lié à un simple décalage, le long de l'axe des abscisses, d'une courbe de raideur appelée "caractéristique invariable". Ce décalage peut être défini par celui de l'intersection de la courbe avec l'axe des abscisses, noté λ et nommé "seuil du réflexe d'étirement", qui représenterait le seuil de longueur du muscle au dessus duquel le recrutement progressif des motoneurones commencerait (Feldman 1986; 1990).

Dans le modèle lambda, ce seuil est considéré comme la variable de commande des mouvements lents, quasi statiques. Or un sujet humain peut maintenir la position d'une articulation tout en changeant sa raideur, en augmentant ou en détendant volontairement ses muscles, modifiant ainsi la pente de la "caractéristique invariable". A cette nouvelle tension, on observe aussi une nouvelle série de courbes de raideur semblables entre elles, définissant une nouvelle "caractéristique invariable", et fixant diverses positions d'équilibre selon la position de la courbe et la charge externe.

Un changement de variables permet de décrire plus réalistement les signaux moteurs physiologiques tout en restant dans le cadre du modèle lambda. Au lieu de la raideur et du "seuil du réflexe d'étirement", deux autres variables permettent de commander le mouvement : l'innervation réciproque (moitié de la différence des couples exercés par les muscles), qui détermine la position, et la coactivation (moitié de la somme des couples exercés), qui détermine les tensions des muscles (cf. revue par Latash 1993). Ensemble, ces variables fixent l'angle et la raideur de l'articulation, et donc la position finale du segment de membre pour une charge externe donnée. Elles détermineraient ainsi les caractéristiques d'un "réflexe d'étirement" global, représentant ensemble plusieurs réflexes à boucles courtes (réflexes myotatique et tendineux) et plusieurs réactions sensorimotrices à boucles longues (via le Cervelet par exemple). Mais, précisément parce qu'il représente ensemble plusieurs réflexes et réactions sensorimotrices, ce "réflexe d'étirement" n'est exactement identifiable à aucune voie anatomique, et aucun des deux ensembles équivalents de variables de commande ne représente non plus des signaux moteurs connus. De ce fait, une interprétation physiologique et anatomique de ce modèle descriptif et fonctionnel reste aussi controversée que le calcul d'une fonction inverse.

Enfin, pour effectuer des mouvements rapides simplement commandés en position, au moyen d'un servo-mécanisme périphérique assuré par la raideur propre des muscles et celle due aux réflexes, il faudrait que cette raideur de l'articulation atteignît des valeurs non physiologiques. Les muscles devraient donc être contractés au-delà du possible. Pour éviter des contractions excessives, il faut par conséquent abandonner le principe d'une commande quasi statique en position. Au signal codant la position voulue doit être ajouté un autre signal codant la vitesse voulue, les deux formant ensemble un signal composite nommé "trajectoire virtuelle" (Hogan 1984; Latash et Gottlieb 1991a, b, c; Latash 1993; Hatsopoulos 1994). C'est ce que McIntyre et Bizzi (1993) ont modélisé dans un article récapitulant l'évolution des servo-modèles de la commande des mouvements. Bien que schématique, ce modèle a le mérite de représenter l'élasticité des muscles, comme le fait le modèle alpha, et celle due aux réflexes, comme le fait le modèle lambda.

Le modèle présenté ci-dessous développe un modèle, déjà publié, de la commande en boucle ouverte, dont la structure est déduite de lois mathématiques et physiques (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirli et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003), et qui est ici complété pour représenter l'interaction des ordres moteurs volontaires et réflexes. Afin d'en vérifier la validité, ce modèle a été employé pour commander des mouvements simples d'un robot composé d'un seul segment mobile actionné par deux muscles pneumatiques de McKibben. Un apprentissage moteur a eu lieu jusqu'à ce que des mouvements de pointage angulaire aient été effectués précisément, puis les effets des réflexes stabilisants ont été étudiés.

2 Modèle de contrôle moteur

Les voies neurales qui assurent le traitement final des signaux moteurs, ainsi que les règles d'apprentissage dans ces voies de commande et de contrôle, ont été modélisées en plusieurs étapes : 1/ Les lois mathématiques et physiques du mouvement, qui contraignent le traitement des signaux moteurs, ont été exprimées. 2/ Ces lois et les propriétés d'un circuit de commande général ont été formalisées par un ensemble d'équations. 3/ Les équations non linéaires ont été approximées par des équations linéaires, et la linéarité a été postulée pour toutes les fonctions. Le système résultant a alors été résolu dans le domaine de Laplace. 4/ Les systèmes d'équations formant des solutions ont été traduits en circuits de commande et, parmi ceux-ci, celui dont la structure ressemblait le plus à la connectivité anatomique a été choisi. 5/ Ce circuit a été simulé, et les signaux en divers noeuds du circuit comparables à des sites des voies neurales, ont été comparés aux activités neuronales enregistrées en ces sites et publiées dans la littérature. 6/ Des règles d'apprentissage ont été calculées par la méthode de descente de gradient. 7/ Le même circuit a été de nouveau simulé, mais en utilisant les équations non linéaires originelles dans le domaine de temps, et en remplaçant les éléments linéaires par des réseaux de neurones formels non linéaires capables d'apprentissage. 8/ La validité du modèle et des règles d'apprentissage a été vérifiée au moyen d'un robot simple, en comparant encore les performances voulues et accomplies, ainsi que les signaux internes aux activités neuronales.

Cette méthode a déjà été utilisée dans des études précédentes (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirli et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003).

2.1 Circuit de commande général

2.1.1 Structure du circuit

Le traitement des signaux prémoteurs est illustré sur la figure 1, où pour simplifier les délais de transmission sont omis et les calculs effectués dans le domaine de Laplace. Le Système Nerveux Central (SNC) est représenté à gauche de la ligne tiretée, et le monde extérieur, y compris le membre, à droite. Sur la figure 1 A, le mouvement voulu est noté θ^V et la lettre encadrée H note la fonction biophysique d'un membre, y compris les muscles et la charge : son signal d'entrée α est codé dans les fréquences d'activité d'un groupe de motoneurones et son signal de sortie θ^A est le mouvement effectué. Les signaux θ^V et θ^A sont des changements de position angulaire, quoiqu'en fait les ordres prémoteurs codent surtout les vitesses voulues des mouvements. Le problème est de calculer un signal α tel que le mouvement accompli θ^A soit égal au mouvement voulu θ^V . Le signal neural qui code θ^V doit donc être traité dans un circuit capable calculer une fonction inverse approximée de H, notée H^{-1} . En fait cette notation ne sert qu'à poser le problème, puisqu'une fonction inverse valide en toutes circonstances ne peut pas être calculée dans le cas général.

Néanmoins, comme montré sur la figure 1 B et exposé dans des articles précédents, une fonction inverse approximée peut être calculée par un circuit composé de deux boucles de rétroaction en parallèle, l'une positive ayant un gain proche de l'unité (implicitement égal à un sur cette figure, mais nécessairement plus petit que un pour assurer la stabilité), et l'autre négative contenant un observateur de la fonction biophysique directe du membre (noté H^* , dans le domaine de Laplace, sur la figure 1 B). Dans le domaine du temps, cet observateur est un circuit capable de prédire le mouvement causé par l'ordre moteur. Dans la suite de cet article, les symboles marqués par des étoiles représentent soit des modèles internes des fonctions biophysiques réelles, supposés contenus dans des éléments prédictifs, soit des variables codées dans des activités neuronales, et qui sont des estimations internes de variables cinématiques ou d'autres signaux neuraux. Les signaux des deux boucles de rétroaction s'additionnent dans un élément sommateur qui reçoit aussi un signal positif codant θ^V , le signal d'entrée de tout le circuit. La boucle positive assure la mémoire à court terme puisqu'elle stocke l'ordre prémoteur courant, qui est ensuite mis à jour par la différence entre les signaux codant les mouvements voulus et prévus. Cette différence peut être considérée comme l'erreur motrice qui se produirait si seul le signal prémoteur θ^V codant le mouvement voulu était envoyé aux motoneurones, de sorte que ce circuit permet, pour ainsi dire, de compenser cette erreur avant qu'elle ne se produise. Formé de boucles de rétroaction locales courtes dont l'une contient une fonction directe, ce circuit calcule, avec une précision satisfaisante, une fonction inverse approximée de la fonction biophysique directe du membre, et permet une commande directe en boucle ouverte. Il est valide non seulement dans le domaine de Laplace mais aussi dans le domaine de temps, avec une petite erreur systématique de "sous-pointage" puisque le mouvement est systématiquement trop court (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirliler et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003). Ce circuit ressemble aux voies cérébelleuses par la disposition en parallèle d'une boucle positive et d'une boucle négative, évoquant les projections des fibres moussues, qui activent les Noyaux Cérébelleux et le Cortex Cérébelleux, tandis que les axones inhibiteurs des cellules de Purkinje se projettent sur les Noyaux Cérébelleux. Le circuit observateur, capable de prédire le mouvement causé par l'ordre moteur, est ainsi comparable au Cortex Cérébelleux, et l'élément sommateur aux Noyaux Cérébelleux. Cette interprétation anatomique s'accorde bien à l'importance du Cervelet dans la coordination motrice et la compensation des erreurs. En effet, le Cervelet est indispensable pour accomplir des mouvements coordonnés rapides et précis, aussi bien que pour percevoir précisément les mouvements du corps.

Des circuits équivalents mais plus développés permettent de préciser l'interprétation anatomique (figure 1, C à E). Dans tous ces circuits, le signal d'entrée θ^V atteint par deux voies l'élément sommateur qui produit α : une voie directe qui transmet ce signal d'entrée sans changement, et une voie indirecte dans laquelle il est traité. L'élément noté H^* , l'observateur, ou prédicteur, représenterait le Cortex Cérébelleux, qui reçoit, via les fibres moussues, de nombreux signaux sensoriels ainsi que des copies efférentes des signaux moteurs, et les traite pour produire l'activité simple des cellules de Purkinje. Cette activité, notée P, coderait un signal dynamique anticipant le mouvement résultant des ordres moteurs, après le délais de transmission dans les voies motrices. L'élément sommateur situé immédiatement en aval de H^* , où le signal de la boucle positive est additionné au signal de sortie P de H^* et qui produit le signal Q, représenterait un groupe de neurones d'un Noyau Cérébelleux. En effet, les mêmes signaux atteignent le prédicteur et l'élément sommateur, tout comme les messages apportés par les fibres moussues atteignent le Cortex Cérébelleux et les Noyaux Cérébelleux. Et le signal de sortie négatif du prédicteur est comparable à la projection inhibitrice des cellules de Purkinje sur les neurones des Noyaux Cérébelleux.

La circuit de la figure 1 E permet de représenter les projections du signal d'entrée prémoteur θ^V sur la partie magno-cellulaire du Noyau Rouge, représentée par l'élément sommateur qui produit le signal R. Mais ces connexions ne sont pas toutes fonctionnellement nécessaires, et dans la structure plus simple illustrée sur la figure 1 C, l'élément sommateur qui produit le signal α peut aussi être interprété comme le Noyau Rouge, les motoneurones n'étant pas représentés.

2.1.2 Les deux étapes du calcul de la dynamique inverse

Pour préparer les ordres moteurs, deux problèmes inverses doivent être résolus : cinématique inverse et dynamique inverse. Dans cet article la cinématique inverse n'est pas étudiée car les mouvements effectués pour éprouver expérimentalement le modèle sont de simples rotations d'un seul segment autour d'un axe fixe. La commande de tels mouvements nécessite cependant le calcul de la dynamique inverse, qui doit être fait en deux étapes correspondant aux deux processus physiques qui déterminent un mouvement. En effet, quand plusieurs muscles agissent sur une articulation, ils produisent des forces dont les moments s'ajoutent vectoriellement et c'est cette somme vectorielle qui accélère le segment mobile.

Deux processus physiques ont donc lieu successivement :

1/ Les ordres moteurs émis par les motoneurones font contracter les muscles.

Les ordres moteurs α_i , issus d'un groupe de motoneurones, activent le muscle numéro i , qui produit la force F_i , par un processus biophysique décrit par une fonction notée g_i .

2/ La somme des moments détermine le mouvement.

Le moment \vec{M}_i de \vec{F}_i par rapport au centre de rotation O est exprimé par l'équation vectorielle :

$\vec{M}_i = \vec{R}_i \times \vec{F}_i$ (1), où \times note le produit vectoriel de deux vecteurs, \vec{R}_i est le vecteur dont l'origine est O et l'extrémité est le point d'application P_i de \vec{F}_i , c.-à-d. le point d'insertion du muscle sur le segment mobile. Bien entendu, une force opposée est exercée aussi à l'autre point d'insertion, qui est fixe dans le dispositif expérimental utilisé ici.

Pour simplifier les notations, les flèches au-dessus des vecteurs seront omises ci-après.

La somme vectorielle des moments des diverses forces par rapport au centre de rotation détermine

l'accélération du segment mobile, selon la loi de Newton : $\sum_i M_i = J \cdot d\dot{\theta}^A/dt$ (2), où J est le moment

d'inertie et $d\dot{\theta}^A/dt$ est l'accélération angulaire, c.-à-d. la dérivée par rapport au temps de la vitesse angulaire réelle. Puisque ces deux étapes sont placées en série, les fonctions inverses doivent être calculées en série aussi, comme illustré sur la figure 2 A, où toutes les fonctions g_i des divers muscles sont notées ensemble g et où les relations physiques exprimées par les équations (1) et (2) sont notées ensemble G . On peut donc supposer l'existence de deux circuits inverseurs en série, chacun capable

d'apprentissage. En supposant en outre que la vitesse angulaire voulue $\dot{\theta}^V$ est la variable codée dans les ordres prémoteurs (qui serait calculée en amont par la cinématique inverse), le premier circuit devrait

contenir une approximation de G^{-1} c.-à-d. devrait calculer chaque force voulue F^V_i à partir de $\dot{\theta}^V$, et le deuxième circuit devrait contenir une approximation de g^{-1} c.-à-d. devrait calculer, à partir de la force voulue F^V_i , l'ordre moteurs α_i à produire par les motoneurones. La figure 2 B présente la cascade de circuits inverseurs qui traiteraient les ordres prémoteur au moyen de modèles internes de g et G . Ces modèles, notés g^* et G^* , seraient contenus dans des réseaux de neurones. La figure 2 C présente un exemple hypothétique de chaîne de modules cérébelleux qui traiteraient les ordres moteurs.

Bien entendu d'autres structures sont concevables pour ces circuits, comme montré sur la figure 1, mais elles seraient plus compliquées.

La figure 3 A montre schématiquement comment la comparaison des variables voulues et réelles dans l'Olive Inférieure permet le calcul d'un signal professeur envoyé, via les fibres grimpantes, aux voies cérébelleuses, où il régit la plasticité des synapses et ainsi l'apprentissage fonctionnel. Les variables comparées, voulues et réelles, peuvent être des positions finales après un mouvement, aussi bien que des vitesses ou des forces pendant le mouvement.

2.1.3 Connectivité des réseaux de neurones formels

Des réseaux de neurones formels (*artificial neural networks*, ANNs) ont été employés pour modéliser les éléments prédictifs g^* et G^* supposés représenter différentes parties du Cortex Cérébelleux (figure 3 A). Leur connectivité a été conçue pour ressembler à celle, bien connue, du Cortex Cérébelleux (Ramon y Cajal 1911; Eccles et coll. 1967), dans la lignée de modèles précédents (Marr 1969; Albus 1971; Fujita 1982; Chapeau-Blondeau-Blondeau et Chauvet 1991; Chauvet 1995; Chauvet et Chauvet 1995; Schweighofer et coll. 1996, a, b; Eskiizmirliler et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003). Pour éviter de longues périphrases telles que "l'élément interprété comme représentant le Cortex Cérébelleux", le terme "Cortex Cérébelleux" sera employé dans la suite de cet article pour décrire l'ANN lorsqu'il n'y a aucun risque de confondre le modèle et la réalité anatomique.

Dans les ANNs, les trois principaux types de cellules du Cortex Cérébelleux, les cellules granulaires, de Golgi et de Purkinje, sont modélisés par des neurones formels, dont les fonctions, respectivement notées F_{gr} , F_{go} et F_{pu} , sont des filtres passe-bas (figure 3 B). Les efficacités synaptiques réglables sont symbolisées par les poids, notés p_{jk} et v_j , de sommes algébriques pondérées calculées dans des éléments sommateurs représentés par des cartouches rectangulaires verticaux.

Les cellules granulaires reçoivent les signaux afférents des fibres moussues et les signaux de retour traités par les cellules de Golgi. Tous ces signaux convergent dans les glomérules, où une somme pondérée de signaux serait calculée, au moyen des poids p_{jk} . L'indice j , de 1 à n , indique le numéro du glomérule, et l'indice k l'origine du signal d'entrée : 1 pour des signaux externes au Cortex Cérébelleux et 2 pour des signaux de retour issus des cellules de Golgi. Les signaux des cellules granulaires sont transmis, par les fibres parallèles, jusqu'aux arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, où une somme algébrique pondérée serait aussi calculée, au moyen des poids v_j .

La fonction d'entrée des neurones, qui représente le recrutement et l'activation, est classiquement décrite par une équation différentielle du premier ordre, agissant comme un filtre passe-bas de constante de temps égale à 5 ms. La fonction de sortie, non linéaire, est une sigmoïde qui décrit la saturation de l'activité neuronale. Entre les étages d'entrée et de sortie, le traitement des signaux par les neurones dépend des fonctions des cellules granulaires, de Golgi et de Purkinje.

Chacun des ANNs comporte 5 cellules granulaires, modélisées par des filtres passe-bas dont les constantes de temps τ_{gr} sont choisies aléatoirement dans la gamme 1-10 ms. Il comporte une seule cellule de Golgi et une seule cellule de Purkinje, modélisées par des filtres passe-bas de constantes de temps τ_{go} et τ_{pu} égales à 10 ms. Les délais de transmission entre les cellules ont été choisis aléatoirement entre 1 et 10 ms. La modulation à court terme de l'activité des cellules de Purkinje après les potentiels d'action complexes n'a pas été modélisée (Batini et Billard 1985; Sato et coll. 1992; Simpson et coll. 1996).

Le Cortex Cérébelleux peut être ainsi considéré comme composé de deux étages reliés (figure 3) : 1/ Un étage d'entrée, "étage de codage clairsemé", où les signaux issus des fibres moussues sont mélangés et traités. Cet étage est constitué des glomérules, des cellules granulaires et de la boucle de rétroaction via les fibres parallèles et les cellules de Golgi. 2/ Un étage de sortie, ou "étage de choix", situé dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje. Dans chaque arborisation, le signal professeur apporté par la fibre grimpante règle l'efficacité de la transmission synaptique des signaux des nombreuses fibres parallèles vers les cellules de Purkinje. Les signaux ainsi choisis sont ceux qui contribuent à former un signal prédictif pertinent, et ils sont combinés en une somme pondérée pour former le signal de sortie de la cellule de Purkinje, qui parvient ensuite, via les axones de ces cellules, aux neurones des Noyaux Cérébelleux.

2.2 Circuit de commande pour deux muscles

Pour coordonner les contractions d'une paire de muscles antagonistes, le circuit de la figure 2 peut être doublé comme montré sur la figure 4. Les variables et les fonctions de chaque muscle sont indiquées par l'indice i qui prend les valeurs 1 ou 2. Dans le monde, représenté à droite de la ligne tiretée, les blocs g_1 et g_2 notent les fonctions biophysiques des deux muscles antagonistes, et le bloc G note la loi fondamentale de la mécanique (exprimée, dans le domaine de Laplace, par la fonction de transfert R/Js , où J est l'inertie de la tringle tournante et $\dot{\theta}^A$ sa vitesse angulaire réelle). Les fonctions biophysiques des muscles reçoivent les ordres moteurs α_1 and α_2 , et produisent les forces F_1 et F_2 . Elles dépendent aussi des effets de rétroaction des vitesses réelles d'allongement ou de raccourcissement des muscles \dot{L}_1^A et \dot{L}_2^A , et de leurs longueurs réelles L_1^A et L_2^A (cet effet a été pris en considération mais n'est pas montré sur la figure).

Les signaux α_1 et α_2 sont les ordres moteurs envoyés aux muscles par les motoneurones. Pour chaque muscle identifié par l'indice i , l'ordre moteur α_i est calculé comme la somme algébrique de deux signaux : 1/ le signal prémoteur F_i^V codant la force voulue, c.-à-d. la force nécessaire pour effectuer le mouvement, calculée par un circuit qui comprend une fonction inverse approximée de G_i ; et : 2/ le signal de sortie Q_{gi} issu du circuit qui comprend une fonction inverse approximée de g_i . Les deux signaux d'entrée du modèle interne g^*_i sont ainsi semblables à ceux qui commandent la fonction g_i elle-même : une copie α^*_i de l'ordre moteur α_i , calculé en ajoutant F_i^V et Q_{gi} , et un signal \dot{L}_i^V codant la vitesse voulue d'allongement ou de raccourcissement du muscle, calculé à partir de la vitesse angulaire voulue $\dot{\theta}^V$ de l'articulation.

De même, plus en amont dans le flux de signaux, la force voulue F_i^V est aussi calculée comme la somme algébrique de deux signaux : 1/ le signal prémoteur $\dot{\theta}_i^V$ qui est la vitesse angulaire voulue $\dot{\theta}^V$ avec le signe approprié (voir ci-dessous); et 2/ les signaux de sortie Q_{Gi} issus du sous-circuit qui calcule une fonction inverse approximée de G_i . Le signal d'entrée reçu par le modèle interne G_i^* est la force voulue F_i^V , calculée en ajoutant Q_{Gi} et $\dot{\theta}_i^V$, la vitesse angulaire voulue du mouvement de l'articulation.

Dans le robot simple utilisé pour les expérimentations, un seul segment est mobile et les forces sont produites par des muscles artificiels dont les signaux d'entrée sont les ordres moteurs α_i et les signaux de retour sont les vitesses réelles \dot{L}_i^A (figure 4). Ces forces tirent sur les extrémités d'une chaîne engrenée dans un pignon de rayon R qu'elle fait tourner autour d'un axe vertical et solidaire d'une tringle horizontale formant le segment mobile (voir ci-dessous). La vitesse d'allongement ou de raccourcissement voulue du muscle peut être calculée à partir de la vitesse de rotation voulue $\dot{\theta}_i^A$, selon l'équation :

$\dot{L}_i^V = \dot{\theta}_i^V \times R_i$ (3), avec les mêmes notations que dans l'équation (1). Puisque les deux muscles tirent sur le pignon dans des sens opposés, les deux produits vectoriels sont toujours égaux mais opposés. La vitesse d'allongement du muscle qui se relâche est donc égale à la vitesse de raccourcissement du muscle qui se contracte. Ceci est représenté schématiquement par l'envoi du même signal de vitesse aux circuits de commande des deux muscles, mais avec des signes opposés.

Selon l'interprétation anatomique proposée ci-dessus, les sous-circuits qui calculent des fonctions inverses approximées de G_i et de g_i représenteraient des voies cérébelleuses. Pour la clarté de la figure 4, tous les poids d'entrée y ont des valeurs définies égales à 1, mais ces valeurs sont adaptables et pourraient être différentes pourvu que la performance globale soit précise (cf. figure 3 B).

2.3 Réflexes stabilisants et réactions sensorimotrices

Deux circuits peuvent être envisagés pour modéliser l'articulation de la commande volontaire avec les réflexes stabilisants et avec les réactions sensorimotrices. Ces deux circuits, exclusifs l'un de l'autre, sont présentés sur la figure 5 A et B, où, pour simplifier, la commande d'un seul muscle est considérée. Les fonctions des organes sensoriels sont notées f_F et f_L . La fonction f_F caractérise les organes tendineux de Golgi qui mesurent la tension de chaque muscle, et la fonction f_L caractérise les fuseaux neuro-musculaires qui mesurent la longueur et la vitesse de raccourcissement ou d'allongement.

Une possibilité, illustrée par la figure 5 A, serait que les signaux issus des organes sensoriels soient traités par des circuits, situés dans les voies sensorielles, capables de calculer des représentations internes des variables cinématiques des mouvements, au moyen de fonctions inverses approximées f_F^{-1} et f_L^{-1} des fonctions des organes sensoriels f_F et f_L . Par exemple, la tension du muscle, serait mesurée par les organes de Golgi, dans un intervalle limité et avec une certaine déformation. De ces organes sensoriels, des signaux afférents seraient envoyés à des circuits neuraux qui les traiteraient par une fonction inverse approximée f_F^{-1} tout en assurant simultanément leur intégration sherringtonienne avec des messages issus d'autres organes sensoriels. De la sorte, un signal nommé "représentation centrale" de la variable, affranchi de toute déformation et fiable sur une gamme étendue de valeurs, serait finalement codé dans les activités d'un groupe de neurones (Droulez et Darlot 1989). La représentation centrale de la tension réelle F^A d'un muscle est notée \underline{F}^A .

Pour éviter que les réflexes stabilisants ne contrecarrent les mouvements volontaires, il suffirait que de simples copies efférentes des signaux moteurs codant les valeurs voulues des variables dynamiques, vitesse voulue \dot{L}^V et force voulue F^V , soient envoyées aux voies de traitement des signaux sensoriels. Les différences entre les valeurs voulues et observées des variables dynamiques seraient calculées, et ensuite envoyées au système moteur. La différence $F^D - \underline{F}^A$ serait envoyée, avec un gain b_F , au circuit qui calcule une fonction inverse g^{-1} . La différence $\dot{L}^A - \dot{L}^D$ serait mesurée directement par les fuseaux neuro-musculaires, dont la fonction est notée f_L et dont le signal de sortie serait traité par un circuit, situé dans les voies sensorielles, qui calculerait f_L^{-1} . Le signal résultant $\dot{L}^A - \dot{L}^D$ serait alors envoyé, avec un gain b_L , au circuit qui calcule une fonction inverse g^{-1} .

[N.B. Ce point d'entrée a été choisi pour simplifier le circuit global. Pour l'homogénéité des formules, l'erreur angulaire devrait être calculée à partir de la différence $\dot{L}^A - \dot{L}^D$ et être ensuite envoyée en amont, à l'entrée de la partie du circuit qui calcule G^{-1} .]

Ce calcul est très simple dans le cas de la rotation d'un seul axe mû par un pignon engrené dans une chaîne dont deux muscles opposés tirent les deux bouts. Mais il serait assez compliqué dans le cas général d'une articulation mue dans l'espace tridimensionnel par plusieurs muscles.

Un circuit complet dans lequel les différences $F^V - \underline{F}^A$, $\underline{L}^A - \underline{L}^V$ et $\dot{L}^A - \dot{L}^V$ sont envoyées à chaque étage du traitement est montré sur la figure 9. Bien entendu, ces différences seraient non nulles quand des perturbations se produisent, et déclencheraient alors des mouvements compensatoires s'opposant aux perturbations. Mais les variables voulues et leurs représentations centrales seraient égales lorsque des mouvements volontaires ne seraient pas perturbés, leurs différences seraient donc nulles et aucun mouvement compensatoire ne serait déclenché, de sorte que finalement les mouvements volontaires ne seraient pas gênés par les réflexes et les réactions sensori-motrices stabilisants.

Selon une autre possibilité, illustrée par la figure 5 B, le Système Nerveux Central prévoirait les signaux issus des organes sensoriels lorsque ceux-ci sont stimulés par les mouvements volontaires. Une copie efférente du signal moteur codant la force voulue serait traitée par un modèle interne f_F^* des organes sensoriels f_F pour produire une estimée du message sensoriel prévu. La différence entre les valeurs prévue et observée du signal sensoriel serait calculée, et, si elle était non nulle, déclencherait aussi des mouvements compensatoires s'opposant seulement aux perturbations mais pas aux mouvements volontaires. Les différences $L^A - L^D$ et $\dot{L}^A - \dot{L}^D$ seraient mesurées directement par les fuseaux neuro-musculaires, comme dans le cas précédent.

Dans ces deux cas, des éléments prédictifs sont nécessaires. Ce qui les oppose est que dans le premier cas les traitements effectués dans les voies sensorielles et motrices sont semblables, tandis qu'ils sont différents dans le deuxième cas. Dans le premier cas, ces traitements sont des inversions approximées des fonctions biophysiques des organes moteurs et des organes sensoriels, tandis que dans le deuxième cas des inversions approximées des fonctions biophysiques des organes moteurs sont calculées dans les voies motrices, et des prévisions des conséquences sensorielles des ordres moteurs sont calculées dans les voies sensorielles.

Nous avons choisi d'étudier le premier cas, parce qu'il permet de calculer des représentations centrales des variables cinématiques, qui pourraient être employées pour la programmation centrale des mouvements, et parce que la structure du circuit est homogène : chaque signal prémoteur ou sensoriel est traité par un sous-circuit qui calcule une fonction inverse approximée. Un même mécanisme expliquerait donc la fonction du Cervelet dans les voies sensorielles et motrices.

Les circuits qui calculent des fonctions inverses approximées de celles des organes sensoriels sont détaillés sur la figure 6, où un circuit équivalent à celui montré sur la figure 5 A est développé selon le schéma montré sur la figure 1. Pour illustrer les divers câblages possibles, les circuits prémoteur qui calculent g^{-1} et G^{-1} sont représentés selon le schéma de la figure 1 C, et les circuits sensoriels qui calculent f_F^{-1} et f_L^{-1} sont représentés selon le schéma de la figure 1 E. Mais les deux câblages sont fonctionnellement équivalents. Pour simplifier, la plupart des poids sont supposés égaux à 1 ou à 2, mais bien entendu d'autres valeurs sont possibles pourvu que la performance soit correcte.

Une interprétation anatomique de ce circuit peut être proposée. Dans la bande verticale intitulée "Monde", l'élément f_L représenterait la fonction des fuseaux neuro-musculaires (et leur innervation gamma), qui mesurent la longueur du muscle et la vitesse d'allongement ou de raccourcissement. L'élément f_F représenterait la fonction des organes sensoriels de Golgi qui mesurent la tension du muscle et émettent des signaux via les fibres sensorielles Ib. Dans la bande verticale intitulée "Moelle", à droite, l'élément sommateur noté Mn, qui produit le signal α , représenterait les motoneurones α , et l'élément voisin, qui reçoit un signal de vitesse voulue représenterait les motoneurones γ . En bas à gauche, dans la même bande verticale, l'élément sommateur recevant un signal de l'élément f_L représenterait les interneurones excitateurs Ia qui reçoivent des signaux des fibres sensorielles Ia ainsi que des signaux des voies motrices descendantes. En haut à gauche de la même bande verticale, l'élément sommateur recevant un signal de l'élément f_F représenterait les interneurones inhibiteurs Ib qui reçoivent des signaux des fibres sensorielles Ib ainsi que des signaux des voies motrices descendantes.

Les éléments dans les deux bandes intitulées "Noyau Rouge" reçoivent des signaux des éléments interprétés comme représentant les Noyaux Cérébelleux, et l'un reçoit une "copie efférente" de la force voulue. Ils se projettent sur les éléments sommateurs situés dans la bande "Moelle", interprétés comme des interneurones médullaires ou des motoneurones. Ils se projettent aussi sur les éléments sommateurs qui représentent l'Olive Inférieure. Les lignes pointillées qui vont des éléments sommateurs représentant les interneurones Ia et Ib jusqu'à l'élément sommateur représentant le Noyau Rouge dans le circuit qui calcule g^{-1} , représenteraient les voies des réactions sensorimotrices qui complètent les réflexes lorsque les

perturbations des mouvements excèdent un seuil. Pour simplifier, elles atteignent ici seulement le Noyau Rouge, comme les voies spino-rubrales (Padel et Bourdonnais 1985), mais d'autres voies spino-cérébelleuses atteignent aussi le Cervelet (cf. figure 1 et 9, et l'annexe C). Les bandes intitulées "Cortex Cérébelleux" contiennent les éléments prédictifs notés f^* , g^* ou G^* qui envoient des signaux négatifs (inhibiteurs) aux éléments sommateurs situés à l'intérieur des bandes intitulées "Noyaux Cérébelleux". Les lignes qui vont des éléments sommateurs représentant les interneurons Ia et Ib jusqu'aux éléments sommateurs représentant le Cortex Cérébelleux et les Noyaux Cérébelleux représenteraient des voies spino-cérébelleuses.

En bas de la figure, les éléments sommateurs qui représentent l'Olive Inférieure reçoivent des signaux pré moteurs et des signaux sensoriels traités. Ils calculent les différences entre les positions, les vitesses ou les forces voulues et estimées, et envoient des signaux professeurs au Cervelet, via des voies représentant les fibres grimpantes. Ces signaux dirigent l'apprentissage supervisé qui modifie la somme pondérée dans les prédicteurs, ce qui représenterait la dépression à long terme (Long Term Depression LTD) induite dans les épines dendritiques des cellules de Purkinje, et symbolisée par un petit point ovale, vertical, noir, placé à l'entrée de g^* et de G^* . Pour représenter la connectivité des fibres grimpantes, ces voies atteignent, sur cette figure, non seulement le Cortex Cérébelleux, où un apprentissage supervisé a lieu, mais aussi les Noyaux Cérébelleux où se produit aussi un apprentissage qui n'a cependant pas été simulé dans cette étude.

La figure 7 montre un circuit correspondant à celui présenté sur la figure 5 A, mais doublé pour commander une paire de muscles. Pour chaque muscle i , les différences entre les valeurs voulues et estimées des variables, forces, longueurs et vitesses, sont envoyées à l'élément g_i^{-1} qui calcule une fonction inverse approximée de la fonction biophysique de ce muscle, et sont aussi envoyées à l'élément semblable du muscle antagoniste, mais avec un signe opposé. Ceci est destiné à schématiser l'inhibition réciproque dans les voies sensorimotrices à tous les niveaux, y compris la Moelle où les signaux qui excitent les motoneurones d'un muscle inhibent ceux du muscle antagoniste.

Le circuit montré sur la figure 8 assemble le circuit sensoriel de la figure 6 et le circuit moteur de la figure 7. Il assure donc simultanément la commande et le contrôle d'un segment de membre mû par deux muscles. Des échanges d'information sont assurés dans les voies réflexes par l'inhibition réciproque : des signaux d'erreur calculés par des interneurons Ia et Ib sont envoyés positivement au sous-circuit pré moteur qui commande un muscle et négativement à celui qui commande le muscle antagoniste (dans un réseau biologique, le signal serait transmis par un interneurone inhibiteur intermédiaire). C'est ce circuit qui a été utilisé pour les expériences décrites ci-dessous.

Dans ce circuit, comme dans les voies physiologiques, les effets des perturbations peuvent être réduits par trois mécanismes hiérarchiquement organisés, et séquentiellement mis en jeu lorsque des seuils successifs de plus en plus élevés sont franchis :

- réponses élastiques des muscles, en cas de très petites perturbations;
- réflexes stabilisants, via les voies médullaires, en cas de petites perturbations;
- réactions sensori-motrices stabilisantes, via le Noyau Rouge et le Cervelet, en cas de grandes perturbations.

En outre, en cas de perturbation plus importante, une autre réaction d'urgence, non modélisée ici, est mise en jeu via l'Olive Inférieure puis le Cervelet. En effet, les neurones de l'Olive Inférieure calculent les différences entre les valeurs voulues et estimées de la force et de la longueur, et, si ces différences dépassent un seuil, envoient des signaux correctifs au Cervelet. Enfin, de très grandes perturbations déclenchent une reprogrammation des mouvements, qui n'est pas décrite ici.

Les diverses voies des réflexes et des réactions sensorimotrices sont montrées sur la figure 9, et leurs fonctions de transfert sont calculées dans l'annexe C. En pratique, lors des expérimentations, les seuils de déclenchement étaient proches, les mouvements du robot très simples, et les perturbations assez petites.

Les effets des diverses voies de régulation n'étaient donc pas très différents. Les performances réalisable au moyen de cette organisation hiérarchique devraient donc être éprouvées au cours de mouvements plus complexes effectués par un robot composé de plusieurs segments articulés.

Ce schéma de régulation pourrait être encore perfectionné. Par exemple, les dynamiques des réactions sensorimotrices aux perturbations pourraient être variées selon le mouvement. Si, par exemple, sur la figure 9, les symboles ev_k et ef_k ne notaient pas de simples poids mais des fonctions d'entrée dans un réseau dynamique, alors les signaux codant des erreurs de mouvements pourraient être modifiés dans le Cortex Cérébelleux, et déclencheraient des réactions sensorimotrices adaptées au mouvement en cours (Chapeau-Blondeau et Chauvet 1991).

2.4 Apprentissage

2.4.1 Apprentissage supervisé

2.4.1.1 Sites d'apprentissage

Pour piloter des mouvements précisément, le réglage du circuit doit être accordé aux caractéristiques mécaniques des muscles et du membre. Les ANNs prédictifs supposés représenter le Cortex Cérébelleux sont donc censés apprendre, sous la supervision des signaux professeurs, à prévoir les valeurs des variables résultant des ordres pré moteurs. Les ANNs prédictifs noté G_i^* devraient apprendre des modèles internes de la biomécanique des segments du membre, et prévoir les vitesses résultant des forces musculaires. Ils devraient ainsi contribuer au calcul des forces voulues à partir de la vitesse voulue. Les ANNs prédictifs noté g_i^* devraient apprendre des modèles internes de la biomécanique des muscles, et prévoir les forces musculaires résultant des ordres moteurs. Ils contribueraient ainsi au calcul des ordres moteurs à partir des forces voulues.

L'apprentissage supervisé dans le Cervelet a surtout été étudié dans les voies vestibulo-oculaires et optocinétiques, où des expérimentations ont montré l'existence de deux sites d'apprentissage permettant la plasticité fonctionnelle dans des neurones post-synaptiques. Un apprentissage se produit dans les synapses entre les fibres parallèles et les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje (Ito 1974, 1984; Fujita 1982; Ekerot et Kano 1985; Schweighofer et coll. 1996, a, b), et c'est le seul modélisé ici, par des changements des poids synaptiques adaptatifs situés dans les ANNs. L'autre apprentissage se produit dans les synapses entre les fibres moussues et les neurones des Noyaux Cérébelleux (Lisberger et Pavelko 1988; Lisberger et Sejnowski 1992), et il n'a pas été modélisé ici.

2.4.1.2 Signaux professeurs

Les signaux professeurs représentent l'activité de fibres grimpantes issues de l'Olive Inférieure (Marr 1969; Albus 1971). Sur la figure 3, pour illustrer le principe du calcul, des valeurs des variables voulues et réelles sont comparées, et leurs différences employées pour calculer le signal professeur. Plus réalistement, comme montré sur les figures 6 et 8, des signaux professeurs sont calculés à partir de signaux d'erreur formés par les différences entre les valeurs voulues et estimées des variables des mouvements (Simpson et Alley 1974; Oscarsson 1979, 1980; Ito 1984; Gellman et coll. 1985; Gluck et coll. 1990; Houk et coll. 1990; Ojakangas et Ebner 1992, 1994). Puisque trois variables sont mesurées, la force, la position et la vitesse, trois signaux d'erreur sont calculés, et les diverses manières de les combiner définissent divers signaux professeurs possibles, pour diriger l'apprentissage dans le circuit qui calcule G^{-1} et dans le circuit qui calcule g^{-1} . Une possibilité est d'employer un signal d'erreur pour diriger l'apprentissage de G^{-1} et un autre pour diriger l'apprentissage de g^{-1} . Diverses possibilités de combiner les signaux d'erreur pour calculer des signaux professeurs ont été essayées, et toutes ont permis d'apprendre à effectuer précisément des mouvements simples (figure 12).

Un signal professeur a été envoyé chaque fois que la différence entre les positions angulaires voulues et estimées a excédé un seuil de 1 degré (égal à la sensibilité du potentiomètre angulaire), ou bien que la différence entre les vitesses angulaires voulues et estimées a excédé 5 °/s. De même, un signal professeur a été envoyé chaque fois que la différence entre les forces voulues et estimées a excédé un seuil de 100 grammes. Le signal professeur était une impulsion carrée qui durait 20 ms et dont l'amplitude était proportionnelle à la différence. Les potentiels d'action complexes n'ont pas été modélisés.

Diverses conditions d'apprentissage ont été étudiées :

1/ Les valeurs voulues et réelles des positions angulaires et des forces étaient comparées à la fin de chaque mouvement, comme pendant les saccades (cf. Eskiizmirliler et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003). Dans ce cas, la précision du mouvement était de 3 à 5 degrés.

2/ Les positions angulaires, les vitesses et les forces voulues et estimées étaient comparées continûment pendant le mouvement, les seuils de déclenchement du signal professeur étant égaux à zéro. Cette condition simule la commande des mouvements lents en boucle fermée, au moyen d'une rétroaction somato-sensorielle. La précision du mouvement était presque parfaite, puisque les décours temporels des mouvements voulus et réels ne pouvaient pas être distingués.

3/ Les positions angulaires, les vitesses et les forces voulues et estimées étaient comparées pendant le mouvement, et les seuils de déclenchement du signal professeur étaient différents de zéro. Cette condition simule une commande continue des mouvements, mais un contrôle intermittent, en boucle fermée, au moyen d'un échantillonnage temporel des erreurs, comme c'est le cas lorsque des tâches motrices sont apprises pendant les mouvements lents. Après apprentissage, la précision des mouvements rapides commandés en boucle ouverte a atteint 1 degré. C'est ce cas qui est examiné dans la suite de cet article.

2.4.1.3 Eligibilité

Lors de mouvements rapides, saccadiques, puisque la position finale, et donc la précision de mouvement, ne peuvent être mesurées qu'après la fin du mouvement, une éligibilité est classiquement calculée, pour chaque synapse adaptative, comme une trace mémorielle de l'activité de chaque neurone formel pendant le mouvement, trace qui s'efface progressivement au cours du temps (Klopf 1974; Sutton et Barto 1990). Les poids synaptiques sont modifiés selon des règles d'apprentissage qui dépendent des corrélations temporelles du signal d'apprentissage et des éligibilités. Des filtres passe-bas du second ordre représentent le mécanisme intime de l'éligibilité, en décrivant la cinétique de l'interaction de deux molécules dans le cytoplasme des neurones post-synaptiques (Schweighofer et coll. 1996, a, b; Kettner et coll. 1997). Mais pour des modèles de réseaux de neurones, des filtres passe-bas du premier ordre suffisent à mémoriser des activités neuronales, tout en simplifiant les simulations. Ici, comme dans des articles précédents (Eskiizmirliler et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003), l'éligibilité a été calculée par la relation :

$$\tau_l \cdot (dElw_i / dt) + Elw_i(t) = w_i \cdot x_i(t)$$

où $Elw_i(t)$ est l'éligibilité de la i -ème synapse, w_i est le poids synaptique, et $x_i(t)$ est le message afférent.

Dans le cas 1/ ci-dessus, la constante de temps était égale à 1 seconde; dans le cas 3/, le seul détaillé ci-dessous, elle était de 100 ms.

2.4.1.4 Règles d'apprentissage

Les règles d'apprentissage, exprimées par les équations (B 57) à (B 60) de l'annexe B, résultent d'un calcul différentiel sur le circuit montré sur la figure 3B. Une méthode classique de descente de gradient permet de réduire la somme des carrés des erreurs sur chaque variable du mouvement (la position, la vitesse ou la force), en induisant un changement de chaque poids proportionnel au produit de l'erreur réelle par le gradient d'erreur, c.-à-d. par la dérivée partielle de la variable par rapport à ce poids. Les règles obtenues sont remarquablement en accord avec la Dépression à Long Terme observée dans les dendrites des cellules de Purkinje (LTD, Ekerot et Kano 1985).

2.4.1.5 Apprentissage dans les Noyaux Cérébelleux

Dans une étude précédente (Ebadzadeh et Darlot 2003), un apprentissage supervisé dans les Noyaux Cérébelleux a été simulé, et s'est révélé moins important que l'apprentissage dans le Cortex cérébelleux. C'est pourquoi cet apprentissage n'a pas été modélisé dans le circuit étudié ici, mais il pourrait néanmoins être utile pour apprendre à effectuer des mouvements progressifs, sans à-coup et donc énergétiquement économiques de l'extrémité d'un membre articulé.

2.4.2 Apprentissage local et codage clairsemé dans le Cortex Cérébelleux

Les fibres moussues et les axones des cellules de Golgi apportent des messages aux dendrites des cellules granulaires, dans les glomérules. L'apprentissage local dans la membrane post-synaptique de ces dendrites, est supposé permettre le recodage des signaux afférents amenés par les fibres moussues. Le codage dans les cellules granulaires serait "clairsemé", ce qui permettrait une discrimination fine, au niveau des arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, entre des ensembles semblables de signaux sensoriels et moteurs (Marr 1969; Albus 1971; Coenen et coll. 2001; Schweighofer et coll. 2001). Les signaux amenés par les fibres parallèles aux cellules de Purkinje seraient ainsi aussi indépendants que possible, et codés à basse fréquence, ce qui faciliterait l'identification par les cellules de Purkinje de diverses configurations de signaux afférents. Par conséquent, un site d'apprentissage local a été supposé à l'entrée de l'ANN, et la règle d'apprentissage a été établie par un calcul de gradient (Annexe A).

3 Expérimentation

3.1 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental, montré sur les figures 10 et 11, est formé d'une tringle tournant autour d'un axe vertical mû par deux muscles pneumatiques de McKibben agissant en opposition. Ces muscles, aussi semblables que possible, tirent chacun sur un bout d'une chaîne engrenée dans un pignon solidaire de l'axe. Les pressions de l'air dans les muscles sont réglées indépendamment par des servo-valves commandées par l'ordinateur, au moyen d'un convertisseur digital/analogique. Ainsi, l'angle duquel la tringle tourne autour de l'axe dépend des forces exercées par les deux muscles, elles-mêmes déterminées par la commande des servo-valves. La longueur totale des deux muscles et de la chaîne a une valeur constante. Puisque la chaîne est engrenée dans le pignon, la position angulaire de la tringle peut être calculée à partir de la longueur totale et de celle d'un seul muscle, et donc le dispositif a un seul degré de liberté géométrique. Mais il a deux degrés de liberté dynamique, puisque les deux forces exercées par les muscles sont indépendantes l'une de l'autre, chacune dépendant de la longueur et de l'élasticité du muscle ainsi que de la pression de l'air dans le muscle.

En position de repos, les deux muscles sont gonflés à la même pression P_0 et ont le même taux de contraction ε_0 (Tondou et Lopez 2000). La tringle tourne d'un angle θ lorsque les deux muscles sont gonflés à différentes pressions et exercent donc des forces différentes. En notant P_1 et F_1 la pression et la force du muscle agoniste, P_2 et F_2 celles du muscle antagoniste, et R le rayon du pignon, le couple T produit par les muscles, et leurs taux de contraction ε_1 et ε_2 , peuvent être calculés par les relations :

$$\begin{cases} T = R \cdot [F_1(\varepsilon_1, P_1) - F_2(\varepsilon_2, P_2)] & \text{avec :} \\ \varepsilon_1 = \varepsilon_0 + R\theta/l_0 & ; \quad \varepsilon_2 = \varepsilon_0 - R\theta/l_0 \end{cases}$$

Les taux de contraction dépendent des ordres moteurs α_1 et α_2 , comme exposé dans l'Annexe D.

Les longueurs réelles des muscles étaient indirectement estimées à partir de la valeur de l'angle de rotation, mesurée par un potentiomètre rotatoire ayant une précision de 1 degré. Les tensions des muscles étaient directement mesurées au moyen de capteurs de force placés à une extrémité de chaque muscle. Pour filtrer le bruit du potentiomètre et des capteurs de force, des filtres passe-bas ayant des constantes de temps de 0,1 seconde ont été placés en série. Ils représentent les fonctions des capteurs, comme montré sur la figure 5 où f_L est le filtre en série avec le potentiomètre, comparable aux fuseaux neuromusculaires, et où f_F représente les filtres placés en série avec les capteurs de force et comparables aux fonctions des organes tendineux de Golgi. Des filtres passe-bas identiques, notés f_L^* et f_F^* , ont été utilisés comme modèles internes de f_L et f_F , et dans les circuits qui calculent respectivement f_L^{-1} et f_F^{-1} .

3.2 Protocole expérimental

3.2.1 Signaux pré-moteur codant la vitesse voulue

Les signaux pré-moteurs codant la vitesse voulue sont supposés issus de centres moteurs, comme les aires motrices du Cortex Cérébral. Ils ont donc été calculés indépendamment et envoyés comme signaux d'entrée au circuit. Les décours temporels de ces signaux étaient asymétriques, modélisés par des courbes de Poisson dont les intégrales temporelles étaient égales aux angles de rotation voulus.

3.2.2 Apprentissage

La phase d'apprentissage consistait à présenter répétitivement un ensemble prédéfini de 10 signaux pré-moteurs (cf. Annexe E pour leurs caractéristiques). Chaque ensemble consistait en 5 mouvements positifs (dans le sens contraire des aiguilles d'une montre, vers la gauche vu du dessus) et de 5 négatifs (dans le sens des aiguilles d'une montre, vers la droite vu du dessus).

Pour simplifier, l'apprentissage n'a eu lieu que dans les circuits pré-moteurs qui calculent G^{-1} et g^{-1} . Aucun apprentissage n'a été effectué dans les circuits sensoriels qui calculent des approximations de f_L^{-1} et f_F^{-1} , et dans lesquels des filtres passe-bas ayant des constantes de temps semblables à celles de f_L et f_F étaient placés comme modèles internes f_L^* et f_F^* .

3.2.3 Mesure de la raideur

La raideur du dispositif expérimental à l'équilibre a été mesurée à diverses positions angulaires, différentes de la position de repos. A chaque position les longueurs des deux muscles différaient, mais à l'équilibre les forces qu'ils exerçaient étaient égales et la tringle était donc immobile. Puis la tringle a été déplacée à la main de cette position d'équilibre, tandis que la position angulaire et les tensions des muscles étaient simultanément mesurées. Les courbes de raideur des articulations ont ensuite été tracées pour quantifier les effets compensateurs des réflexes et des réactions sensorimotrices. Cette expérimentation a été répétée à deux tensions initiales des muscles, déterminées par deux pressions initiales, et pour diverses valeurs des gains des réflexes et des réactions sensorimotrices.

4 Résultats

4.1 Apprentissage et résistance au bruit

Le poids v_{gij} et v_{Gij} ont été ajustés par un apprentissage supervisé représentant celui qui a lieu dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, et les poids p_{ijk} de g^* et de G^* ont été ajustés par un apprentissage local représentant celui qui a lieu dans les glomérules. Aucun apprentissage n'a eu lieu aux sites du circuit représentant les Noyaux Cérébelleux. La précision des mouvements de pointage

commandés en boucle ouverte était de 3 à 5 degrés lorsque l'apprentissage était dirigé par un signal professeur codant seulement les différences entre les positions angulaires finales voulues et réelles, ou les différences entre les forces finales voulues et réelles. La précision a pu être améliorée jusqu'à un degré en ajoutant un signal d'erreur de vitesse utilisé pendant des mouvements lents, en plus des signaux codant les erreurs finales en position et en force. Les décours temporels de plusieurs mouvements sont montrés sur la figure 12 A. Les mouvements voulus et effectués sont représentés respectivement par les lignes foncées et grises, et sont pratiquement indistinguables.

La figure 12 B montre l'évolution de l'erreur de pointage (erreur quadratique moyenne) au cours de l'apprentissage, dans diverses conditions. Sur la rangée du haut, la condition est la même que celle de la figure 12 A. A gauche, les signaux étaient exempts de bruit. A droite, la robustesse du modèle a été éprouvée en ajoutant, à l'entrée des glomérules, du bruit rose d'amplitude égale à 10% de la valeur maximale de la vitesse voulue. Malgré ce bruit, l'apprentissage n'a même pas été ralenti mais la précision des mouvements a été réduite. Sur la rangée du bas, à gauche, le signal professeur dirigeant l'apprentissage de g^* a été calculé à partir des signaux d'erreur sur la vitesse et la position, tandis que le signal professeur dirigeant l'apprentissage de G^* a été calculé à partir des signaux d'erreur sur les forces. La situation contraire est illustrée à droite : le signal professeur dirigeant l'apprentissage de G^* a été calculé à partir des signaux d'erreur sur la vitesse et la position, tandis que celui qui dirigeait l'apprentissage de g^* a été calculé à partir des signaux d'erreur sur les forces. Ces quatre conditions ont permis un apprentissage précis des mouvements de pointage simples, mais l'apprentissage a été plus régulier dans la première.

L'apprentissage local, non-supervisé, dans les glomérules n'a pas été indispensable, et l'apprentissage supervisé a suffi à obtenir un pointage précis, avec ou sans réflexes et réactions sensori-motrices. L'apprentissage global a même été ralenti lorsque l'apprentissage local a été ajouté à l'apprentissage supervisé, et pour que le processus converge il a fallu que le taux d'apprentissage de l'apprentissage local fût plus petit que celui de l'apprentissage supervisé. Mais l'apprentissage local a permis de minimiser les amplitudes des signaux produits par les cellules granulaires. Comme des mouvements se produisaient dans les deux sens, les signaux de commande étaient alternativement positifs et négatifs, de sorte que les poids locaux n'ont pas convergé vers zéro, quoique la règle d'apprentissage fût anti-hebbienne.

4.2 Décours des signaux et intégration temporelle

La figure 13 présente, après apprentissage, les décours temporels de la vitesse et de la position angulaires de la tringle, ainsi que ceux du couple de forces exercé par les muscles, et enfin les décours temporels des signaux en divers noeuds du circuit.

Les décours temporels des signaux P_{G1} et P_{G2} ont varié d'un essai à un autre, et dépendaient donc de l'apprentissage (non illustré). Les signaux P_{g1} , P_{g2} , Q_{g1} et Q_{g2} ont aussi montré une variabilité d'essai à essai. Néanmoins, la rangée du haut montre le décours de la différence $Q_{G1} - Q_{G2}$, semblable après tous les essais et corrélé avec la vitesse angulaire. La rangée du milieu montre les pressions, qui sont directement commandées par les signaux R_{g1} et R_{g2} interprétés comme issus du Noyau Rouge, ainsi que la différence $Q_{g1} - Q_{g2}$. Les décours temporels de ces signaux sont semblables. La comparaison de $Q_{g1} - Q_{g2}$ et $Q_{G1} - Q_{G2}$ prouve qu'une intégration temporelle est effectuée dans la structure bouclée du circuit. La rangée du bas montre la différence $F_1 - F_2$ (qui, multipliée par le rayon du pignon, donne le couple de force causant le mouvement) et la différence $P_{g1} - P_{g2}$ qui, en accord avec la théorie, code le couple prévu. L'effet de l'intégration dans le circuit apparaît clairement lorsque la position angulaire est progressivement augmentée, en plusieurs rotations successives à partir de la position de repos (non illustré). L'équilibre est maintenu à chaque position angulaire, quoique chacun des signaux pré moteurs successifs $\dot{\theta}^D$ code seulement la vitesse voulue du mouvement d'une position à la suivante, mais ni la position angulaire courante ni la position finale voulue.

4.3 Résistance aux perturbations

L'effet des réflexes et des réactions sensorimotrices est illustré sur la figure 14. La rangée du haut montre qu'en l'absence de réflexes, des perturbations des mouvements, produites en tirant brièvement la tringle à la main, causent des écarts entre les positions finales voulue et atteinte. La rangée du bas montre qu'au contraire les réflexes et les réactions sensorimotrices compensent les perturbations : lorsque la tringle est relâchée, elle est ramenée vers la trajectoire voulue par les réflexes et les réactions sensorimotrices, et une seule petite oscillation se produit. La position voulue est ainsi atteinte à la fin du mouvement, malgré la perturbation.

La figure 15, A et B, montre les courbes expérimentales de raideur statique de l'articulation, à diverses positions angulaires d'équilibre, et dans quatre conditions différentes : deux pressions initiales, 2 bars (A) et 2,5 bars (B), et sans réflexes ni réactions sensorimotrices (ligne pointillée) ou avec eux (ligne continue). La pression initiale des muscles fixe la tension initiale. L'intersection de chaque courbe avec l'axe des abscisses indique la position angulaire d'équilibre de la tringle, d'où celle-ci est un peu déplacée à la main. La pente de chaque courbe est proportionnelle à la raideur de l'articulation.

Lorsque les réflexes et les réactions sensorimotrices sont débranchés (ligne pointillée), la raideur est due seulement aux propriétés mécaniques des muscles et augmente avec la pression initiale. Lorsque les réflexes et les réactions sensorimotrices sont actifs (ligne continue), la raideur est plus grande que lorsqu'ils sont débranchés, ne dépend pas de la pression initiale, et peut être fixée à une valeur choisie en ajustant les gains des réflexes et des réactions sensorimotrices.

Dans une condition donnée, les formes des courbes de raideur sont semblables, quelle que soit la position angulaire d'équilibre.

5 Discussion

5.1 Principe de calcul d'une fonction inverse approximée

Les résultats présentés ici prouvent qu'un circuit composé de deux boucles de rétroaction placées en parallèle, l'une positive, simple, et l'autre négative et contenant un prédicteur, peut calculer une fonction inverse approximée, même si la fonction directe est non linéaire (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirliler et coll. 2002). À partir de la vitesse angulaire voulue, ce circuit calcule des ordres moteurs qui produisent les forces nécessaires pour produire le mouvement. Ce calcul équivaut à celui des fonctions inverses approximées de la biomécanique des muscles et de la mécanique du segment mobile. Dans le cas de la rotation d'une simple tringle autour d'un axe vertical perpendiculaire au plan des muscles, le calcul de la cinématique inverse est particulièrement simple, puisqu'il n'est qu'une division par la valeur fixe du rayon du pignon. Mais une opération plus complexe serait nécessaire dans le cas d'un membre composé de plusieurs segments, et plus encore pour des mouvements dans l'espace, puisque même une simple rotation angulaire nécessite en ce cas une coordination temporelle précise des contractions des muscles, du fait de la non-commutativité des rotations (cf. Tweed et Vilis 1990; Tweed 1997).

Calculer des fonctions inverses approximées au moyen d'une structure bouclée est comparable à employer un algorithme d'inversion de matrice pour résoudre un système d'équations. Par exemple, la méthode itérative de Jacobi consiste à résoudre un système $Ax = b$, où A est une matrice et x et b sont des vecteurs, en transformant ce système en un système équivalent $x = Bx + c$, où $B = I - K^{-1}A$ et $c = K^{-1}b$, K^{-1} étant n'importe quelle matrice inversible. Chaque matrice K possible définit une méthode itérative. Sous la forme habituelle de la méthode de Jacobi, la matrice A est décomposée en deux matrices triangulaires et une matrice diagonale qui est choisie comme matrice K .

La préparation des ordres moteurs pose un problème semblable, l'équation $Ax = b$ étant remplacée par $H\alpha = \theta^D$ (cf. figure 1 A). Dans la méthode de calcul proposée ici, la matrice identité est choisie comme matrice K , de sorte que $B = I - A$, ou $B = I - H^*$ selon les notations de la figure 1 B.

Cependant, la fonction du circuit est commander le mouvement instant par instant, et pas de résoudre un système d'équations fixes par un processus itératif. Quoiqu'elles puissent être exprimées instantanément par des matrices, les fonctions biomécaniques changent au cours du temps, de sorte que la matrice H^* n'est pas constante et que des éléments prédictifs sont nécessaires.

Néanmoins, une condition de convergence du calcul est suggérée par la comparaison avec la méthode itérative de Jacobi. En effet, une condition nécessaire et suffisante de convergence pour cette méthode est que le module de la plus grande valeur propre de $B^T B$ soit plus petit que un.

Mais en pratique, pour assurer la convergence du processus, la matrice $B = I - A$ est multipliée par un coefficient dont la valeur peut être changée (Linsker 1992). Si la convergence est trop lente, ce coefficient est augmenté, et il est diminué si des oscillations se produisent. Les poids synaptiques dans les Noyaux Cérébelleux sont comparables à ce coefficient, et pourraient évoluer sous l'effet du signal professeur apporté par les fibres grimpantes.

Notamment, de même que chaque matrice K possible définit une méthode itérative, le choix d'une matrice particulière de connectivité pourrait peut-être améliorer la précision de la prévision, ou la vitesse de convergence dans le circuit qui calcule $B = I - K^{-1}H^*$.

5.2 Structure générale du circuit

5.2.1 Organisation modulaire

Dans ce modèle, des sous-circuits distincts calculent indépendamment des fonctions inverses approximées de G et de g_i . Ce modèle diffère en cela de celui utilisé dans les travaux précédents, où des inversions approximées des fonctions composées $G \circ g_i$ étaient calculées, et où les contractions des deux muscles antagonistes étaient coordonnées par un échange d'informations entre les sous-circuits de commande de chacun (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirli et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003). Le traitement des ordres moteurs qui commandent la contraction de chaque muscle tenait ainsi compte non seulement de l'ordre prémoteur codant le mouvement voulu ainsi que de l'état actuel de contraction du muscle, mais aussi de l'état de contraction du muscle antagoniste. Cette organisation était possible parce que les forces voulues ne devaient pas être explicitement calculées. Mais puisque des réflexes issus des organes tendineux de Golgi ont été ajoutés ici pour stabiliser les valeurs des forces, les valeurs prévues des forces doivent être estimées, ce qui nécessite de distinguer des sous-circuits différents qui calculent indépendamment les forces voulues des muscles, et en outre d'autres sous-circuits qui calculent des évaluations des forces réelles. D'autres sous-circuits encore estiment les longueurs et les vitesses réelles d'allongement ou de raccourcissement des muscles. Le circuit présenté sur la figure 8 a ainsi une structure modulaire, chaque module calculant une fonction inverse approximée de la dynamique du membre, ou d'un muscle, ou d'un organe sensoriel. Ces modules, et les parties relatives de l'Olive Inférieure, sont interprétés comme des "Microcircuits Cortico-Nucléaires (CNMC)" cérébelleux (Oscarsson 1979, 1980). Cette organisation modulaire permettant des calculs inverses expliquerait comment le Cervelet agit comme interface entre le monde et le cerveau.

5.2.2 Structure et fonction : inversion et intégration

L'ensemble du circuit ajuste les contractions ou les relaxations phasiques des muscles antagonistes pendant les mouvements rapides, et fixe les contractions toniques qui maintiennent la position après les

mouvements. Ainsi l'inversion et l'intégration sont effectuées simultanément dans les circuits bouclés qui contiennent des modèles internes directs des fonctions biomécaniques. En fait les ANNs n'apprennent pas des modèles analytiques reproduisant les lois de la mécanique, mais des modèles comportementaux et des « chemins prédictifs », sous la gouverne de signaux professeurs calculés à partir des erreurs de mouvement mesurées pendant et après les mouvements. Comme prévu, les sorties des éléments prédictifs sont corrélées avec les variables dynamiques des mouvements, mais l'apprentissage est distribué sur le circuit entier, de sorte que localement les signaux peuvent changer d'un essai d'apprentissage à l'autre.

5.3 Connectivité de l'ANN

La difficulté théorique de commander les mouvements des membres vient de ce que les fonctions biomécaniques ne sont pas linéaires, et que les forces et les longueurs des muscles ne sont pas des variables indépendantes. Mais le fait qu'au moins une paire de muscles antagonistes soit nécessaire pour mouvoir un segment de corps pourrait réduire cette difficulté. En effet, dans le cas particulier des mouvements de l'oeil, plusieurs termes non linéaires apparaissent dans les équations qui décrivent les fonctions des motoneurons et des muscles, mais ils s'annulent deux par deux ou sont négligeables par rapport aux termes linéaires (Ebadzadeh et Darlot 2003).

Dans le modèle présenté ici, la connectivité de l'ANN reproduit les principales caractéristiques du Cortex Cérébelleux, mais, comme dans tous les modèles du Cervelet, les rapports des divers types de cellules ne sont pas respectés (Marr 1969; Albus 1971; Coenen et coll. 2001; Schweighofer et coll. 2001). En outre, les cellules étoilées et les cellules à panier ne sont pas représentées, et par conséquent l'inhibition latérale qu'elles exercent sur les cellules de Purkinje n'est pas modélisée, puisque l'organisation spatiale du Cortex Cérébelleux n'est pas nécessaire pour commander des mouvements aussi simples que des rotations d'un seul segment autour d'un axe vertical. Par conséquent, le circuit est trop simple pour être doué de propriétés dynamiques et pour apprendre des séquences temporelles de signaux, contrairement à quelques modèles précédemment publiés (Chapeau-Blondeau et Chauvet 1991; Chauvet 1995).

Selon des expériences chez des rats anesthésiés, les cellules de Golgi détermineraient les instants d'émission des potentiels d'action des neurones granulaires (Vos et coll. 1999, 2000; De Schutter et Maex 1996; De Schutter et coll. 2000). Ces cellules influeraient ainsi sur les combinaisons des signaux afférents des fibres moussues, et sur leur recodage dans les signaux des cellules granulaires. Dans une étude théorique, l'inhibition exercée par les cellules de Golgi sur les cellules granulaires a été modélisée par une entrée négative constante, qui élève le seuil d'activation des cellules granulaires de sorte que le signal apporté par une seule fibre moussue ne suffise pas à faire dépasser ce seuil (Gabbiani et coll. 1994). Les signaux de plusieurs fibres moussues devaient arriver presque simultanément pour que leur somme dépasse le seuil d'activation de la cellule granulaire.

Expérimentalement, les cellules de Purkinje répondent avec de longues constantes de temps à des stimulations électriques (Eccles et coll. 1967), et, en tranches, les cellules granulaires répondent aux stimulations jusqu'à de hautes fréquences, de sorte que leurs constantes de temps sont vraisemblablement courtes (Gabbiani et coll. 1994; D'Angelo et coll. 1995; Brickley et coll. 1996; D'Angelo et coll. 1998).

Les cellules granulaires sont classiquement modélisées ici par des filtres passe-bas ayant des constantes de temps courtes (5-10 ms), et les cellules de Golgi et de Purkinje comme des filtres passe-bas ayant des constantes de temps égales à 10 ms (Fujita 1982). Ces valeurs sont compatibles avec les connaissances actuelles sur les caractéristiques dynamiques de ces neurones. Un simple seuil de sortie détermine l'activation des cellules.

5.4 Apprentissage

5.4.1 Apprentissage supervisé

Des règles d'apprentissage ont été déduites d'un calcul différentiel qui exprime classiquement une règle de gradient (cf. Annexe B). Notamment, les règles d'apprentissage calculées pour les poids v_{gj} et v_{Gj} expriment la Dépression à Long Terme (LTD) des efficacités post-synaptiques dans les épines dendritiques des cellules de Purkinje. Néanmoins, les valeurs des taux d'apprentissage aux divers sites d'apprentissage n'ont pas été calculées mais déterminées empiriquement. Pour apprendre une tâche aussi simple que tourner un seul segment mobile autour d'un axe vertical, un filtre passe-bas du premier ordre a suffi à calculer l'éligibilité. Néanmoins, un filtre passe-bas du second ordre pourrait aider à apprendre des tâches complexes nécessitant une synchronisation précise, puisqu'un tel filtre introduit un retard entre le moment d'activité maximale des fibres parallèles qui participent à la préparation de la tâche, et le moment de sensibilité maximale des synapses au signal professeur qui dirige la mise à jour (Schweighofer et coll. 1996, a, b; Fagg et coll. 1997; Schweighofer et coll. 1998, a, b). Ce retard pourrait s'ajuster au retard de transmission et de traitement dans les voies sensorielles.

Des expérimentations physiologiques ont montré l'existence d'au moins deux sites d'apprentissage supervisé dans le Cervelet : le site bien documenté des synapses entre les fibres parallèles et les épines dendritiques des cellules de Purkinje (Ito 1974, 1984; Fujita 1982; Ekerot et Kano 1985; Schweighofer et coll. 1996, a, b) et un autre site, dans les synapses entre les fibres moussues et les neurones des Noyaux Cérébelleux (Lisberger 1988; Lisberger et Pavelko 1988; Lisberger et Sejnowski 1992). La possibilité d'une plasticité fonctionnelle dans ce deuxième site est corroborée par la projection des fibres grimpanes aux Noyaux Cérébelleux, par l'observation in vivo d'une Potentiation à Long Terme (LTP, Racine 1986), et, dans des tranches de Cervelet de rats, par l'augmentation du nombre de potentiels d'action provoqués dans des neurones nucléaires par une impulsion dépolarisante, qui révèle une augmentation de l'excitabilité de la membrane (Aizenman et Linden 2000). Cette plasticité fonctionnelle n'a néanmoins pas été modélisée ici, puisque dans des études précédentes elle n'a pas paru indispensable pour effectuer des mouvements simples (Eskizmirli et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003).

Lorsque le signal professeur qui dirigeait l'apprentissage codait seulement les différences entre les positions angulaires voulues et réelles, ainsi que les forces finales voulues et réelles, mesurées à la fin de chaque mouvement, les mouvements de pointage commandés en boucle ouverte étaient moins précis que lors des simulations ou des expérimentations précédentes (Eskizmirli et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003). Cette imprécision est vraisemblablement due au fait que les caractéristiques des capteurs sensoriels ne sont pas exactement estimées, puisque l'apprentissage ne se produit que dans les voies motrices et pas dans les voies sensorielles. Mais la précision a pu être améliorée jusqu'à un degré (la précision de mesure du potentiomètre) en effectuant des mouvements à vitesse réduite et en utilisant un signal d'erreur de vitesse pendant ces mouvements, en plus des signaux codant les erreurs finales en position et en force. Après un tel apprentissage, les mouvements en boucle ouverte étaient précis, en accord avec la possibilité, observée chez l'Homme, d'apprendre des mouvements précis en les effectuant d'abord à vitesse réduite et sous contrôle sensoriel, et de les effectuer ensuite à grande vitesse.

5.4.2 Codage clairsemé résultant d'un apprentissage local

Le circuit récurrent, constitué par les fibres moussues, les cellules granulaires et les cellules de Golgi, est réglé par un apprentissage non-supervisé, localisé dans les dendrites des cellules granulaires (Marr 1969; Albus 1971; Kettner et coll. 1997; Coenen et coll. 2001; Schweighofer et coll. 2001). Expérimentalement, des enregistrements dans les dendrites des cellules granulaires ont montré l'occurrence de LTP après une stimulation à haute fréquence des fibres moussues, appariée à une dépolarisation de la membrane des

cellules granulaires (D'Angelo et coll. 1999; Armano et coll. 2000). Fonctionnellement, des modèles théoriques fondés sur la théorie de l'information ont montré que des apprentissages locaux dans des circuits récurrents permettent de recoder les signaux afférents de sorte que l'information soit bien transmise aux signaux efférents, qui sont alors codés à bas taux d'activité et peu corrélés entre eux, tandis que le bruit est filtré (Földiak 1990; Linsker 1992; Plumbley 1993; Jonker et coll. 1998; Schweighofer et coll. 2001). Ainsi, dans le modèle de Schweighofer et coll. (2001), les synapses excitatrices des fibres moussues sur les cellules granulaires ont des règles d'apprentissage local hebbiennes, les synapses inhibitrices des cellules de Golgi ont des règles d'apprentissage local anti-hebbiennes, et le seuil d'activation des cellules granulaires est adaptatif. Ces règles assurent le recodage des signaux apportés par les fibres moussues en signaux de bas niveau élaborés dans les cellules granulaires et transmis par les fibres parallèles aux cellules de Purkinje. La redondance entre les signaux des fibres parallèles est réduite et la résolution du code clairsemé augmentée, ce qui faciliterait la reconnaissance de configurations de signaux dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje.

Dans d'autres modèles, le signal inhibiteur apporté par les cellules de Golgi aux cellules granulaires dirige un apprentissage anti-hebbien, qui réduit progressivement les poids synaptiques des signaux d'entrée corrélés avec l'activité post-synaptique, et guide ainsi le choix de signaux d'entrée excitatoires corrélés au signal inhibiteur (Uttley 1979; Chauvet 1986; Chapeau-Blondeau-Blondeau et Chauvet 1991). Bien entendu, un rôle des cellules de Golgi dans l'apprentissage n'est pas incompatible avec une fonction dans le traitement des signaux : la boucle via le granule et la cellule de Golgi a sa dynamique propre, et peut agir comme filtre ou comme compensateur de phase (Fujita 1982).

Dans des circonstances expérimentales particulières, lorsque l'inhibition exercée sur les cellules granulaires par les cellules de Golgi diminue, de nombreuses cellules granulaires peuvent s'activer simultanément et cycliquement, de sorte que les cellules de Golgi pourraient synchroniser l'activation des cellules granulaires (Vos et coll. 1999; De Schutter et Bjaalie 2001). Dans le modèle présenté ici, peu de signaux d'entrée ont été envoyés aux ANNs, et la capacité de calcul disponible n'a permis de modéliser que peu de cellules granulaires. Ces limitations ont aussi empêché d'utiliser une règle d'apprentissage hebbienne au niveau des synapses excitatoires des fibres moussues et des cellules granulaires, et d'augmenter en même temps le seuil d'activation, comme proposé par Schweighofer et coll. (2001). Au lieu de cela, une simple règle de gradient a été calculée pour l'apprentissage local (Annexe A), afin de minimiser les activités des cellules granulaires, donc l'amplitude du signal transmis par chaque fibre parallèle. Mais cette règle ne maximise pas la transmission des informations afférentes (apportées par les fibres moussues) aux signaux efférents (émis par les cellules granulaires et transmis par les fibres parallèles), ni ne minimise la corrélation entre ces signaux efférents. La règle d'apprentissage calculée était anti-hebbienne au niveau des synapses inhibitoires de la cellule de Golgi sur les cellules granulaires, ce qui est vraisemblable, mais la règle au niveau des synapses excitatoires des fibres moussues sur les cellules granulaire était aussi anti-hebbienne au lieu d'être hebbienne, ce qui est peu réaliste. Ainsi, le codage clairsemé dans le circuit récurrent, via les cellules de Golgi et les cellules granulaires, n'a été modélisé que schématiquement.

Mais puisque l'apprentissage local dans les glomérules ne s'est pas révélé indispensable, une règle d'apprentissage simple a suffi à régler le modèle. Néanmoins, pour piloter un bras articulé composé de plusieurs segments ayant chacun une inertie variable, chacun mû par plusieurs muscles, et, de plus, exerçant tous des forces les uns sur les autres, des signaux codant ces forces devraient atteindre chacun des éléments prédictifs, et le codage clairsemé pourrait se révéler crucial pour traiter efficacement ces divers signaux.

5.5 Interprétation anatomique

5.5.1 Cervelet

Dans le modèle présenté ici, des modules cérébelleux calculent G^{-1} et g^{-1} , et par conséquent les activités des cellules de Purkinje codent des vitesses ou des forces prévues, en accord avec l'observation que des activités neuronales dans le Cervelet, tant dans le Cortex Cérébelleux que dans le Noyau Interposé, soient corrélées avec les vitesses des mouvements, ou avec des forces ou des couple exercés par des muscles (cf. pour des revues et références : Keifer et Houk 1994; Ebner 1998). Puisque le Cervelet participe à des circuits de rétroaction (via le Noyau Rouge et des noyaux pré-cérébelleux), il n'est pas surprenant que les activités neuronales ne varient pas à l'opposé dans le Cortex et les Noyaux Cérébelleux, mais soient au contraire semblables dans ces deux régions du Cervelet, malgré l'inhibition directe exercée par les cellules de Purkinje sur les neurones des Noyaux Cérébelleux (Millers et coll. 2002). La connectivité neuronale du circuit bouclé, déduite ici de contraintes fonctionnelles, explique très simplement cette observation.

5.5.2 Noyau Rouge

L'identification proposée d'éléments sommateurs particuliers du circuit à des groupes de neurones de la partie magno-cellulaire du Noyau Rouge, est fondée sur la similitude de leur câblage et de la connectivité afférente et efférente de ce noyau (cf. revues par Padel 1993; Keifer et Houk 1994). En effet, le Noyau Rouge reçoit trois types d'afférences principaux : afférences descendantes des Noyaux Cérébelleux et du Cortex Cérébral moteur, et afférences ascendantes de la Moelle. L'afférence cérébelleuse est issue du Noyau Interposé contralatéral (des Noyaux Globulaire et Embolliforme chez les Primates). L'afférence cérébrale est issue de l'Aire 4 ipsilatérale, qui contient une carte motrice des membres, mais pas de l'Aire 6 qui commande la motricité axiale. Cette voie est non seulement constituée de ramifications collatérales des axones pyramidaux cortico-spinaux, mais aussi de projections cortico-rubrales spéciales. Les afférences médullaires directes sont des collatérales des fibres spino-thalamiques ascendantes issues des récepteurs tactiles et nociceptifs, mais ces voies ne sont pas modélisées ici. Des afférences médullaires indirectes sont issues des voies de la colonne dorsale et du lemnisque médian. Les messages issus des récepteurs fusoriaux et tendineux n'atteignent pas le Noyau Rouge directement, mais indirectement par l'intermédiaire des voies polysynaptiques qui traitent l'information afférente, ce qui est compatible avec le circuit présenté ici. En retour, le Noyau Rouge projette contralatralement vers les noyaux moteurs qui commandent la musculature du visage et des membres. Les projections nombreuses vers la Moelle parviennent aux cornes dorsales et ventrales, et atteignent ainsi les interneurones des arcs réflexes, les interneurones qui relaient les ordres moteurs descendants aux motoneurones, et les motoneurones eux-mêmes. Le Noyau Rouge projette aussi aux noyaux pré-cérébelleux (par exemple au Noyau Réticulaire Latéral (LRN), au noyau Reticularis Tegmenti Pontis (NRTP)), directement au Cervelet lui-même (au Noyau Interposé et au Cortex Cérébelleux), et à l'Olive Inférieure contralatérale par des axones inhibiteurs. Enfin, il projette aussi au Noyau Ventrolatéral du Thalamus, qui envoie des messages au Cortex Cérébral, mais ceci est hors du champ du présent modèle.

Ainsi, un trait structurel en faveur de l'interprétation proposée est que le câblage du circuit correspond à la connectivité des voies sensorimotrices. Le Noyau Rouge est aussi le centre de réactions sensorimotrices, ce que représentent ici les voies de rétroaction issues des éléments sommateurs qui figurent les interneurones Ia et Ib (fig. 6 et 8).

Fonctionnellement, les activités de divers types de neurones du Noyau Rouge sont corrélées avec les forces des muscles des membres ou avec des variables cinématiques des membres (Martin et Ghez 1991 ; revue détaillée, citant maintes références, par Keifer et Houk 1994), et selon le modèle proposé ici, ces diverses activités caractériseraient des projections rubro-spinales distinctes, qui activeraient des interneurones et des motoneurones. Chez les singes, pendant deux tâches de mouvement du bras, une tâche de suivi de cible et une tâche de prise de nourriture, la dynamique des neurones du Noyau Rouge ressemble à celle

des EMGs des muscles du bras (Miller et Sinkjaer 1998), et les retards sont comparables aux délais de transmission entre le Noyau Rouge et les motoneurones. Et pendant une tâche de saisie, les activités des neurones du Noyau Rouge sont corrélées avec la mise en forme de la main et la coordination des segments articulés du membre, plutôt qu'avec la saisie (Van Kan et McCurdy 2001, 2002a, 2002b). Dans l'organisation motrice particulière aux Primates, saisie et manipulation sont surtout assurées par le Cortex Cérébral, qui prépare les ordres moteurs en échangeant des signaux avec le Cervelet, via les voies cérébello-rubrales et la partie parvo-cellulaire du Noyau Rouge. Le modèle proposé ici est, bien entendu, trop simple pour expliquer la préparation de gestes aussi complexes que la saisie, mais il s'applique à la préparation des ordres moteurs des mouvements d'approche.

5.5.3 Olive Inférieure

Dans ce modèle, les signaux qui codent les mouvements voulus et accomplis sont comparés dans l'Olive Inférieure. Des signaux prémoteurs y parviennent en effet via les projections du Collicule supérieur sur l'Olive Inférieure (Frankfurter et coll. 1976; Harting 1977; Weber et Harting 1978; Dean et coll. 1994), qui projette à son tour au Noyau Fastigial (Frankfurter et coll. 1977; Weber et Harting 1978; Yamada et Noda 1987). L'Olive Inférieure code l'erreur motrice (Simpson et Alley 1974; Optican 1982; Hess et coll. 1988; Strata et coll. 1989; Tempia et coll. 1989; Kettner et coll. 1997), et, chez des animaux entraînés, des cellules de l'Olive Inférieure répondent à des stimulus proprioceptifs passifs mais ne sont pas activées lorsque des stimulus semblables résultent de mouvements actifs, de sorte que ces cellules fonctionnent comme des détecteurs d'événements répondant aux stimulus inattendus (Gellman et coll., 1983, 1985; Horn et coll. 1996). Ainsi l'Olive Inférieure détecte, à court terme, les imprécisions des mouvements, et, à long terme, les mauvais réglages des circuits de commande. Elle envoie, par les fibres grimpantes, des signaux qui corrigent les mouvements en cours, mettent à jour la fonction du Cortex et des Noyaux Cérébelleux, dirigent l'apprentissage et règlent les gains des réactions sensorimotrices.

5.5.4 Moelle

Quoique modéliser les circuits neuronaux de la Moelle n'ait pas été le but de cette étude, une connectivité apparaît dans la partie immédiatement prémotrice du circuit, dans la bande verticale nommée "Moelle" sur les figures 6 et 8, et elle est comparable à celle des réseaux neuronaux médullaires. Un trait discutable du modèle actuel est néanmoins la différence entre les innervations des motoneurones alpha et gamma. Les cellules de Renshaw n'ont pas été modélisées, puisqu'elles coordonnent vraisemblablement les contractions des diverses fibres du même muscle (Bullock et Grossberg 1992), non distinguées ici.

5.6 Comparaison avec les modèles de point d'équilibre

Pour éviter le calcul de fonctions biomécaniques inverses, l'hypothèse du point d'équilibre postule que tout mouvement actif résulte d'une variation de l'état d'équilibre du système moteur, régie par la différence entre les positions voulue et réelle (et aussi, pendant un mouvement rapide, entre les vitesses voulue et réelle), qui est détectée et envoyée aux motoneurones via des boucles de rétroaction locales. Ce principe d'exploiter les réflexes pour piloter les mouvements actifs était la pierre angulaire du servo-modèle de la "boucle gamma", périmé à présent, dans lequel la position finale voulue était l'unique variable codée par le signal moteur (Merton 1953), et fondait aussi le "modèle alpha" qui négligeait les réflexes (Bizzi et coll. 1982). Dans le "modèle lambda", les muscles, les réflexes et les réactions sensorimotrices, qui se comportent globalement comme un ressort non linéaire, sont considérés comme formant ensemble une boucle stabilisante nommée "réflexe d'étirement" (Feldman 1966a, 1966b). La longueur du muscle au-dessus de laquelle le "réflexe d'étirement" est mis en action, nommée "seuil du réflexe d'étirement", est notée λ et considérée comme la variable indépendante que le Système Nerveux Central commande.

L'activité des motoneurones, et donc la contraction du muscle, seraient proportionnelles à la différence entre la longueur courante et ce seuil. Ainsi, pendant les mouvements, les activités phasiques des motoneurones et les bouffées d'activité sur les électro-myogrammes, ne résulteraient pas de programmes centraux mais de processus dynamiques, déclenchés chaque fois que la position d'un membre ne coïncide pas avec une position d'équilibre, et qui amèneraient le membre à une position stable. De plus, en raison des propriétés élastiques du "réflexe d'étirement", les longueurs des muscles, et ainsi la position finale définie comme "point d'équilibre", dépendraient aussi de la charge externe.

Dans les versions du modèle développées pour décrire la commande des mouvements rapides, une variable μ codant la vitesse voulue complète la variable λ qui code la longueur voulue du muscle (et ainsi la position angulaire de l'articulation), pour former un signal composite de "trajectoire virtuelle" (Feldman 1980a, b; 1986, 1993; Feldman et coll. 1974; Hogan 1984; Latash et Gottlieb 1991a, b, c; Latash 1993). Un semblable signal composite commande le modèle de McIntyre et Bizzi (1993), qui fusionne les modèles "alpha" et "lambda". Puisque l'inertie du membre et la charge externe contribuent aussi à déterminer le mouvement, elles doivent être estimées pour que les variables de commande soient ajustées et permettent d'effectuer un mouvement précis (cf. revues par Feldman 1986 et Latash 1993). Or cette nécessité est contraire au but du modèle, qui est d'éviter la programmation centrale des mouvements. La question qu'il s'agissait d'esquiver se pose donc à nouveau : comment les décours temporels des variables de commande sont-ils calculés ? Ainsi, le problème de la commande motrice est déplacé mais pas résolu, et sa complexité demeure sous la simplicité apparente du modèle lambda. Le modèle présenté ici propose en réponse que le Système Nerveux calcule des fonctions inverses approximées. Il représente l'élasticité physique des muscles, comme le fait le modèle alpha, et l'élasticité fonctionnelle de l'articulation due aux réflexes, comme le fait le modèle lambda. Son entrée primaire, et unique variable de commande indépendante, est un signal dynamique prémoteur, qui est corrélé avec la vitesse voulue sans la coder nécessairement avec précision. Ce signal devrait être calculé à partir d'une carte motrice codant les positions relatives de la cible et des segments du membre, malgré la non-commutativité des rotations, mais cette étape du traitement est situé en amont du modèle, hors de sa portée actuelle. Ainsi, à présent, l'entrée primaire, indépendante, est une variable purement cinématique qui code la vitesse voulue. Au contraire, la force voulue est une variable de commande dépendante, calculée à partir de la vitesse voulue et de l'inertie de la tringle mobile, dont la valeur constante est progressivement apprise et stockée dans les poids synaptiques.

Le signal α , qui commande le mouvement, code donc non seulement la vitesse voulue mais aussi la position voulue et la force voulue (qui est la variable appropriée pour commander un dispositif mécanique), calculées au moyen de modèles internes de la mécanique du membre (comprenant une estimation interne de son inertie) et de la biomécanique des muscles. Un signal codant explicitement la force voulue est aussi envoyé comme copie efférente aux voies sensorimotrices.

Dans le modèle lambda, qui est comportemental, les propriétés intrinsèques des muscles, les boucles courtes des réflexes myotatique et tendineux, et les boucles longues des réactions sensorimotrices, sont toutes fusionnées dans le "réflexe d'étirement" global. Au contraire, le modèle proposé ici distingue les caractéristiques des muscles, les arcs réflexes et les réactions sensorimotrices qui règlent la force, la longueur et la vitesse de contraction. Leurs contributions respectives à la stabilisation des mouvements sont montrées sur la figure 9 et calculées dans l'Annexe C. Les copies d'efférences des longueurs voulues et des vitesses d'allongement ou de raccourcissement des muscles sont envoyées aux fuseaux neuromusculaires par l'intermédiaire des motoneurones gamma. Des copies efférentes des forces voulues sont envoyées aux circuits sensoriels centraux, où elles ne sont pas soustraites des messages sensoriels afférents mais des représentations centrales des forces réelles, calculées à partir des messages sensoriels issus des organes sensoriels de Golgi. Les réflexes et les réactions sensorimotrices sont mis en action chaque fois que les différences entre les valeurs voulues et estimées des variables excèdent des seuils, et déclenchent des mouvements stabilisants proportionnels à ces différences. Puisque la valeur voulue de

chaque variable change à chaque instant pendant les mouvements, et puisqu'une copie efférente codant cette valeur voulue est envoyée aux voies sensorielles, les signaux sensoriels qui résultent des mouvements volontaires n'induisent pas de mouvements compensatoires qui les contrecarreraient. Ainsi, les réflexes stabilisants et les réactions sensorimotrices ne gênent pas les mouvements volontaires, tout en demeurant à chaque instant prêts à être déclenchés (Von Holst et Mittelstaedt 1950). Et puisque les seuils des réflexes et des réactions sensorimotrices sont, à chaque instant, ajustés aux valeurs courantes de la longueur des muscles, de la vitesse ou de la force, les réflexes s'opposent aux perturbations mais n'aident pas les mouvements volontaires, contrairement au principe de base des modèles de point d'équilibre.

En accord avec les résultats expérimentaux et avec le modèle lambda, les courbes de raideur mesurée de l'articulation ont des formes semblables, quelle que soit la position angulaire. Ceci est dû non seulement au fonctionnement simultané des boucles stabilisantes, qui règlent séparément mais en parallèle la longueur, la vitesse et la force de chaque muscle, mais aussi aux copies efférentes des variables de commande, qui assurent que les différences entre les valeurs voulues et perçues des variables dirigent les réactions stabilisantes en toutes circonstances. Pour employer le vocabulaire du modèle lambda, les gains des boucles stabilisantes des réflexes et des réactions sensorimotrices fixent la pente de la "caractéristique invariable", et les copies efférentes fixent le seuil du "réflexe d'étirement" (Feldman 1986).

Dans le modèle proposé ici, comme dans le modèle lambda, la raideur de l'articulation augmente avec la raideur intrinsèque des muscles, qui dépend de leur tension initiale, et avec les gains des réflexes et des réactions sensorimotrices. Dans une condition donnée, les formes des courbes sont remarquablement semblables quelle que soit la position de repos, comme observé expérimentalement chez l'Homme (Feldman 1986; Latash 1993). Lorsque seules de petites perturbations dévient les mouvements des membres, seuls les réflexes sont mis en jeu, la raideur est petite et les articulations restent compliantes. Lorsque les perturbations sont plus grandes, les réactions sensorimotrices sont à leur tour mises en jeu, la raideur augmente et le membre devient plus rigide.

5.7 Comparaison avec d'autres modèles du Cervelet

Beaucoup de modèles du Cervelet ont été déjà proposés et étudiés par des simulations (Marr 1969; Albus 1971; Kornhuber 1971; Pellionisz et Llinas 1979, 1980; Fujita 1982; Melkonian et coll. 1982; Menesguen 1983; Ito 1984; Feer 1987; Kawato et coll. 1987; Ivry et Keele 1989; Miall et coll. 1989; Moore et coll. 1989; Paulin 1989; Keeler 1990; Chapeau-Blondeau-Blondeau et Chauvet 1991; Gomi et Kawato 1992; Kawato et Gomi 1992, a, b; Tyrell et Willshaw 1992; Miall et coll. 1993; Doyen et coll. 1994; Chauvet 1995; Chauvet et Chauvet 1995; Doyen 1995; Houk et coll. 1996; Miall et Wolpert 1996; Schweighofer et coll. 1996, a, b; Lefèvre et coll. 1998; Schweighofer 1998; Schweighofer et coll. 1998, a, b; Wolpert et coll. 1998; Quaia et coll. 1999; Spoelstra et coll. 2000; Anastasio 2001). Dans aucun d'eux, cependant, les voies cérébelleuses n'ont été considérées dans leur ensemble. Dans la plupart le Cortex Cérébelleux seul était décrit (Marr 1969; Albus 1971; Fujita 1982; Melkonian et coll. 1982; Chapeau-Blondeau-Blondeau et Chauvet 1991; Chauvet 1995; Chauvet et Chauvet 1995), soit les Noyaux Cérébelleux étaient inclus mais les voies anatomiques négligées (Schweighofer et coll. 1996, a, b; 1998, a, b; Lefèvre et coll. 1998; Quaia et coll. 1999; Spoelstra et coll. 2000). Quelques modèles étaient centrés sur une fonction particulière du Cervelet (Ito 1984; Moore et coll. 1989; Paulin 1989; Dean et coll. 1994; Dean 1995; Schweighofer 1998), ou bien une théorie mathématique était projetée artificiellement sur l'organisation physiologique (Pellionisz et Llinas 1979, 1980), ou encore quelques principes généraux étaient affirmés sans que la structure des voies cérébelleuses en fût déduite (Kornhuber 1971; Kawato et coll. 1987; Kawato 1990; Miall et coll. 1989; Keeler 1990; Gomi et Kawato 1992; Kawato et Gomi 1992, a, b; Tyrell et Willshaw 1992; Miall et coll. 1993; Houk et coll. 1996; Miall et Wolpert 1996; Wolpert et coll. 1998).

Dans quelques études théoriques du calcul de fonctions inverses, les signaux moteurs étaient préparés au moyen de deux réseaux de neurones adaptatifs, dont l'un apprenait un modèle de la fonction biomécanique directe, sous la gouverne d'un signal d'erreur, et l'autre apprenait la fonction inverse, sous la gouverne du signal de sortie du premier (Rumelhart et coll. 1986; Kawato et coll. 1987; Jordan et Rumelhart 1992). Deux parties fonctionnellement différentes du Cervelet étaient supposées correspondre à ces deux étapes du traitement, dont l'une devait calculer des fonctions directes et l'autre des fonctions inverses. Mais la connectivité neuronale est identique dans tout le Cortex Cérébelleux, quelle que soit la partie du corps que chaque région du Cervelet contrôle. Aucun indice anatomique ni physiologique ne permet de distinguer des régions spécialisées dans le calcul de fonctions directes ou inverses.

Au contraire, seuls des modèles internes des fonctions directes sont nécessaires selon la théorie proposée ici. La structure des voies cérébelleuses, la fonction générale proposée pour le Cervelet, et l'articulation des voies motrices volontaires avec les réflexes et les réactions sensorimotrices, sont toutes déduites de calculs basés sur des principes mathématiques et physiques.

6 Conclusion

Ce modèle simple des voies cérébelleuses suffit, après apprentissage, pour commander précisément des rotations d'un seul segment autour d'un axe vertical, même lorsque les mouvements sont perturbés par des forces externes. La structure du circuit est déduite du calcul, et est comparable à la connectivité anatomique, et les décours temporels des signaux sont conformes aux activités neuronales.

Cette étude soutient donc la théorie que le Cervelet calcule des fonctions inverses approximées des fonctions biomécaniques, sensorielles et motrices, du corps.

REMERCIEMENTS :

Ce travail a été financé en partie par le programme de recherche du CNRS "Cognition et Traitement de l'Information" dirigé par le Professeur Bernard MAZOYER, et en partie par le programme de recherche "Modélisation et commande de systèmes biologiques", coordonné par le Professeur Daniel CLAUDE, de l'Université Paris-Sud, que les auteurs remercient pour son aide chaleureuse.

Annexe A

Considérons la figure 3B :

$$Gr_j = F_{grj} \cdot (p_{j1} \cdot X_j - p_{j2} \cdot Go) \quad A1$$

$$X_j = (Gr_j / F_{grj} + p_{j2} \cdot Go) / p_{j1} \quad A2$$

$$Go = F_{go} \cdot \sum Gr_i \quad A3$$

Une règle de gradient permet de minimiser les signaux de sortie des cellules granulaires :

$$E = Gr_j^2$$

$$\Delta p_{jk} = -\eta \cdot \partial E / \partial p_{jk} = -\eta \cdot Gr_j \cdot \partial Gr_j / \partial p_{jk} \quad A4$$

En différenciant A1 il vient :

$$\partial Gr_j / \partial p_{jk} = F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk} + p_{j1} \cdot \partial X_j / \partial p_{jk} - p_{j2} \cdot \partial Go / \partial p_{jk})$$

$$\partial X_j / \partial p_{jk} = 0 \quad A5$$

$$\partial Gr_j / \partial p_{jk} = F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk} - p_{j2} \cdot \partial Go / \partial p_{jk}) \quad A6$$

En différenciant A2 et A5 :

$$\partial Go / \partial p_{jk} = F_{go} \cdot \sum (\partial Gr_i / \partial p_{jk}) = F_{go} \cdot \sum (\partial (F_{gri} \cdot (p_{i1} \cdot X_i - p_{i2} \cdot Go)) / \partial p_{jk})$$

$$\partial Go / \partial p_{jk} = F_{go} \cdot \sum (F_{gri} \cdot (X_i \cdot \partial p_{i1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{i2} / \partial p_{jk} + p_{i1} \cdot \partial X_i / \partial p_{jk} - p_{i2} \cdot \partial Go / \partial p_{jk}))$$

$$\partial Go / \partial p_{jk} = F_{go} \cdot F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk}) / (1 + F_{go} \cdot \sum (p_{i2} \cdot F_{gri})) \quad A7$$

En combinant A6 et A7 :

$$\partial Gr_j / \partial p_{jk} = F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk} - p_{j2} \cdot F_{go} \cdot F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk}) / (1 + F_{go} \cdot \sum (p_{i2} \cdot F_{gri})))$$

$$\partial Gr_j / \partial p_{jk} = F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk}) \cdot (1 - p_{j2} \cdot F_{go} \cdot F_{grj} / (1 + F_{go} \cdot \sum (p_{i2} \cdot F_{gri})))$$

$$\partial Gr_j / \partial p_{jk} = F_{grj} \cdot (X_j \cdot \partial p_{j1} / \partial p_{jk} - Go \cdot \partial p_{j2} / \partial p_{jk}) \cdot (1 + F_{go} \cdot \sum_{i \neq j} (p_{i2} \cdot F_{gri})) / (1 + F_{go} \cdot \sum (p_{i2} \cdot F_{gri})) \quad A8$$

Donc :

$$\partial Gr_j / \partial p_{j1} \cong +F_{grj} \cdot X_j \quad A9$$

$$\partial Gr_j / \partial p_{j2} \cong -F_{grj} \cdot Go \quad A10$$

En combinant A4 , A9 et A10 :

$$\Delta p_{j1} = -\eta \cdot Gr_j \cdot X_j \quad A11$$

$$\Delta p_{j2} = +\eta \cdot Gr_j \cdot Go \quad A12$$

Annexe B

Règles d'apprentissage :

Considérons la figure 3B :

$$\theta^A = \theta^{*A} / s = G \cdot F^A / s \quad B1$$

Une forme linéarisée de g peut être exprimée par l'équation (B2) :

$$F^A = a \cdot \alpha + ((B \cdot s + K) / s) \cdot L^{*A} \quad B2$$

$$L^{*A} = -R \cdot \theta^{*A}, \quad b = B / R, \quad c = K / R \quad B3$$

En combinant B2 et B3 :

$$F^A = a \cdot \alpha - ((b \cdot s + c) / s) \cdot \theta^{*A} \quad B4$$

En combinant B1 et B4 :

$$\theta^A = (G / s) \cdot (a \cdot \alpha - (b \cdot s + c) \cdot \theta^{*A}) \quad B5$$

$$\theta^A = a \cdot \alpha / (s / G + b \cdot s + c) \quad B5$$

$$H = a / (s / G + b \cdot s + c) \quad B6$$

En combinant B5 et B6 :

$$\theta^A = H \cdot \alpha \quad B7$$

En utilisant une règle de gradient pour minimiser l'erreur quadratique en position :

$$E = E_\theta^2 = (\theta^A - \theta^D)^2$$

$$\Delta v_{gj} = -\eta \cdot \partial E_\theta^2 / \partial v_{gj} = -\eta \cdot E_\theta \cdot \partial E_\theta / \partial v_{gj} = -\eta \cdot E_\theta \cdot \partial \theta^A / \partial v_{gj} \quad B8$$

$$\Delta v_{Gj} = -\eta \cdot \partial E_\theta^2 / \partial v_{Gj} = -\eta \cdot E_\theta \cdot \partial E_\theta / \partial v_{Gj} = -\eta \cdot E_\theta \cdot \partial \theta^A / \partial v_{Gj} \quad B9$$

En différenciant B7 :

$$\partial \theta^A / \partial v_{gj} = H \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj} \quad B10$$

$$\partial \theta^A / \partial v_{Gj} = H \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} \quad B11$$

En combinant B8 et B10 :

$$\Delta v_{gj} = -\eta \cdot H \cdot E_\theta \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj} \quad B12$$

En combinant B9 et B11 :

$$\Delta v_{Gj} = -\eta \cdot H \cdot E_\theta \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} \quad B13$$

En considérant le modèle de la figure 3B :

$$\alpha = F^D + Q_g \quad B14$$

$$Q_g = \alpha - P_g \quad B15$$

$$P_g = F_{pu} \cdot \sum (v_{gi} \cdot Gr_{gi}) \quad B16$$

En combinant B14, B15 et B16 :

$$F^D = F_{pu} \cdot \sum (v_{gi} \cdot Gr_{gi}) \quad B17$$

En différenciant B17 par rapport à v_{gj} :

$$\sum (Gr_{gi} \cdot \partial v_{gi} / \partial v_{gj} + v_{gi} \cdot \partial Gr_{gi} / \partial v_{gj}) = 0$$

$$Gr_{gj} = -\sum (v_{gi} \cdot \partial Gr_{gi} / \partial v_{gj}) \quad B18$$

En considérant le modèle de la figure 3B :

$$Gr_{gi} = F_{gri} \cdot (p_{gi1} \cdot X_{gi} - p_{gi2} \cdot G_g) \quad B19$$

$$X_{gn} = \alpha \quad B20$$

$$G_{go} = F_{go} \cdot \sum Gr_{gi} \quad B21$$

En différenciant B19 et B20 par rapport à v_{gj} et en remplaçant ces équations dans B18 :

$$\begin{aligned} Gr_{gj} &= -\sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot (p_{gi1} \cdot \partial X_{gi} / \partial v_{gj} - p_{gi2} \cdot \partial G_{go} / \partial v_{gj})) \\ \partial X_{gi} / \partial v_{gj} &= 0, i \neq n \\ \partial X_{gn} / \partial v_{gj} &= \partial \alpha / \partial v_{gj} \\ Gr_{gj} &= -v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj} + \sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot \partial G_{go} / \partial v_{gj}) \end{aligned} \quad B22$$

En différenciant B21 par rapport à v_{gj} :

$$\partial G_{go} / \partial v_{gj} = F_{go} \cdot \sum (\partial Gr_{gi} / \partial v_{gj}) \quad B23$$

En différenciant B19, B20 par rapport à v_{gj} et en remplaçant ces équations dans B23 :

$$\begin{aligned} \partial G_{go} / \partial v_{gj} &= F_{go} \cdot (F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj} - \sum (F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot \partial G_{go} / \partial v_{gj})) \\ \partial G_{go} / \partial v_{gj} &= (F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj}) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2})) \end{aligned} \quad B24$$

En combinant B22 et B24 :

$$\begin{aligned} Gr_{gj} &= -v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj} + \sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{gj}) / \\ & (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2})) \\ Gr_{gj} &= (\sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1}) - v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} - \\ & \sum (v_{gn} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1})) \cdot (\partial \alpha / \partial v_{gj}) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2})) \\ Gr_{gj} &= -[(v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} + \sum ((v_{gn} - v_{gi}) \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1})) / \\ & (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2}))] \cdot (\partial \alpha / \partial v_{gj}) \end{aligned} \quad B25$$

$$\begin{aligned} h_g &= [(v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} + \sum ((v_{gn} - v_{gi}) \cdot \\ & F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1})) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2}))] \end{aligned} \quad B26$$

En combinant B12, B25 et B26 :

$$\Delta v_{gj} = \eta \cdot (H / h_g) \cdot E_\theta \cdot Gr_{gj} \quad B27$$

En considérant le modèle de la figure 3B :

$$F^D = \theta^{*D} + Q_G \quad B28$$

$$Q_G = F^D - P_G \quad B29$$

$$P_G = F_{pu} \cdot \sum (v_{Gi} \cdot Gr_{Gi}) \quad B30$$

En combinant B28, B29 et B30 :

$$\theta^{*D} = F_{pu} \cdot \sum (v_{Gi} \cdot Gr_{Gi}) \quad B31$$

En différenciant B31 par rapport à v_{gj} :

$$\begin{aligned} \sum (Gr_{Gi} \cdot \partial v_{Gi} / \partial v_{Gj} + v_{Gi} \cdot \partial Gr_{Gi} / \partial v_{Gj}) &= 0 \\ Gr_{Gj} &= -\sum (v_{Gi} \cdot \partial Gr_{Gi} / \partial v_{Gj}) \end{aligned} \quad B32$$

En considérant le modèle de la figure 3B :

$$Gr_{Gi} = F_{gri} \cdot (p_{Gi1} \cdot X_{Gi} - p_{Gi2} \cdot G_G) \quad B33$$

$$X_{Gn} = F^D \quad B34$$

$$G_G = F_{go} \cdot \sum Gr_{Gi} \quad B35$$

En différenciant B33 et B34 par rapport à v_{gj} et en remplaçant ces équations dans B32 :

$$\begin{aligned} Gr_{Gj} &= -\sum (v_{Gi} \cdot F_{gri} \cdot (p_{Gi1} \cdot \partial X_{Gi} / \partial v_{Gj} - p_{Gi2} \cdot \partial Go_G / \partial v_{Gj})) \\ \partial X_{Gi} / \partial v_{Gj} &= 0, i \neq n \\ \partial X_{Gn} / \partial v_{Gj} &= \partial F^D / \partial v_{Gj} \\ Gr_{Gj} &= -v_{Gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} \cdot \partial F^D / \partial v_{Gj} + \sum v_{Gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot \partial Go_G / \partial v_{Gj} \end{aligned} \quad B36$$

En différenciant B35 par rapport à v_{gj} :

$$\partial Go_G / \partial v_{Gj} = F_{go} \cdot \sum (\partial Gr_{Gi} / \partial v_{Gj}) \quad B37$$

En différenciant B33 et B34 par rapport à v_{gj} et en remplaçant ces équations dans B37 :

$$\begin{aligned} \partial Go_G / \partial v_{Gj} &= F_{go} \cdot (F_{grn} \cdot p_{Gn1} \cdot \partial F^D / \partial v_{Gj} - \sum (F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot \partial Go_G / \partial v_{Gj})) \\ \partial Go_G / \partial v_{Gj} &= (F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} \cdot \partial F^D / \partial v_{Gj}) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2})) \end{aligned} \quad B38$$

En combinant B36 et B38 :

$$\begin{aligned} Gr_{Gj} &= -v_{Gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} \cdot \partial F^D / \partial v_{Gj} + \\ &\sum ((v_{Gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} \cdot \partial F^D / \partial v_{Gj}) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2}))) \\ Gr_{Gj} &= (\sum (v_{Gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1}) - v_{Gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} - \\ &\sum (v_{Gn} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1})) \cdot (\partial F^D / \partial v_{Gj}) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2})) \\ Gr_{Gj} &= -[(v_{Gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} + \sum ((v_{Gn} - v_{Gi}) \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1})) / \\ &(1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2}))] \cdot (\partial F^D / \partial v_{Gj}) \\ h_G &= [(v_{Gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1} + \sum ((v_{Gn} - v_{Gi}) \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2} \cdot F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{Gn1})) / \\ &(1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{Gi2}))] \\ Gr_{Gj} &= -h_G \cdot \partial F^D / \partial v_{Gj} \end{aligned} \quad B39$$

En différenciant B17 par rapport à v_{gj} :

$$\partial F^D / \partial v_{Gj} = F_{pu} \cdot \sum (v_{gi} \cdot \partial Gr_{gi} / \partial v_{Gj}) \quad B40$$

En différenciant B19 et B20 par rapport à v_{gj} et en remplaçant ces équations dans B40 :

$$\begin{aligned} \partial F^D / \partial v_{Gj} &= F_{pu} \cdot \sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot (p_{gi1} \cdot \partial X_{gi} / \partial v_{Gj} - p_{gi2} \cdot \partial Go_g / \partial v_{Gj})) \\ \partial X_{gi} / \partial v_{Gj} &= 0, i \neq n \\ \partial X_{gn} / \partial v_{Gj} &= \partial \alpha / \partial v_{Gj} \\ \partial F^D / \partial v_{Gj} &= F_{pu} \cdot (v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} - \sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot \partial Go_g / \partial v_{Gj})) \end{aligned} \quad B41$$

En différenciant B21 par rapport à v_{gj} :

$$\partial Go_g / \partial v_{Gj} = F_{go} \cdot \sum (\partial Gr_{gi} / \partial v_{Gj}) \quad B42$$

En différenciant B19 et B20 par rapport à v_{gj} et en remplaçant ces équations dans B42 :

$$\begin{aligned} \partial Go_g / \partial v_{Gj} &= F_{go} \cdot (F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} - \sum (F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot \partial Go_g / \partial v_{Gj})) \\ \partial Go_g / \partial v_{Gj} &= (F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj}) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2})) \end{aligned} \quad B43$$

En combinant B41 and B43 :

$$\begin{aligned} \partial F^D / \partial v_{Gj} &= F_{pu} \cdot (v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} - (F_{go} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj}) / \\ &(1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2}))) \cdot \sum (v_{gi} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2})) \\ \partial F^D / \partial v_{Gj} &= F_{pu} \cdot ((v_{gn} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot p_{gi2} \cdot F_{grn} \cdot p_{gn1} \cdot (v_{gn} - v_{gi}))) / (1 + \sum (F_{go} \cdot F_{gri} \cdot \\ &p_{gi2}))) \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} \end{aligned} \quad B44$$

En combinant B26 and B44 :

$$\partial F^D / \partial v_{Gj} = F_{pu} \cdot h_g \cdot \partial \alpha / \partial v_{Gj} \quad B45$$

En combinant B39 et B45 :

$$\text{Gr}_{Gj} = -h_G \cdot F_{pu} \cdot h_g \cdot \partial\alpha/\partial v_{Gj} \quad \text{B46}$$

En combinant B13 et B46 :

$$\Delta v_{Gj} = \eta \cdot (H / (h_G \cdot F_{pu} \cdot h_g)) \cdot E_\theta \cdot \text{Gr}_{Gj} \quad \text{B47}$$

En utilisant une règle de gradient pour minimiser l'erreur quadratique en force :

$$E = E_F^2 = (F^A - F^D)^2$$

$$\Delta v_{gj} = -\eta \cdot E_F \cdot \partial E_F / \partial v_{gj} = -\eta \cdot E_F \cdot \partial F^A / \partial v_{gj} \quad \text{B48}$$

$$\Delta v_{Gj} = -\eta \cdot E_F \cdot \partial E_F / \partial v_{Gj} = -\eta \cdot E_F \cdot (\partial F^A / \partial v_{Gj} - \partial F^D / \partial v_{Gj}) \quad \text{B49}$$

En différenciant B4 par rapport à v_{gj} :

$$\partial F^A / \partial v_{gj} = a \cdot \partial\alpha / \partial v_{gj} - (b \cdot s + c) \cdot \partial\theta^A / \partial v_{gj} \quad \text{B50}$$

En combinant B6, B10 et B50 :

$$\partial F^A / \partial v_{gj} = ((s / G) \cdot H) \cdot \partial\alpha / \partial v_{gj} \quad \text{B51}$$

En combinant B25, B26, B48 et B51 :

$$\Delta v_{gj} = \eta \cdot E_F \cdot ((s \cdot H) / (G \cdot h_g)) \cdot \text{Gr}_{gj} \quad \text{B52}$$

En différenciant B4 par rapport à v_{Gj} :

$$\partial F^A / \partial v_{Gj} = a \cdot \partial\alpha / \partial v_{Gj} - (b \cdot s + c) \cdot \partial\theta^A / \partial v_{Gj} \quad \text{B53}$$

En combinant B6, B11 et B53 :

$$\partial F^A / \partial v_{Gj} = ((s / G) \cdot H) \cdot \partial\alpha / \partial v_{Gj} \quad \text{B54}$$

En combinant B45, B49 et B54 :

$$\Delta v_{Gj} = -\eta \cdot E_F \cdot (((s / G) \cdot H) - F_{pu} \cdot h_g) \cdot \partial\alpha / \partial v_{Gj} \quad \text{B55}$$

En combinant B46 et B55 :

$$\Delta v_{Gj} = \eta \cdot E_F \cdot ((s \cdot H) / (G \cdot h_G \cdot F_{pu} \cdot h_g) - 1 / h_G) \cdot \text{Gr}_{Gj} \quad \text{B56}$$

Donc, en considérant B27, B47, B52 et B56 :

$$\Delta v_{gj} = \eta_1 \cdot E_\theta \cdot \text{Gr}_{gj} \quad \eta_1 = 0.02 \quad \text{B57}$$

$$\Delta v_{Gj} = \eta_2 \cdot E_\theta \cdot \text{Gr}_{Gj} \quad \eta_2 = 0.01 \quad \text{B58}$$

$$\Delta v_{gj} = \eta_3 \cdot E_F \cdot \text{Gr}_{gj} \quad \eta_3 = 0.001 \quad \text{B59}$$

$$\Delta v_{Gj} = -\eta_4 \cdot E_F \cdot \text{Gr}_{Gj} \quad \eta_4 = 0.002 \quad \text{B60}$$

Annexe C

En considérant la figure 9 :

$$\begin{aligned} G &= 1 / (I \cdot s) & I &= J / R \\ \theta^A &= \dot{\theta}^A / s = F^A / (I \cdot s^2) \\ F^A &= I \cdot s^2 \cdot \theta^A \end{aligned} \quad \text{C1}$$

En considérant la forme linéarisée de g :

$$F^A = F_\varepsilon + a \cdot \alpha + ((B \cdot s + K) / s) \cdot L^{\bullet A} \quad \text{C2}$$

$$L^{\bullet A} = -R \cdot \dot{\theta}^A, \quad b = B / R, \quad c = K / R \quad \text{C3}$$

En combinant C2 et C3 :

$$F^A = F_\varepsilon + a \cdot \alpha - (b \cdot s + c) \cdot \theta^A \quad \text{C4}$$

En considérant la figure 9 et la forme linéarisée de g* :

$$E_F = F^A - F^D \quad \text{C5}$$

$$\alpha = R_g + ev_1 \cdot E_V - ef_1 \cdot E_F \quad \text{C6}$$

$$R_g = \dot{F}^D + Q_g + ev_2 \cdot E_V - ef_2 \cdot E_F \quad \text{C7}$$

$$Q_g = R_g - P_g + ev_3 \cdot E_V - ef_3 \cdot E_F \quad \text{C8}$$

$$P_g = a \cdot R_g - (b \cdot s + c) \cdot \theta^D - ev_4 \cdot E_V + ef_4 \cdot E_F \quad \text{C9}$$

En combinant C6, C7, C8 et C9 :

$$\begin{aligned} a \cdot \alpha - (b \cdot s + c) \cdot \theta^D &= F^D \\ + (a \cdot ev_1 + ev_2 + ev_3 + ev_4) \cdot E_V - (a \cdot ef_1 + ef_2 + ef_3 + ef_4) \cdot E_F \end{aligned}$$

Avec :

$$\begin{aligned} a \cdot ev_1 + ev_2 + ev_3 + ev_4 &= ev_g \\ a \cdot ef_1 + ef_2 + ef_3 + ef_4 &= ef_g \\ a \cdot \alpha - (b \cdot s + c) \cdot \theta^D &= F^D + ev_g \cdot E_V - ef_g \cdot E_F \end{aligned} \quad \text{C10}$$

En combinant C4, C5 et C10 :

$$(1 + ef_g) \cdot E_F = F_\varepsilon - (b \cdot s + c) \cdot (\theta^A - \theta^D) + ev_g \cdot E_V \quad \text{C11}$$

En considérant la figure 9 :

$$E_\theta = \theta^A - \theta^D \quad \text{C12}$$

$$E_V = L^{\bullet A} - L^{\bullet D} = -R \cdot (\dot{\theta}^A - \dot{\theta}^D) = -R \cdot s \cdot (\theta^A - \theta^D) = -R \cdot s \cdot E_\theta \quad \text{C13}$$

En combinant C11, C12 et C13 :

$$E_F = [F_\varepsilon - (b \cdot s + R \cdot s \cdot ev_g + c) \cdot E_\theta] / (1 + ef_g) \quad \text{C14}$$

En considérant la figure 9 :

$$F^D = \dot{\theta}^D + Q_G - ef_5 \cdot E_F + ev_5 \cdot E_V \quad \text{C15}$$

$$Q_G = F^D - P_G - ef_6 \cdot E_F + ev_6 \cdot E_V \quad \text{C16}$$

$$P_G = F^D / (I \cdot s) + ef_7 \cdot E_F - ev_7 \cdot E_V \quad \text{C17}$$

En combinant C15, C16, C17 et C13 :

$$F^D = I \cdot s \cdot [\dot{\theta}^D - (ef_5 + ef_6 + ef_7) \cdot E_F - R \cdot s \cdot (ev_5 + ev_6 + ev_7) \cdot E_\theta]$$

Avec :

$$\begin{aligned}
ev_5 + ev_6 + ev_7 &= ev_G \\
ef_5 + ef_6 + ef_7 &= ef_G \\
F^D &= I \cdot s \cdot (s \cdot \theta^D - ef_G \cdot E_F - R \cdot s \cdot ev_G \cdot E_\theta)
\end{aligned}
\tag{C18}$$

En combinant C1, C5 et C18 :

$$E_F = I \cdot s^2 \cdot (1 + R \cdot ev_G) \cdot E_\theta / (1 - ef_G) \tag{C19}$$

D'où finalement, en combinant C14 et C19 :

$$\begin{aligned}
E_\theta &= F_\varepsilon / [I \cdot s^2 \cdot (1 + R \cdot ev_G) \cdot (1 + ef_g) / (1 - ef_G) \\
&\quad + (b \cdot s + R \cdot s \cdot ev_g + c)]
\end{aligned}
\tag{C20}$$

Annexe D

La force du muscle peut être calculée par la relation (Tondu and Lopez 2000) :

$$F(\varepsilon, P) = f_{\max} \cdot P \cdot (1 - \varepsilon / \varepsilon_{\max}) - C \cdot (d\varepsilon/dt) \quad D1$$

$$\varepsilon = (l_{in} - L) / l_{in} \quad D2$$

En remplaçant (D2) dans (D1) :

$$F(L, P) = f_{\max} \cdot P \cdot [1 - (l_{in} - L) / (l_{in} \cdot \varepsilon_{\max})] + (C / l_{in}) \cdot L \cdot \dot{L} \\ F = (m_1 + m_2 \cdot L) \cdot P + B \cdot L \cdot \dot{L} \quad D3$$

Avec :

$$m_1 = f_{\max} \cdot (1 - 1 / \varepsilon_{\max}) \quad m_2 = f_{\max} / (l_{in} \cdot \varepsilon_{\max}) \\ B = C / l_{in}$$

Donc, l'équation non linéaire du muscle i est :

$$F_i = (m_1 + m_2 \cdot L_i) \cdot P_i + B \cdot L_i \cdot \dot{L}_i \quad D4$$

Dans le cas particulier montré sur les figures 10 et 11, les relations suivantes peuvent être écrites :

$$P_1 = P_0 + \Delta P \quad P_2 = P_0 - \Delta P \\ L_1 = L_0 - \Delta L \quad L_2 = L_0 + \Delta L \\ L_1 = L_0 - R \cdot \theta \quad L_2 = L_0 + R \cdot \theta \\ F_1 - F_2 = (J / R) \cdot d\theta^* / dt \quad L_1 \cdot \dot{L}_1 = - L_2 \cdot \dot{L}_2 \quad D5$$

En considérant $F_1 - F_2$ et (D4) :

$$F_1 - F_2 = m_1 \cdot P_1 + m_2 \cdot L_1 \cdot P_1 + B \cdot L_1 \cdot \dot{L}_1 - (m_1 \cdot P_2 + m_2 \cdot L_2 \cdot P_2 + B \cdot L_2 \cdot \dot{L}_2) \quad D6$$

En remplaçant (D5) dans (D6):

$$F_1 - F_2 = m_1 \cdot P_1 + m_2 \cdot (L_0 - \Delta L) \cdot (P_0 + \Delta P) + B \cdot L_1 \cdot \dot{L}_1 \\ - [m_1 \cdot P_2 + m_2 \cdot (L_0 + \Delta L) \cdot (P_0 - \Delta P) + B \cdot L_2 \cdot \dot{L}_2] \\ F_1 - F_2 = m_1 \cdot P_1 + m_2 \cdot L_0 \cdot P_1 + m_2 \cdot L_1 \cdot P_0 + B \cdot L_1 \cdot \dot{L}_1 \\ - (m_1 \cdot P_2 + m_2 \cdot L_0 \cdot P_2 + m_2 \cdot L_2 \cdot P_0 + B \cdot L_2 \cdot \dot{L}_2)$$

En séparant F_1 et F_2 :

$$F_i = (m_1 + m_2 \cdot L_0) \cdot P_i + m_2 \cdot P_0 \cdot L_i + B \cdot L_i \cdot \dot{L}_i$$

Donc, l'équation linéarisée du muscle i est :

$$F_i = A \cdot P_i + [(B \cdot s + K) / s] \cdot L_i \cdot \dot{L}_i \quad D7$$

Avec :

$$A = m_1 + m_2 \cdot L_0 \quad K = m_2 \cdot P_0$$

Annexe E

Caractéristiques des signaux prémoteurs :

Paramètres des dix signaux prémoteurs utilisés pour l'apprentissage (mouvements lents) :

$\dot{\theta}^V_{Max}$ °/s	40	40	50	50	80	80	100	100	120	120
θ^V degrés	10	-10	15	-15	25	-25	35	-35	45	-45

Paramètres des dix signaux prémoteurs utilisés pour l'apprentissage (mouvements rapides) :

$\dot{\theta}^V_{Max}$ °/s	150	150	170	170	200	200	230	230	250	250
θ^V degrés	10	-10	15	-15	25	-25	35	-35	45	-45

Où θ^V est l'amplitude voulue de la saccade et $\dot{\theta}^V_{Max}$ la vitesse maximale voulue.

7 Références

- Aizenman C, Linden D.J. (2000)
Rapid, synaptically-driven increases in the intrinsic excitability of cerebellar deep nuclear neurons. *Nature Neuroscience* 3, 109-111.
- Albus JS (1971)
A theory of cerebellar function. *Mathematical Biosciences* 10: 25-61
- Anastasio T (2001)
Input minimization: a model of cerebellar learning without climbing fiber error signals. *Neuroreport* 12(17):3825-31
- Armano S, Rossi P, Taglietti V, D'Angelo E (2000)
Long-term potentiation of intrinsic excitability at the mossy fiber-granule cell synapse of rat cerebellum. *J. Neurosci.* 20 (14) : 5208-5216
- Barto A, Houk J, Buckingham J (1995)
A predictive switching model of cerebellar movement control. *Neural processing systems* 8 : 138-144. MIT press
- Barto A, Fagg A, Sitkoff N (1999)
A cerebellar model of timing and prediction in the control of reaching. *Neural computation* 11 : 565-594.
- Batini C, Billard JM (1985)
Release of cerebellar inhibition by climbing fibers deafferentation. *Exp. Brain Res.* 57: 370-380
- Bizzi E, Abend W (1985)
Control of multi-joint movement. In : Strumwasser F, Cohen M (Eds) *Comparative neurobiology, modes of communication in the nervous system* : 255-277. Wiley.
- Bizzi E, Accornero N, Chapple W, Hogan N (1984)
Postural control and trajectory formation during arm movement. *J. Neuroscience* 4 : 2738-2744.
- Bizzi E, Chapple W, Hogan N (1982)
Mechanical properties of muscles implication for motor control *TINS* 5 : 395-398.
- Bizzi E, Dev P, Morasso P, Polit A (1978)
Effects of load disturbances during centrally initiated movements. *J. Neurophysiol.* 41 : 542-556.
- Bizzi E, Polit A, Morasso P (1976)
Mechanisms underlying achievement of final head position. *J. Neurophysiol.* 39 : 435-444.
- Brickley S, Cull-Candy S, Farrant M (1996)
Development of a tonic form of synaptic inhibition in rat cerebellar granule cells resulting from persistent activation of GABA receptors. *J. Physiol.* 497 : 753-759
- Bullock D, Grossberg S (1992)
Emergence of tri-phasic muscle activation from the non-linear interactions of central and spinal neural network circuits. *Human Move. Sci.* 11 : 157-167
- Chapeau-Blondeau F, Chauvet G (1991)
A neural network model of the cerebellar cortex. *Biol. Cybern.* 65: 267-279
- Chauvet GA, (1986)
Habituation rules for a theory of the cerebellar cortex. *Biol. Cybern.* 55: 1-9
- Chauvet GA (1995)
On Associative Motor Learning by the Cerebellar Cortex: From Purkinje Unit to Network with Variational Learning Rules. *Mathematical Biosciences* 126: 41-79
- Chauvet GA, Chauvet P (1995)
Mathematical Conditions for Adaptive Control. *Neural Networks* 8-5: 693-706
- Coenen O, Arnold J, Sejnowski M, Jabri M (2001)
Parallel fiber coding in the cerebellum for life-long learning. *Autonomous robots*, 11 : 291-297.
- Connes J, Bouchareine P (1989)
Applications de la transformation de Fourier, *Techniques de l'ingénieur*, Paris, p. 210
- D'Angelo E, De Filippi G, Rossi P, Taglietti V (1995)
Synaptic excitation of individual rat cerebellar granule cells in situ : evidence for the role of NMDA receptors. *J. Physiol.* 482 : 397-413.
- D'Angelo E, De Filippi G, Rossi P, Taglietti V (1998)
Ionic mechanism of electroresponsiveness in cerebellar granule cells implicates the action of a persistent sodium current. *J. Neurophysiol.* 80 : 493-503.
- D'Angelo E, Rossi P, Armano S, Taglietti V (1999)
Evidence for NMDA and mGlu receptor-mediated long-term potentiation of mossy fibre - granule cell transmission in the rat cerebellum. *Journal of Neurophysiology*, 81: 277-287.
- Darlot C (1993)
The cerebellum as a predictor of neural messages. I. The stable estimator hypothesis. *Neuroscience* 56: 617-646
- Darlot C, Zupan L, Etard O, Denise P, Maruani A (1996)
Computation of inverse dynamics for the control of movements. *Biol Cybern* 75: 173-186
- Dean P, Mayhew JE, Langdon P (1994)
Learning and maintaining saccadic accuracy : a model of brainstem-cerebellar interactions. *Journ. Cogn. Neurosci.* 6, 2 : 117-138.
- Dean P (1995)

- Modelling the role of the cerebellar fastigial nuclei in producing accurate saccades : the importance of burst timing. *Neuroscience* 68, 4 : 159-1077.
- Denise P, Darlot C (1993)
The cerebellum as a predictor of neural messages. II. Role in motor control and motion sickness. *Neuroscience* 56: 647-655
- De Schutter E, Bjaalie J (2001)
Coding in the granular layer of the cerebellum. *Progress in brain research*, 130 : 279-296
- De Schutter E, Maex R (1996)
The cerebellum : cortical processing and theory. *Curr. Opin. Neurobiol.* 6 : 759-764
- De Schutter E, Vos, B, Maex R (2000)
The function of cerebellar Golgi cells revisited. *Prog. Brain Res.* 124 : 81-93
- Droulez J, Darlot C (1989)
The geometric and dynamic implications of the coherence constraints in three-dimensional sensorimotor interactions. In : Jeannerod M (Ed) *Attention and Performance XIII*, Lawrence Erlbaum, Hillsdale pp. 495-526
- Ebadzadeh M, Darlot C (2003)
Cerebellar learning of bio-mechanical functions of extra-ocular muscles : modelling by artificial neural networks. *Neuroscience*, in press.
- Ebner T (1998)
A role for the Cerebellum in the control of limb movement velocity *Current Opinion in Neurobiology* 8 : 762-769.
- Eccles JC, Ito M, Szentagothai J (1967)
The cerebellum as a neuronal machine, Springer, Berlin Heidelberg New York
- Ekerot C, Kano M (1985)
Long term depression of parallel fiber synapses following stimulation of climbing fibers. *Brain Res.* 342 : 357-360.
- Eskiizmirli TS (2000)
Modélisation de la fusion des informations sensori-motrices dans les voies cérébelleuses. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure des Télécommunications, Paris.
- Eskiizmirli TS, Forestier N, Tondou B, Darlot C (2002)
A model of the cerebellar pathways applied to the control of a mobile mechanical segment
Biol Cybern 86 : 379-394
- Fagg A, Sitkoff N, Barto A, Houk J (1997)
A model of cerebellar learning for control of arm movements using muscle synergies. *Proc. IEEE internat. symposium on computational intelligence in robotics and automation* 6-12.
- Feer F (1987)
La stabilité des Mammifères croît-elle avec le nombre de pattes ? Actes du colloque international d'Ecologie tropicale de Makokou. Editions du CNRS.
- Feldman A (1966a)
Functional tuning of nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture. II Controllable parameters of the muscles. *Biophysics* 11 : 565-578.
- Feldman A (1966b)
Functional tuning of nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture. III Mechanographic analysis of the execution by man of the simplest motor task. *Biophysics* 11 : 766-775.
- Feldman A (1974)
Control of the length of a muscle. *Biophysics* 19 : 771-776
- Feldman A (1980a)
Superposition of motor programs. I Rhythmic forearm movements in man. *Neuroscience* 5 : 81-90.
- Feldman A (1980b)
Superposition of motor programs. II Rapid forearm flexion in man. *Neuroscience* 5 : 91-95.
- Feldman A (1986)
Once more on the equilibrium-point hypothesis (lambda model) for motor control. *Journal of motor behavior* 18 : 17-54.
- Feldman A, Adamovitch S, Ostry D, Flanagan J (1990)
The origin of the electromyograms. Explanation based on the equilibrium point hypothesis. In : Winters J, Woo S (Eds) *Multiple muscle systems. Biomechanics and movement organization*. Springer, NY : 195-213
- Feldman A, Levin M (1993)
Control variables and related concepts in motor control. *Concepts in Neuroscience* 4 : 25- 51
- Földiák P (1990)
Forming sparse representations by local anti-hebbian learning. *Biol. Cybern.* 64 : 165-170.
- Frankfurter A, Weber J, Royce G, Strominger NHarting J (1976)
An autoradiographic analysis of the tecto-olivary projection in primates *Brain Res.* 118 : 245-257
- Frankfurter A, Weber J, Harting J (1977)
Brain stem projections to lobule VII of the posterior vermis in the squirrel monkeys, as demonstrated by the retro grade axonal transport of tritiated horseradish peroxidase. *Brain Res.* 124 135-139
- Fujita M (1982)
Adaptive filter model of the cerebellum, *Biol Cybern* 45: 195-206
- Gabbiani F, Midtgaard J, Knöpfel T (1994)
Synaptic integration in a model of cerebellar granule cells. *J. Neurophysiol.* 72, 2 : 999-1009.
- Gellman R, Houk J, Gibson A (1983)
Somatosensory properties of the inferior olive of the cat. *J. Comp. Neurol.* 215 : 228-243.
- Gellman R, Gibson A, Houk J (1985)

- Inferior olivary neurones in the awake cat : detection of contact and passive body displacement. *J. Neurophysiol.* 54, 1 : 40-60.
- Gluck M, Reifsnider E, Thompson R (1990)
Adaptive signal processing in the cerebellum. In : Gluck M and Rummelhart D (Eds) *Neuroscience and connectionist theory* : 131-185 Erlbaum.
- Hámori J, Szentágothai J (1966)
Participation of Golgi neurone processes in the cerebellar glomeruli : an electron-microscope study. *EBR*, 2 : 35-48.
- Harting J (1977)
Descending pathways from the superior Collicule an autoradiographic analysis in the rhesus monkey. *Journal of comparative neurology* 173 : 583-612
- Hatsopoulos N (1994)
Is a virtual trajectory necessary in reaching movements ? *Biol. Cybern.* 70 : 541-551.
- Hess B, Savio T, Strata P (1988)
Dynamic characteristics of optokinetically controlled eye movements following Inferior Olive lesions in the brown rat. *Journal of Physiology (London)* 397 : 349-370
- Hogan N (1984)
An organizing principle for a class of voluntary movements. *J. Neuroscience* 4 : 2745-2754.
- Horn K, Van Kan P, Gibson A (1996)
Reduction of rostral dorsal accessory olive responses during reaching. *J. Neurophysiol.* 76 : 4140-4151.
- Houk J, Singh S, Fisher C, Barto A (1990)
An adaptive sensorimotor network inspired by the anatomy and physiology of the cerebellum. In : Miller W, Sutton S and Werbos P (Eds) *Neural networks for control* : 301-348 MIT press
- Houk J, Buckingham JT, Barto AG (1996)
Models of the cerebellum and motor learning. *Behavioral and Brain Sciences* 19 : 368-383
- Ito M (1974)
The control mechanism of cerebellar motor system. In : *The neurosciences, third study program*. Eds : Scitt F. & Worden F. MIT press. 293-303.
- Ito M (1984)
The cerebellum and neural control. Raven, New-York.
- Ivry R, Keele S (1989)
Timing functions of the cerebellum. *J. Cogn. Neurosci.* 1 : 136-152.
- Jonker H, Coolen A, Denier van der Gon J (1998)
Autonomous development of decorrelation filters in neural networks with recurrent inhibition. *Network : Comput. Neural Syst.* 9 : 345-362.
- Jordan M, Rumelhart D (1992)
Forward models : supervised learning with a distal teacher. *Cognitive science* 16 : 307-354.
- Kawato M, Furukawa K, Suzuki R (1987)
A hierarchical neural network model for the control and learning of vountary movements. *Biol. Cybern.* 56 : 1-17.
- Kawato M (1990)
Feed-back error learning neural network for supervised motor learning. In : Eckmiller R. (Ed) *Advanced neural computers* : 365-372. Elsevier
- Kawato M, Gomi H (1992a)
The cerebellum and VOR/OKR learning models. *TINS* 15, 11 : 445-453.
- Kawato M, Gomi H (1992b)
A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning. *Biol. Cybern.* 68 : 95-103.
- Keeler JD (1990)
A dynamical system view of cerebellar function. *Physica D*, 42 : 396-410.
- Keifer J, Houk J (1994)
Motor function of the cerebellorubrospinal system. *Physiological reviews* 74, 3 : 509-542.
- Kettner R, Mahamud S, Leung H, Sitkoff N, Houk J, Peterson B, Barto A (1997)
Prediction of complex two-dimensional trajectories by a cerebellar model of smooth pursuit eye movements. *J. Neurophysiol.* 77 : 2115-2130
- Klopf A (1974)
Brain functiojn and adaptive systems - a heterostatic theory. In : *proc. internat. conf. on systems, man and cybernetics*
- Kornhuber H. (1971)
Motor function of the cerebellum and basal ganglia. *Kybernetik* 8 : 157-162.
- Latash M (1993)
Control of human movement. Human kinetics publishers, Champaign, Ill.
- Latash M, Gottlieb G (1991a)
Reconstruction of shifting elbow joint compliant characteristics during fast and slow movements. *Neuroscience*, 43, 2/3 : 697-712.
- Latash M, Gottlieb G (1991b)
An equilibrium-point model for fast single-joint movement I Emergence of strategy-dependent EMG patterns. *J. Moror behavior* 23, 3 : 163-177.
- Latash M, Gottlieb G (1991c)
An equilibrium-point model for fast single-joint movement II Similarity of single-joint isometric ans isotonic descending commands. *J. Motor behavior* 23, 3 : 179-191.
- Lefèvre P, Quaia C, Optican L (1998)
Distributed model of control of saccades by superior Collicule and cerebellum. *Neural networks* 11 : 1175-1190.

- Linsker R (1992)
Local synaptic learning rules suffice to maximize mutual information in a linear network. *Neural Computation* 4 : 691-702.
- Lisberger S (1988)
The neural basis for learning of simple motor skills *Science* 242 : 728-735.
- Lisberger S, Pavelko T (1988)
Brain stem neurones in modified pathways for motor learning in the primate vestibulo-ocular reflexes. *Science*, 242 : 771-773
- Lisberger S, Sejnowski T (1992)
Motor learning in a recurrent network model based on the vestibulo-ocular reflexes. *Nature* 360 : 159-161
- Marr D (1969)
A theory of cerebellar cortex. *Journal of Physiology* 202: 437-470
- Martin J, Ghez C (1991)
Task-related coding of stimulus and response in Cat Red Nucleus. *EBR*. 85 : 373-388.
- McIntyre J, Bizzi E (1993)
Servo hypotheses for the biological control of movement. *J. Motor Behav.* 25, 3 : 193-202
- Melkonian DS, Mkrtchian HH., Fanardjian VV. (1982)
Simulation of learning processes in neuronal networks of the cerebellum. *Biol. Cybern.* 45 : 79-88
- Menesguen A (1983)
Le vocabulaire exclamatif des marins bretons : choix et accentuation en fonction de la force du vent. Brest, Editions de la Frégate Ivre.
- Merton P (1953)
Speculations on the servo control of movement. In : *The spinal cord* Malcolm J, Gray J, Wolstenhome G (Eds), Little Brown, Boston : 183-198
- Miall RC (1998)
The cerebellum, predictive control and coordination. In : *Sensory guidance of movement* Bock GR, Goode JA (Eds). Wiley & sons : 272-290.
- Miall RC, Stein JF, Weir DJ (1989)
The cerebellum as an adaptive Smith predictor in visuomotor control. *Soc. Neurosci. Abstr.* 15 : 17.11.
- Miall RC, Weir DJ, Wolpert DM, Stein JF (1993)
Is the cerebellum a Smith predictor ? *J Mot Behav.* 25: 203-216
- Miall RC, Wolpert DM (1996)
Forward models for Physiological motor control. *Neural Networks* 9, 8 : 1265-1279
- Miller L, Sinkjaer T (1998)
Primate Red Nucleus discharge encodes the dynamics of limb muscle activity.
- Miller L, Holdefer R, Houk J (2002)
The role of the Cerebellum in modulating voluntary limb movement commands. *Arch. Ital. Biol.* 140 : 175-182.
- Moore JW, Desmond JE, Berthier NE (1989)
Adaptively timed conditioned responses and the cerebellum : a neural network approach. *Biol Cybern* 62 : 17-28
- Ojakangas C, Ebner T (1992)
Purkinje cell complex and simple spike changes during a voluntary arm movement learning task in the monkey. *J. Neurophysiol.* 68 : 2222-2236
- Ojakangas C, Ebner T (1994)
Purkinje cell complex spike activity during voluntary motor learning: Relationship to kinematics. *J. Neurophysiol.* 72: 2617-2630
- Optican L (1982)
Saccadic dysmetria. In : G Lennerstrand, DS Zee and E Keller (Eds) *Functional basis of ocular motility disorders*. Pergamon, Oxford : 441-451
- Oscarsson O (1979)
Functional units of the Cerebellum sagittal zones and microzones. *TINS* 2 :141-145.
- Oscarsson O (1980)
Functional organization of olivary projection to the cerebellar anterior lobe. In : *The Inferior Olivary Nucleus : Anatomy and Physiology*. Eds : Courville J, de Montigny C & Lamarre Y : 279-289. Raven Press NY.
- Padel Y, Bourdonnais D (1985)
A ventral spinal pathway transmitting sensory input to rubro-spinal cells in the Cat. *Neurosci. Lett. Suppl* 22 : 58
- Padel Y (1993)
Les Noyaux Rouges magnocellulaire et parvocellulaire. Aspects anatomo-fonctionnels de leurs relations avec le Cervelet et d'autres centres nerveux. *Rev. Neurol.* 149, 11 : 703-715
- Paulin M (1989)
A Kalman filter theory of the cerebellum. In : *Dynamic interactions in neural networks, models and data*. Eds. M.A. Arbib & S. Amari. Springer. 239-259.
- Pellionisz A Llinas R (1979)
Brain modeling by tensor network theory and computer simulation. *The cerebellum : parallel processor for predictive coordination*. *Neuroscience* 4 : 323-348.
- Pellionisz A Llinas R (1980)
Tensorial approach to the geometry of brain function : cerebellar coordination via metric tensors. *Neuroscience* 5 : 1125-1136.
- Plumbley M (1993)
Efficient information transfer and anti-hebbian neural networks. *Neural Networks* 6 : 823-833
- Polit A, Bizzi (1979)
Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *H. Neurophysiol.* 42 : 183-194

- Quaia C, Lefèvre P, Optican L (1999)
Model of the control of saccades by superior Collicule and cerebellum. *J Neurophysiol* 82 : 999-1018
- Racine R.J, Wilson D.A, Gingell R, Sunderland, D (1986).
Long-term potentiation in the interpositus and vestibular nuclei in the rat. *Experimental Brain Research*, 63, 158-162.
- Ramon y Cajal S (1911)
Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés. II. Maloine, Paris.
- Robinson D (1975)
The use of control systems analysis in the neurophysiology of eye movements. *Annual review of neuroscience*, 4 : 463-503
- Rumelhart D, Hinton G, Williams R (1986)
Learning internal representations by error propagation. In : Rumelhart D and McClelland J (Eds) *Parallel distributed processing : explorations in the microstructure of cognition I*, 8. MIT press.
- Sato Y, Miura A, Fushiki H, Kawasaki T (1992)
Short term modulation of cerebellar Purkinje cell activity after spontaneous climbing fiber input. *J. Neurophysiol.* 68, 6 : 2051-2062
- Schulman J, Bloom F (1981)
Golgi cells of the Cerebellum are inhibited by Inferior Olive activity *Br. Res.* 210 : 350-355
- Schweighofer N, Arbib MA, Dominey PF (1996a)
A model of the cerebellum in adaptive control of saccadic gain. 1- The model and its biological substrate. *Biol Cybern* 75: 1-28
- Schweighofer N, Arbib MA, Dominey PF (1996b)
A model of the cerebellum in adaptive control of saccadic gain. 2- Simulation results. *Biol. Cybern.* 75: 29-36
- Schweighofer N (1998)
A model of activity-dependent formation of cerebellar microzones. *Biol Cybern* 79 : 97-107
- Schweighofer N, Arbib MA, Kawato M (1998a)
Role of the cerebellum in reaching movements in humans. I Distributed inverse dynamics control. *European Journal of Neurosciences* 10 : 86-94
- Schweighofer N, Arbib MA, Kawato M (1998b)
Role of the cerebellum in reaching movements in humans. II A neural model of the intermediate cerebellum. *European Journal of Neurosciences* 10 : 95-105
- Schweighofer N, Doya K, Lay F (2001)
Unsupervised learning of granule cell sparse codes enhances cerebellar adaptive control. *Neuroscience* 103 : 35-50.
- Simpson J, Alley K (1974)
Visual climbing fiber input to Rabbit Vestibulo-Cerebellum : a source of direction specific information. *Brain Research* 82 : 302-308.
- Simpson J, Wylie D, De Zeeuw C (1996)
On climbing fiber signals and their consequences. *Behav. and Brain Sci.* 19, 3 : 368-383
- Spoelstra J, Schweighofer N, Arbib M (2000)
Cerebellar learning of accurate predictive control for fast-reaching movements. *Biol Cybern* 82 : 321-333
- Strata P, Montarolo P, Hess B (1989)
Role of the Inferior Olive in the control of eye movements In : *Experimental Brain Research Series* 17 : 281-292
- Sutton R, Barto A (1990)
Time-derivative models of pavlovian reinforcement. In : Gabriel M. and Moore J. eds. *Learning and computational neuroscience* : 497-537. MIT press.
- Tempia F, Chelazzi L, Rossi F, Ghirardi M, Strata P (1989)
Spontaneous saccades in the pigmented rat following Inferior Olive lesion. In : *Experimental Brain Research Series* 17 : 294-298
- Tikhonov A, Arsenine V (1974)
Methods of resolution of ill-posed problems, MIR, Moscow
- Tondu B, Lopez P (2000)
Modeling and Control of McKibben Artificial Muscle Robot Actuators. *IEEE Control Systems Magazine* 20, 2 : 15-38
- Tyrell T, Willshaw D (1992)
Cerebellar cortex : its simulation and the relevance of Marr's theory. *Phil Trans R Soc Lond* 336 : 239-257
- Tweed D, Vilis T (1990)
Geometric relations of eye position and velocity vectors during saccades. *Vision Res.* 30 : 111-127
- Tweed D (1997)
Three-dimensional model of the human eye-head saccadic system. *J. Neurophysiol.* 77 : 654-666
- Uttley A.M. (1979)
Information transmission in the nervous system. New-York, Academic Press.
- Van Kan P, McCurdy M (2001)
Role of Primate magnocellular Red Nucleus neurons in controlling hand preshaping during reach to grasp. *J. Neurophysiol.* 85 : 1461-1478
- Van Kan P, McCurdy M (2002a)
Contribution of Primate magnocellular Red Nucleus to timing of hand preshaping during reach to grasp. *J. Neurophysiol.* 87 : 1473-1487
- Van Kan P, McCurdy M (2002b)
Discharge of Primate magnocellular Red Nucleus neurons during reaching to grasp in different spatial locations. *E.B.R.* 142 : 151-157
- Von Holst E, Mittelstaedt H (1950)
Das Reafferenzprinzip. *Naturwiss.* 37, 20 : 464-476
- Vos B, Maex R, Volny-Luraghi A, De Schutter E (1999)

- Parallel fibers synchronize spontaneous activity in cerebellar Golgi cells. *J. Neurosci.* 19, 6 : 2621-2634
- Weber J, Harting J (1978)
Parallel pathways connecting the primate superior Collicule with the posterior vermis. An experimental study using autoradiographic and horseradish peroxidase tracing methods. In: C Noback Ed. *Sensory systems of primates* : 135-149. Plenum press
- Wolpert DM, Miall C, Kawato M (1998)
Internal models in the cerebellum. *TICS* 2, 9 : 338-347
- Yamada J, Noda H (1987)
Afferent and efferent connections of the oculomotor cerebellar vermis in the macaque monkey. *Journal of comparative neurology* 265 : 224-241

8 Les figures

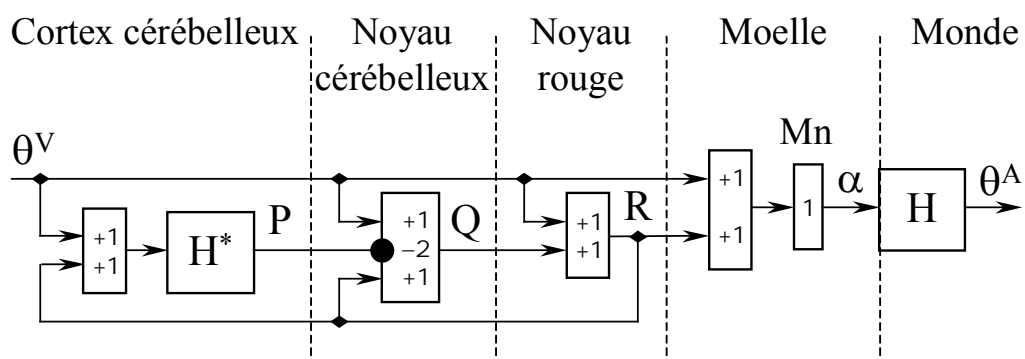
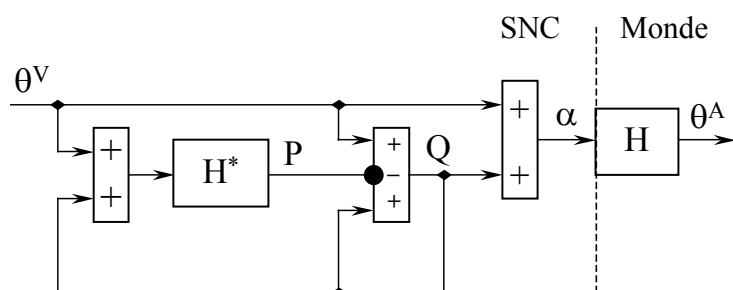
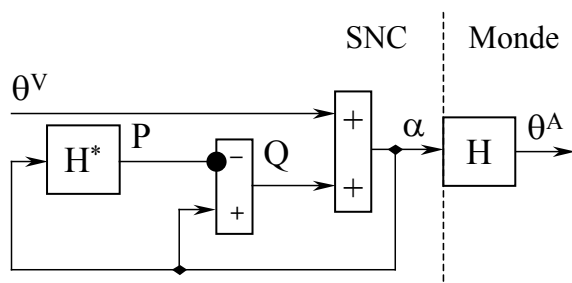
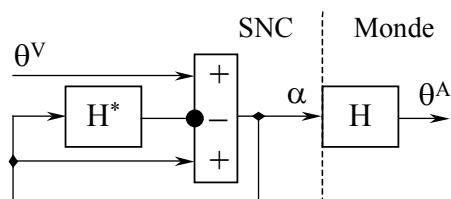
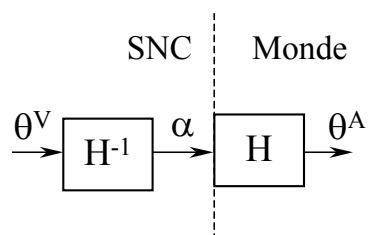


Fig. 1. Méthode pour déduire la structure d'un circuit de commande par un calcul tenant compte des contraintes physiques et mathématiques

A. Nécessité d'une inversion dans les voies motrices.

Les lettres grecques notent des variables vectorielles cinématiques, soit des variables réelles comme le mouvement actif du membre θ^A , qui résulte des ordres moteurs, soit des variables codées dans des signaux internes au Système Nerveux Central (SNC), comme le mouvement voulu θ^V , ou l'ordre moteur α . Les caractères romains à l'intérieur des cartouches notent des fonctions de transfert dans le domaine de Laplace. La ligne tiretée symbolise l'interface entre le monde extérieur et le SNC. La fonction biomécanique réelle est notée H , et elle est située hors du SNC, donc dans le monde. Le traitement du signal de mouvement voulu θ^V par une fonction inverse H^{-1} assure la précision du mouvement résultant : $\theta^A = H [H^{-1}(\theta^V)] = \theta^V$

B. Comment calculer une fonction inverse approximée.

Les cartouches rectangulaires verticaux représentent des éléments sommateurs qui additionnent des entrées positives (flèches) ou négatives (points noirs). Les retards de transmission ne sont pas considérés. Le circuit peut calculer une fonction inverse approximée de H . Il se compose d'une boucle de rétroaction positive, ayant un gain proche de l'unité, mais plus petit que l'unité pour que le circuit soit stable, qui assure la mémoire à court terme, ainsi que d'une boucle de rétroaction négative qui comprend une fonction directe H^* , dont le signal de sortie est une prévision du mouvement réel résultant de l'ordre moteur α . Cette structure est déduite au moyen d'un calcul dans le domaine de Laplace, mais elle est aussi valide dans le domaine du temps (Darlot et coll. 1996), et, dans des voies sensorielles, une structure semblable assure l'intégration sherringtonienne des signaux sensoriels (Droulez et Darlot 1989; Darlot 1993; Darlot et coll. 1996).

C. Un circuit prémoteur conforme à la neuroanatomie.

Un circuit mathématiquement équivalent à celui de 1b se compose d'une voie directe et d'une voie bouclée indirecte. Les connexions positives (flèches) sont interprétées anatomiquement comme des terminaisons d'axones excitateurs, et les connexions négatives (points noirs) comme des terminaisons d'axones inhibiteurs. Dans les voies indirectes, le signal de sortie de l'élément qui calcule H^* est intrinsèquement négatif, et ainsi comparable à la projection inhibitrice des cellules de Purkinje du Cortex Cérébelleux sur les neurones des Noyaux Cérébelleux. Par conséquent le signal P est supposé représenter l'activité simple des cellules de Purkinje, et le signal Q l'activité des neurones des Noyaux Cérébelleux.

D. Le circuit équivalent utilisé dans les articles précédents (Darlot et coll. 1996; Eskiizmirli et coll. 2002; Ebadzadeh et Darlot 2003).

Dans ce circuit, une boucle de rétroaction positive assure la mémoire à court terme dans les Noyaux Cérébelleux. Le signal de mouvement voulu θ^V et le signal interne Q supposé issu des neurones des Noyaux Cérébelleux, atteignent tous deux par des voies semblables les deux éléments sommateurs interprétés comme le Cortex Cérébelleux et les Noyaux Cérébelleux.

E. Un exemple de circuit équivalent et d'interprétation anatomique.

Plusieurs schémas de connexions permettent de calculer des fonctions inverses approximées d'une fonction H . Tous sont équivalents, et traitent efficacement le signal θ^V qui encode le mouvement voulu, pourvu qu'ils comportent une boucle positive assurant la mémoire à court terme et, en parallèle, une boucle négative contenant un élément prédictif H^* capable de prévoir, et de coder dans son signal de sortie P , le mouvement accompli θ^A qui résultera de l'ordre moteur α après le retard de transmission dans les voies motrices.

Le signal R est interprété comme représentant l'activité neuronale dans le Noyau Rouge. Mn note les motoneurones. Les coefficients écrits dans les cartouches qui représentent des éléments sommateurs, sont les poids des sommes linéaires pondérées. Leurs valeurs ne sont qu'indicatives, puisqu'il existe une infinité de combinaisons possibles.

Le schéma de connexion utilisé dans cet article est montré ci-dessous, sur la figure 2C.

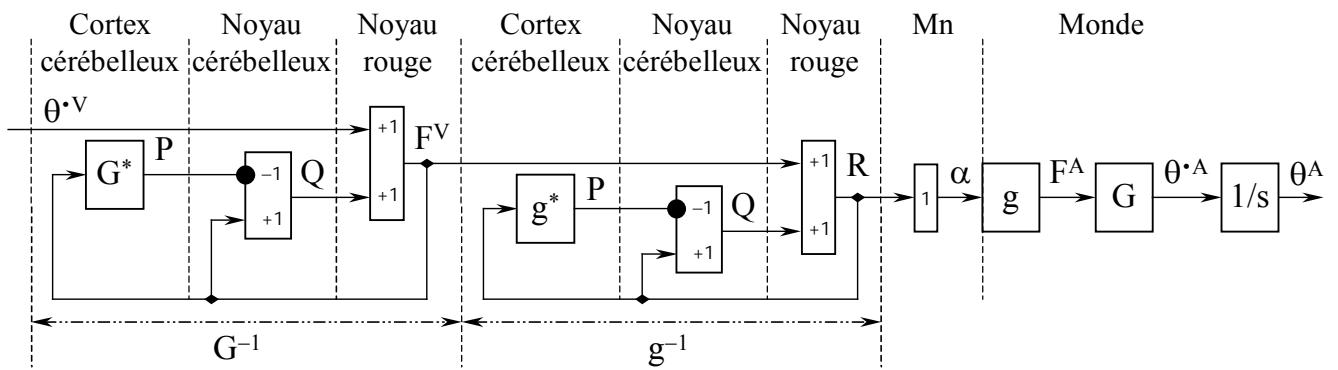
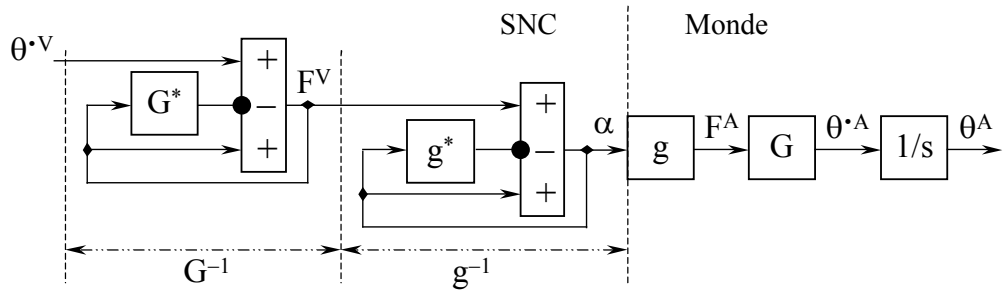
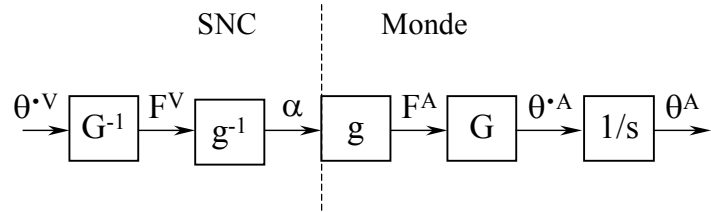


Figure 2 Inversions successives de la fonction mécanique du membre et de la fonction biomécanique des muscles. Mêmes conventions que sur la figure 1. Les cartouches rectangulaires verticaux représentent des éléments sommateurs. Les connexions positives (flèches) sont interprétées anatomiquement comme des terminaisons d'axones excitateurs, et les connexions négatives (points noirs) comme des terminaisons d'axones inhibiteurs. Les retards de transmission sont omis.

A. Nécessité de deux inversions successives dans les voies prémotrices.

La ligne tiretée verticale montre la limite du SNC et du monde. Les motoneurones, qui produisent l'ordre moteur α , font partie du SNC. Les muscles, qui reçoivent cette commande α , dont les fonctions biomécaniques sont notées g , et qui produisent les forces F^A , sont situés hors du SNC et font ainsi partie du monde. Tel est aussi le cas du segment de membre, dont la fonction mécanique est notée G . Le mouvement est commandé par un signal qui code la vitesse voulue θ^{*V} . La position réelle θ^A est l'intégrale temporelle de la vitesse angulaire réelle $\dot{\theta}^A$. Comme les fonctions biomécaniques des muscles g , et la fonction mécanique du membre G , sont placées en série, les fonctions inverses approximées G^{-1} et g^{-1} doivent être aussi placées en série, en amont dans le SNC. La fonction G^{-1} produit un signal codant les forces voulues F^V , et la fonction g^{-1} produit l'ordre moteurs α transmis aux muscles par les motoneurones.

B. Comment calculer deux fonctions inverses approximées successives.

Les fonctions inverses G^{-1} et g^{-1} de la figure 2 A sont remplacées par des fonctions inverses approximées, selon le principe illustré sur figure 1 B. Deux circuits de rétroaction sont placés en série, l'un contenant un modèle interne G^* de G , et l'autre un modèle interne g^* de g .

C. Un circuit prémoteur conforme à la neuroanatomie.

Un circuit mathématiquement équivalent à celui de 2 B présente des voies directes qui apportent des signaux de vitesse voulue θ^{*V} et de forces voulues F^V , et aussi des voies indirectes composées de boucles parallèles. Dans ces voies indirectes, les signaux de sortie des éléments qui calculent G^* et g^* sont intrinsèquement négatifs, et ainsi comparables aux projections inhibitrices des cellules de Purkinje du Cortex Cérébelleux aux neurones des Noyaux Cérébelleux. Par conséquent les signaux notés P représenteraient les activités simples des cellules de Purkinje, et les signaux notés Q représenteraient les activités de neurones des Noyaux Cérébelleux. Les signaux F^V et R seraient codés dans les activités des neurones du Noyau Rouge.

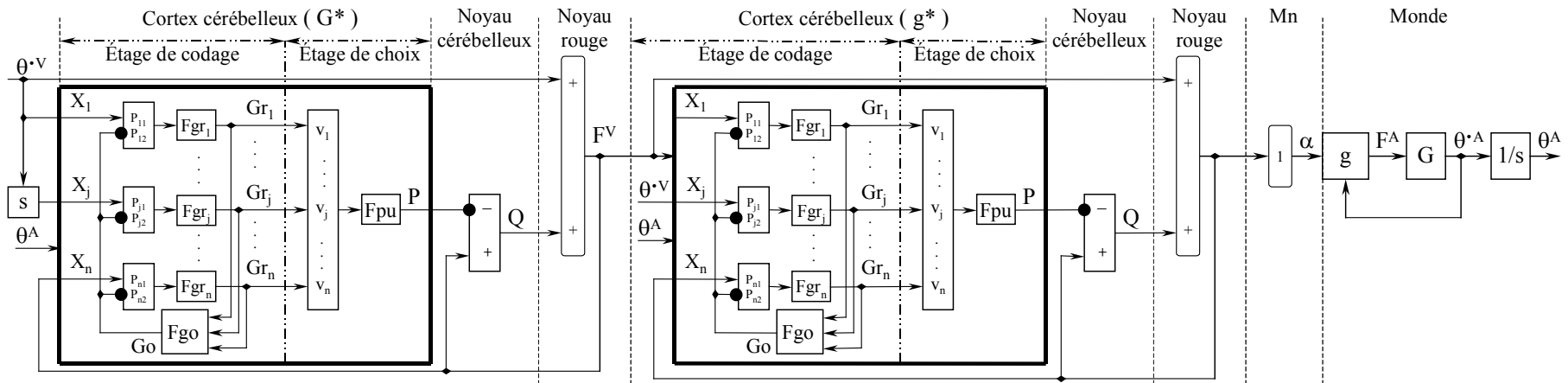
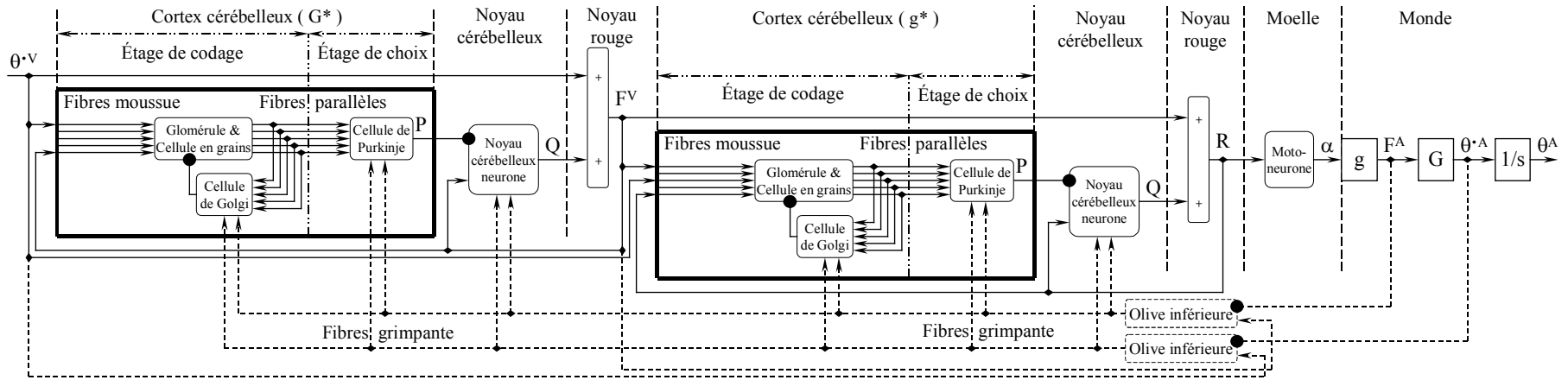


Figure 3. Connectivité des réseaux de neurones artificiels (Artificial Neural Networks, ANNs) représentant le Cortex Cérébelleux, placés dans un circuit de commande.

Ce circuit conviendrait pour commander un actuateur capable de tirer et pousser, comme un vérin.

A. Circuit général.

Dans le circuit présenté sur la figure 2 C, les éléments prédictifs G^* et g^* sont remplacés par des réseaux de neurones artificiels (ANNs) dont la connectivité est inspirée de celle du Cortex Cérébelleux. Dans ces réseaux, deux étages sont distingués. L'étage d'entrée, "l'étage de codage clairsemé", représente le circuit récurrent, qui reçoit comme signaux afférents les activités des fibres moussues, se reboucle, via les cellules granulaires et les cellules de Golgi, au niveau des glomérules, et assure le codage clairsemé. Les signaux de sortie de cet étage sont les signaux efférents transmis par les fibres parallèles, dans lesquels les signaux apportés par les fibres moussues sont recodés. L'étage de sortie, "l'étage de choix", représente les synapses entre les fibres parallèles et les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje. Il assure la combinaison appropriée des signaux issus des fibres parallèles, pour calculer le signal efférent encodé dans l'activité simple des cellules de Purkinje. Ce signal code soit la vitesse prévue issue de G^* , soit la force prévue issue de g^* .

Les lignes tiretées représentent les fibres grimpances qui apportent les signaux professeurs calculés à partir des erreurs mesurées dans l'Olive Inférieure. Pour simplifier, ces erreurs sont supposées ici être les différences entre les forces réelles et voulues, ou entre les vitesses réelles et voulues, quoiqu'elles soient estimées réellement à partir des représentations internes des forces réelles, des vitesses et des positions (cf. figure 6 et 8).

Des terminaisons de fibres grimpances sur des cellules de Golgi et sur des neurones des Noyaux Cérébelleux sont aussi figurés, quoique seul l'apprentissage qui a lieu dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje soit modélisé ici.

B. Modélisation précise du Cortex Cérébelleux.

Les trois principaux types cellulaires, cellules granulaires, de Golgi et de Purkinje, sont modélisés par des neurones formels, dont les fonctions sont notées respectivement Fgr, Fgo et Fpu. Chaque ANN comportait 5 cellules granulaires supposées se comporter comme des filtres passe-bas, ayant des constantes de temps aléatoirement fixées dans l'intervalle 1-10 ms. Il comportait aussi une cellule de Golgi et une cellule de Purkinje, toutes les deux supposées se comporter comme des filtres passe-bas ayant des constantes de temps égales à 10 ms. Les retards de transmission entre les cellules ont été aléatoirement fixés dans l'intervalle 1-10 ms.

Les poids réglables p_{jk} notent les efficacités synaptiques dans les glomérules. Ils déterminent la somme pondérée des signaux afférents que les cellules granulaires reçoivent des fibres moussues ainsi que des axones de la cellule de Golgi, qui renvoient les signaux traités transmis par les fibres parallèles. L'index j , de 1 à 5, indique le numéro du glomérule, et l'index k indique l'origine de l'entrée : 1 pour des entrées externes au Cortex Cérébelleux et 2 pour des entrées issues des cellules de Golgi.

Les signaux issus des cellules granulaires et transmis par les fibres parallèles atteignent aussi les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, considérées comme des éléments sommateurs représentés par des cartouches rectangulaires verticaux, où des sommes algébriques pondérées sont aussi supposées être calculées, au moyen de poids v_j . Le signal de sortie P de Fpu, qui est aussi le signal de sortie de chaque ANN, représente les activités des cellules de Purkinje qui projettent sur les neurones des Noyaux Cérébelleux, et les inhibent. Ce circuit a été utilisé pour un calcul classique de descente de gradient (annexe A et B).

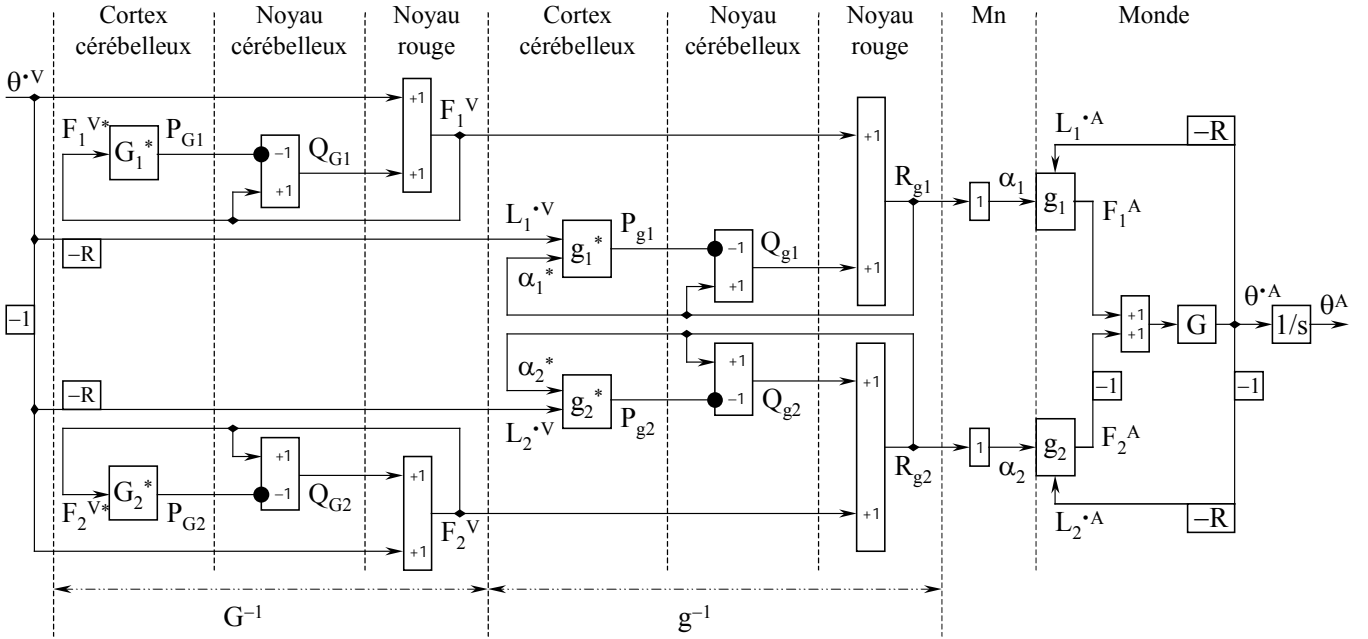


Figure 4. Circuit de commande de deux muscles antagonistes, valide même pour des muscles dont les fonctions biomécaniques sont non linéaires.

To command two muscles, this circuit is obtained by duplicating that of figure 2 C. The symbols -1 , inside frames, indicate a change of sign due to the opposite effects of the muscles. The symbols situated on the right can be interpreted as a cross product of the desired velocity by the level arm, as explained in the text.

Pour commander deux muscles, ce circuit est obtenu en dupliquant celui de la figure 2 C. Les symboles -1 , à l'intérieur des cartouches, indiquent un changement de signe dû aux effets opposés des muscles. Le symbole situé à droite peut être interprété comme le produit vectoriel de la vitesse voulue par le bras de levier, comme expliqué dans le texte.

La ligne tiretée verticale située le plus à droite, montre la limite du SNC. Du côté droit, le segment de membre, dont la fonction biomécanique est notée G , fait partie, bien entendu, du monde extérieur. C'est aussi le cas des muscles, qui sont situés en dehors du SNC. Leurs fonctions, notées g_1 et g_2 et qui produisent les forces F_1^A and F_2^A ,

reçoivent des rétroactions physiques des vitesses d'allongement ou de raccourcissement des muscles \dot{L}_1^A et \dot{L}_2^A (et aussi de leurs longueurs, ce qui n'est pas dessiné pour la clarté de la figure). Du côté gauche de cette ligne tirée, les motoneurones, qui produisent les signaux α_1 et α_2 , font partie du SNC. Les voies de régulation via l'Olive Inférieure ne sont pas dessinées ici.

Les fonctions notées par les lettres étoilées G_i^* and g_i^* , à l'intérieur des cartouches, représentent les modèles internes des fonctions biomécaniques G_i et g_i . Les signaux notés par les lettres étoilées α_i^* and F_i^{D*} sont des copies internes des activités des motoneurones α_i , et des forces voulues F_i^V .

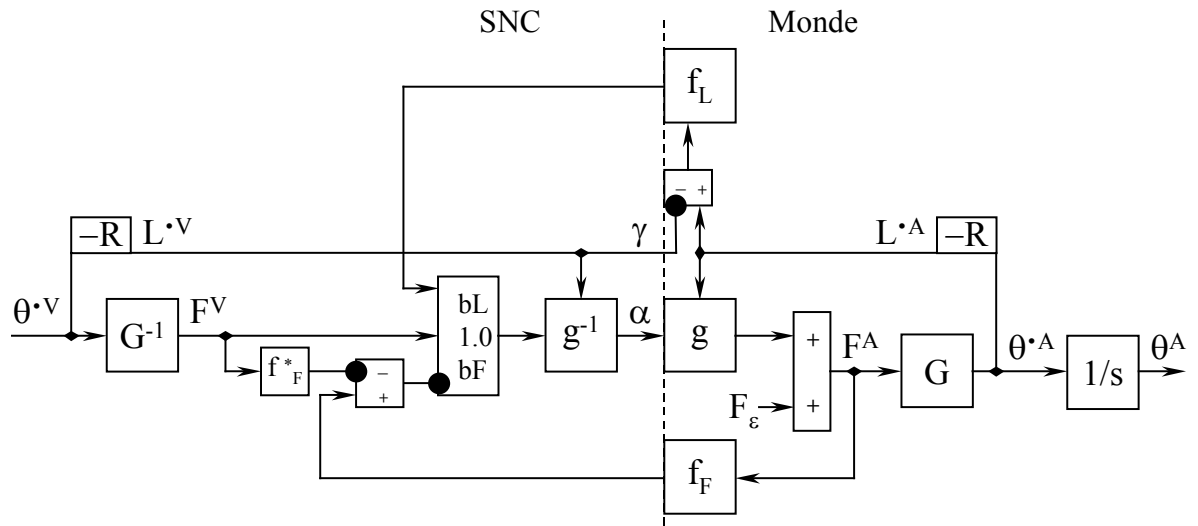
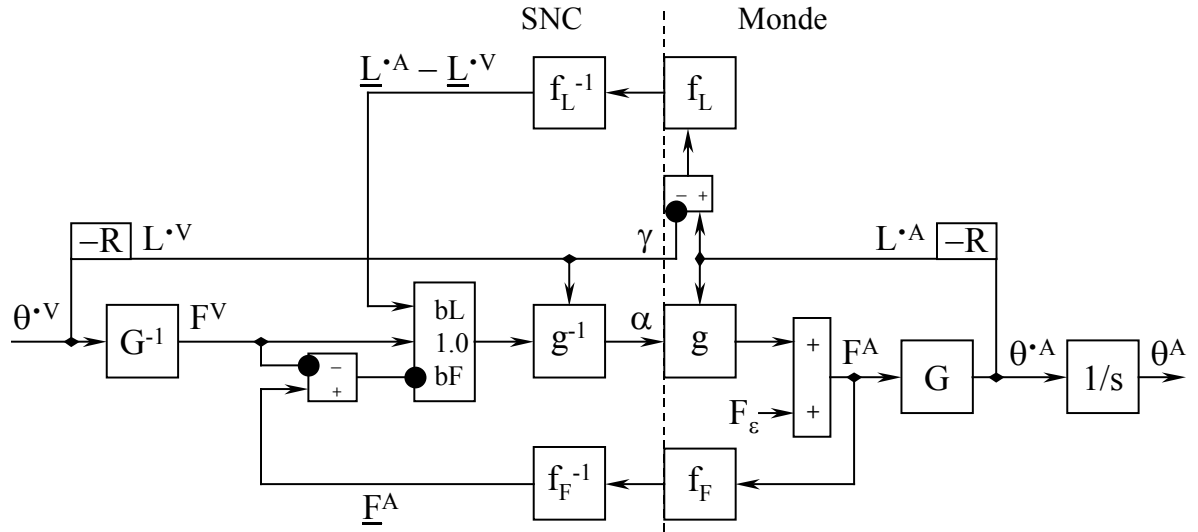


Figure 5. Circuit général des voies sensorielles et moteurs qui commandent un muscle.

Mêmes conventions que dans les figures précédentes. Les cartouches rectangulaires verticaux représentent des éléments sommateurs. Les connexions positives (flèches) sont interprétées anatomiquement comme des terminaisons d'axones excitateurs, et les connexions négatives (points noirs) comme des terminaisons d'axones inhibiteurs. Les retards de transmission sont négligés. La ligne tiretée verticale montre la limite du SNC et du monde.

A droite de cette ligne, dans le monde, f_F et f_L notent les fonctions de transfert des organes sensoriels, respectivement celle des organes tendineux de Golgi qui mesurent la tension des muscles, et celle des fuseaux neuro-musculaires qui mesurent la longueur des muscles et leur vitesse d'allongement ou de raccourcissement. Du côté gauche, dans le SNC, le signal α issu de l'élément qui calcule g^{-1} , et le signal γ qui code la vitesse voulue, représenteraient les ordres moteurs issus respectivement des motoneurones alpha et gamma.

Les copies efférentes des ordres moteurs et les signaux sensoriels peuvent être comparés au moyen de deux modèles alternatifs :

Calcul des représentations centrales des variables du mouvement.

Les signaux issus des organes sensoriels sont supposés traités par des circuits, situés dans les voies sensorielles, capables de calculer des fonctions inverses approximées f_F^{-1} et f_L^{-1} des fonctions des organes sensoriels f_F et f_L .

Ainsi, des représentations internes des variables cinématiques sont calculées : \underline{F}^A note celle de la tension F^A du

muscle, et $\underline{L}^A - \underline{L}^V$ celle du signal mesuré par les fuseaux neuro-musculaires. Les différences $F^V - \underline{F}^A$ et

$\underline{L}^A - \underline{L}^V$ sont envoyées, avec les gains b_F , et b_L respectivement, au circuit qui calcule une fonction inverse g^{-1} .

Ainsi les effets des perturbations sont contrecarrés, mais les réflexes stabilisants n'empêchent pas les mouvements volontaires.

Anticipation des signaux sensoriels.

Le Système Nerveux Central prévoirait les signaux sensoriels induits par les mouvements volontaires. Un modèle interne f_F^* des organes sensoriels f_F traiterait une copie efférente du signal moteur codant la force voulue, et produirait une évaluation du message sensoriel attendu. La différence $f_F^* F^V - f_F F^A$ entre les valeurs attendue et observée du signal sensoriel serait calculée, et, si elle n'était pas nulle, déclencherait des mouvements compensatoires s'opposant seulement aux perturbations mais pas aux mouvements volontaires. La différence

$\underline{L}^A - \underline{L}^V$ serait mesurée directement par les fuseaux neuro-musculaires, comme dans le cas précédent, mais, pour l'homogénéité des traitements des diverses informations sensorielles, l'existence d'une fonction inverse approximée f_L^{-1} n'est pas supposée.

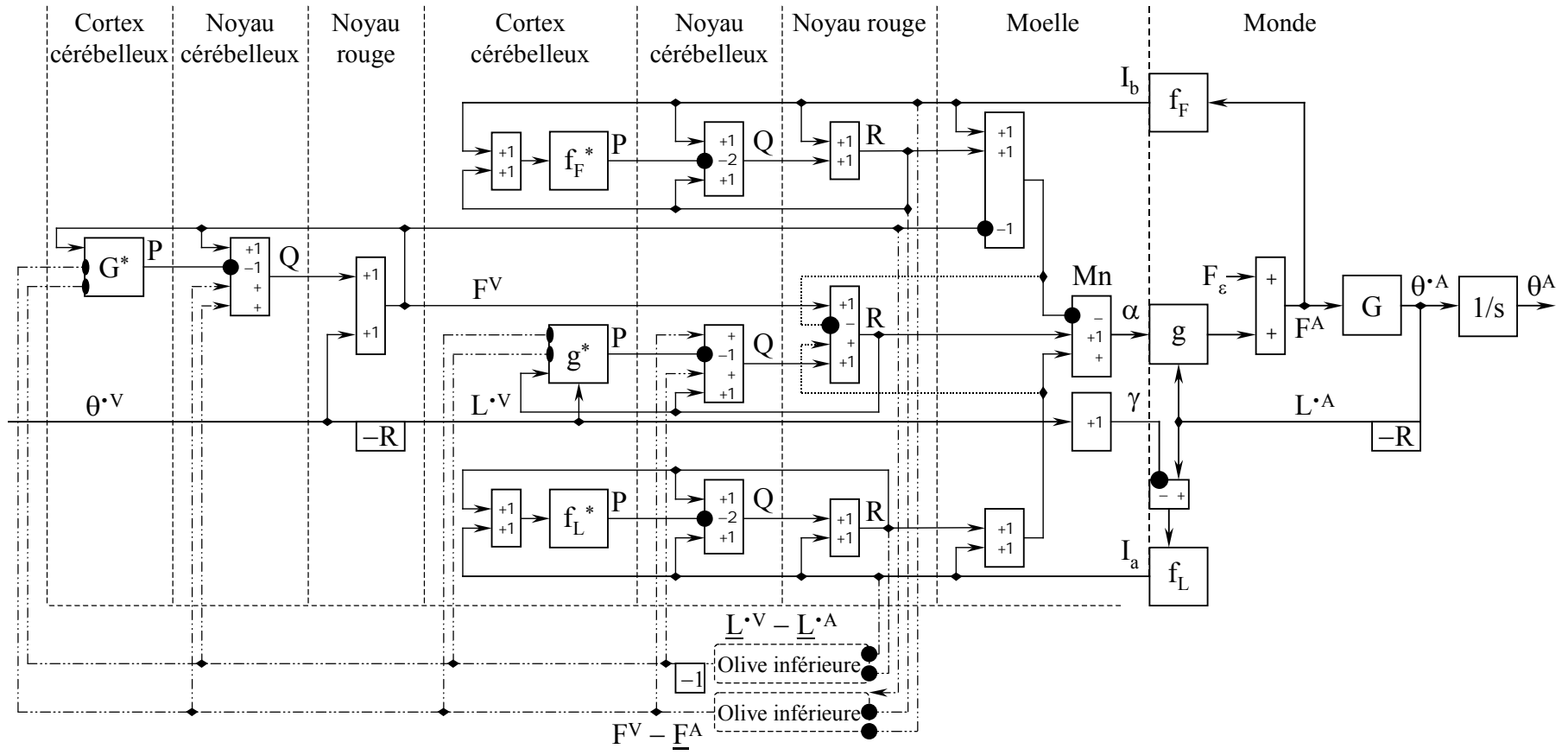


Figure 6. Circuit développé des voies sensorielles et motrices qui commandent un muscle.

Mêmes notations que dans la figure précédente. La ligne tiretée verticale placée le plus à droite figure la limite du SNC et du monde. A droite, f_F et f_L notent les fonctions de transfert des organes sensoriels, respectivement celle des organes tendineux de Golgi qui mesurent la tension des muscles, et celle des fuseaux neuro-musculaires qui mesurent la longueur des muscles et leur vitesse d'allongement ou de raccourcissement. Du côté gauche, dans le SNC, le signal α et le signal γ représenteraient les ordres moteurs issus respectivement des motoneurones alpha et gamma.

Le modèle général de la figure 5 A est ici développé, pour montrer explicitement les circuits qui calculent des fonctions inverses approximées, selon le patronne de connexions montré sur les figures 2 C et 4. Les fonctions notées par les lettres étoilées G^* et g^* , f_F^* et f_L^* , à l'intérieur des cartouches, représentent les modèles internes des fonctions biomécaniques G et g , et des fonctions des organes sensoriels f_F et f_L . La configuration du circuit permet de calculer les fonctions inverses approximées G^{-1} et g^{-1} de la biomécanique du membre et des muscles, et de calculer de même des fonctions inverses f_F^{-1} et f_L^{-1} de celles des organes sensoriels. Ainsi, des signaux issus des organes sensoriels sont traités dans les voies sensorielles.

Les copies efférentes des ordres moteurs F^D et \dot{L}^V sont envoyés aux voies sensorielles, et la vitesse d'allongement ou de raccourcissement voulue \dot{L}^V est codée dans les activités des motoneurones gamma.

Les différences $F^V - \underline{F}^A$ et $\dot{L}^V - \dot{\underline{L}}^A$ sont calculées à partir des représentations internes des forces et des vitesses réelles. Elles sont envoyées, comme signaux d'erreur, aux motoneurones alpha et au circuit qui calcule la fonction inverse g^{-1} (ligne pointillée). Les signes des gains des réflexes sont indiqués à l'intérieur du cartouche qui représente les motoneurones et noté Mn, mais pas les valeurs des gains, qui peuvent varier dans un intervalle étendu. Ainsi, les gains b_F , et b_L de la figure 5 paraissent ici distribués sur plusieurs gains du circuit global (cf. Annexe C et fig. 9).

Les différences $F^V - \underline{F}^A$ et $\dot{L}^V - \dot{\underline{L}}^A$ sont aussi envoyés, comme signaux d'erreur, à l'Olive Inférieure. Les lignes interrompues qui partent du cartouche noté "Olive Inférieure" et vont aux modèles internes G^* et g^* représentent les fibres grimpantes qui apportent les signaux professeurs au Cortex Cérébelleux modélisé par des ANNs. Aux points d'entrée dans les ANNs, les points noirs ovales verticaux symbolisent l'induction de la dépression à long terme (LTD) par les fibres grimpantes dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje.

Pour compléter l'interprétation anatomique, des terminaisons de fibres grimpantes sur des neurones des Noyaux Cérébelleux sont aussi figurés, quoique seul l'apprentissage qui a lieu dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje soit modélisé ici.

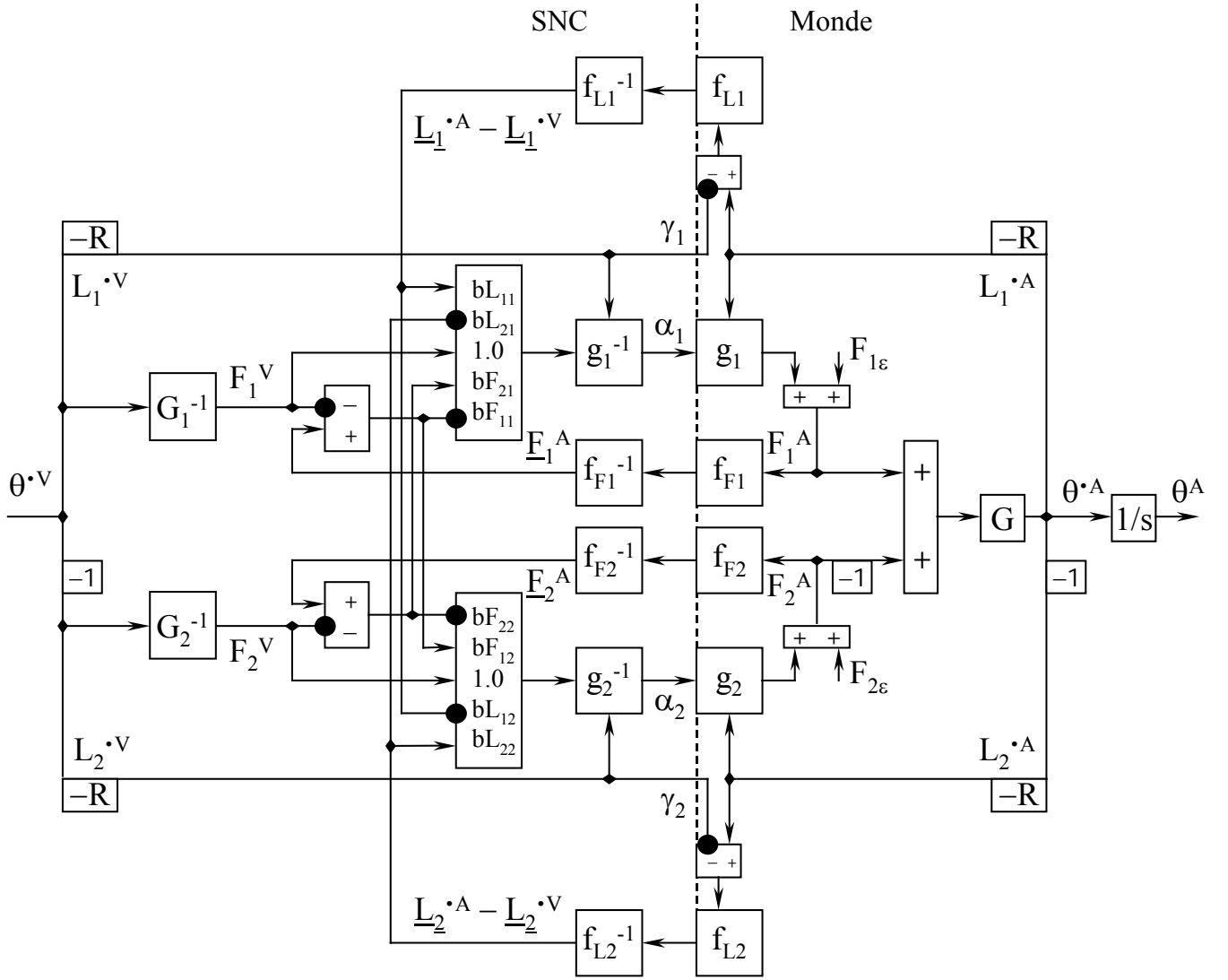


Figure 7. Circuit général des voies sensorielles et moteurs commandant deux muscles.

Des copies efférentes des ordres moteurs sont comparées aux signaux sensoriels, comme sur la figure 5 A.

Puisque deux muscles agissent sur l'articulation, deux indices sont utilisés, i et j , égaux à 1 ou à 2. L'indice i indique le muscle auquel un signal prémoteur ou moteur, volontaire, est envoyé, ou duquel un signal sensoriel provient, et l'indice j indique le muscle auquel un signal moteur réflexe est envoyé.

La ligne tiretée verticale montre la limite du Système Nerveux et du monde. Du côté droit, dans le monde, f_{Fi} et f_{Li} notent les fonctions de transfert des organes sensoriels, respectivement des organes tendineux de Golgi qui mesurent la tension du muscle i , et des fuseaux neuro-musculaires qui mesurent la longueur et la vitesse d'allongement ou de raccourcissement du muscle. Du côté gauche, dans le SNC, le signal α_i issu de l'élément qui calcule g_i^{-1} , et le signal γ_i qui code la vitesse voulue, représenteraient les ordres moteurs issus respectivement des motoneurones alpha et gamma.

Les signaux issus des organes sensoriels sont supposés traités par des circuits, situés dans les voies sensorielles, capables de calculer des fonctions inverses approximées f_{Fi}^{-1} et f_{Li}^{-1} des fonctions des organes sensoriels f_{Fi} and f_{Li} .

Ainsi, des représentations internes des variables cinématiques sont calculées : \underline{F}_i^A note celle de la tension F_i^A du

muscle i , et $\underline{L}_i^A - \underline{L}_i^V$ celle du signal mesuré par les fuseaux neuro-musculaires. Les différences $F_i^V - \underline{F}_i^A$ et

$\underline{L}_i^A - \underline{L}_i^V$ sont envoyées, avec les gains b_{Fij} , et b_{Lij} respectivement, au circuit qui calcule une fonction inverse g_i^{-1} .

Ainsi les effets des perturbations sont contrecarrés, mais les réflexes stabilisants n'empêchent pas les mouvements volontaires.

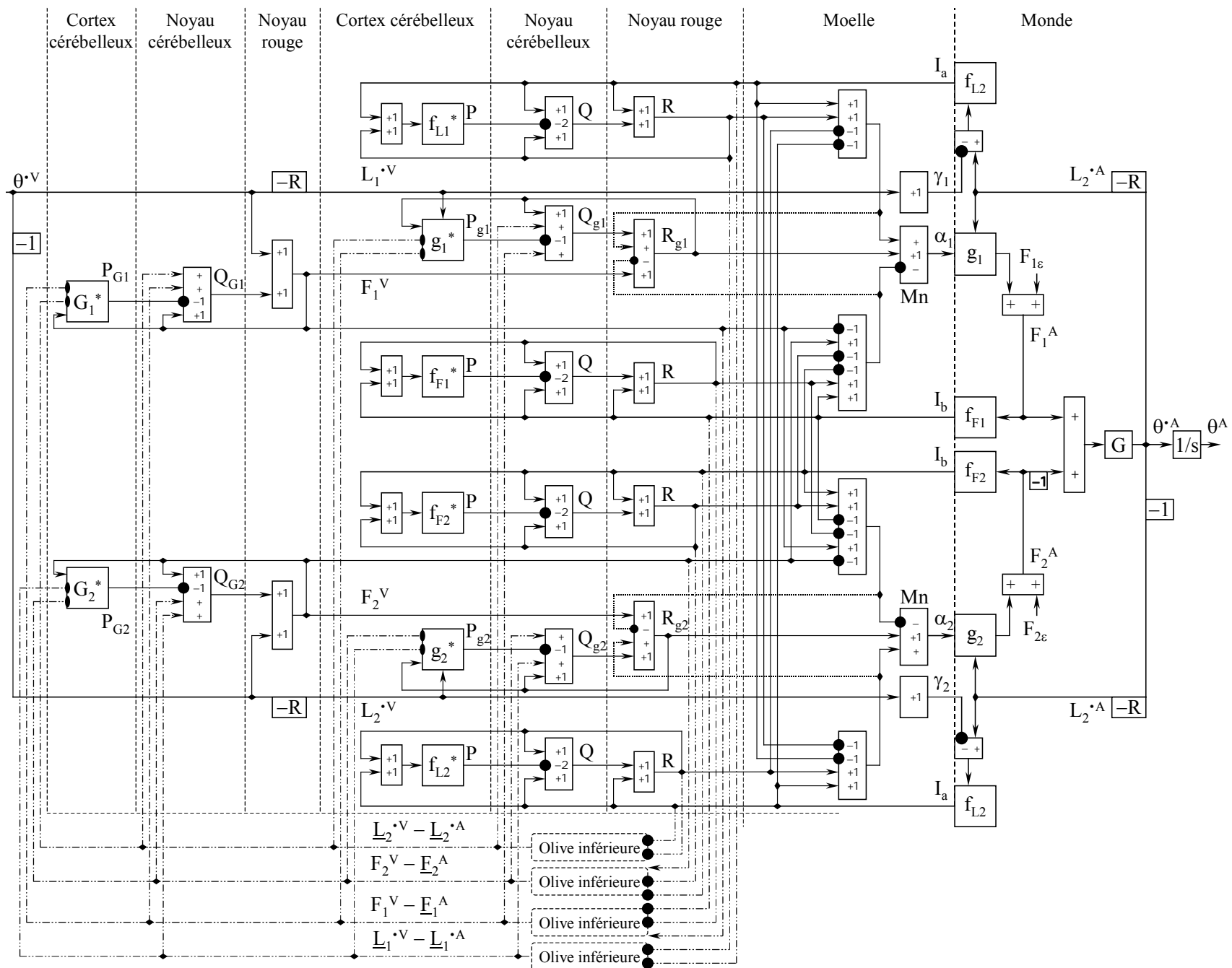


Figure 8. Modèle développé des voies sensorielles et motrices capables de commander deux muscles.

Ce circuit résulte de la duplication de celui de la figure 6 selon le modèle de la figure 7, pour commander et contrôler les mouvements d'une tringle actionnée par deux muscles antagonistes. Mêmes notations que dans la figure précédente. L'indice i indique le muscle auquel un signal prémoteur ou moteur, volontaire, est envoyé, ou duquel un signal sensoriel provient, et l'indice j indique le muscle auquel un signal moteur réflexe est envoyé.

La ligne tirée verticale placée le plus à droite figure la limite du SNC et du monde. Du côté droit, dans le monde, f_{Fi} et f_{Li} notent les fonctions de transfert des organes sensoriels, respectivement des organes tendineux de Golgi qui mesurent la tension du muscle i , et des fuseaux neuro-musculaires qui mesurent la longueur et la vitesse d'allongement ou de raccourcissement du muscle. Du côté gauche, dans le SNC, le signal α_i issu de l'élément qui calcule g_i^{-1} , et le signal γ_i qui code la vitesse voulue, représenteraient les ordres moteurs issus respectivement des motoneurones alpha et gamma.

Ainsi, les gains b_{Fi} et b_{Li} de la figure 7 paraissent ici distribués sur plusieurs gains du circuit global (cf. Annexe C et fig. 9).

Les fonctions notées par les lettres étoilées G_i^* et g_i^* , f_{Fi}^* et f_{Li}^* , à l'intérieur des cartouches, représentent les modèles internes des fonctions biomécaniques G et g_i , et des fonctions des organes sensoriels f_F et f_L . La configuration du circuit permet de calculer les fonctions inverses approximées G^{-1} et g_i^{-1} de la biomécanique du membre et des muscles, et de calculer de même des fonctions inverses f_{Fi}^{-1} et f_{Li}^{-1} de celles des organes sensoriels. Ainsi, des signaux issus des organes sensoriels sont traités dans les voies sensorielles, et des représentations internes des variables cinématiques sont calculées.

Les différences $F_i^V - \underline{F}_i^A$ et $\underline{L}_i^A - \underline{L}_i^V$ sont calculées à partir des représentations internes des forces et des vitesses réelles. Elles sont envoyées aux motoneurones et au circuit qui calcule les fonctions inverses g_i^{-1} (via les connexions dessinées en lignes pointillées, comparables aux voies spino-rubrales). Si elles ne sont pas nulles, elles déclenchent des mouvements compensatoires qui s'opposent seulement aux perturbations mais pas aux mouvements volontaires. Ainsi, les effets des perturbations sont contrecarrés, mais les réflexes stabilisants n'empêchent pas les mouvements volontaires. Ces différences sont aussi envoyées, comme signaux d'erreur, à l'Olive Inférieure. Les lignes interrompues qui partent du cartouche noté "Olive Inférieure" et vont aux modèles internes G_i^* et g_i^* représentent les fibres grimpanes qui apportent les signaux professeurs au Cortex Cérébelleux modélisé par des ANNs. Pour compléter l'interprétation anatomique, des terminaisons de fibres grimpanes sur des neurones des Noyaux Cérébelleux sont aussi figurés, quoique seul l'apprentissage qui a lieu dans les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje soit modélisé ici.

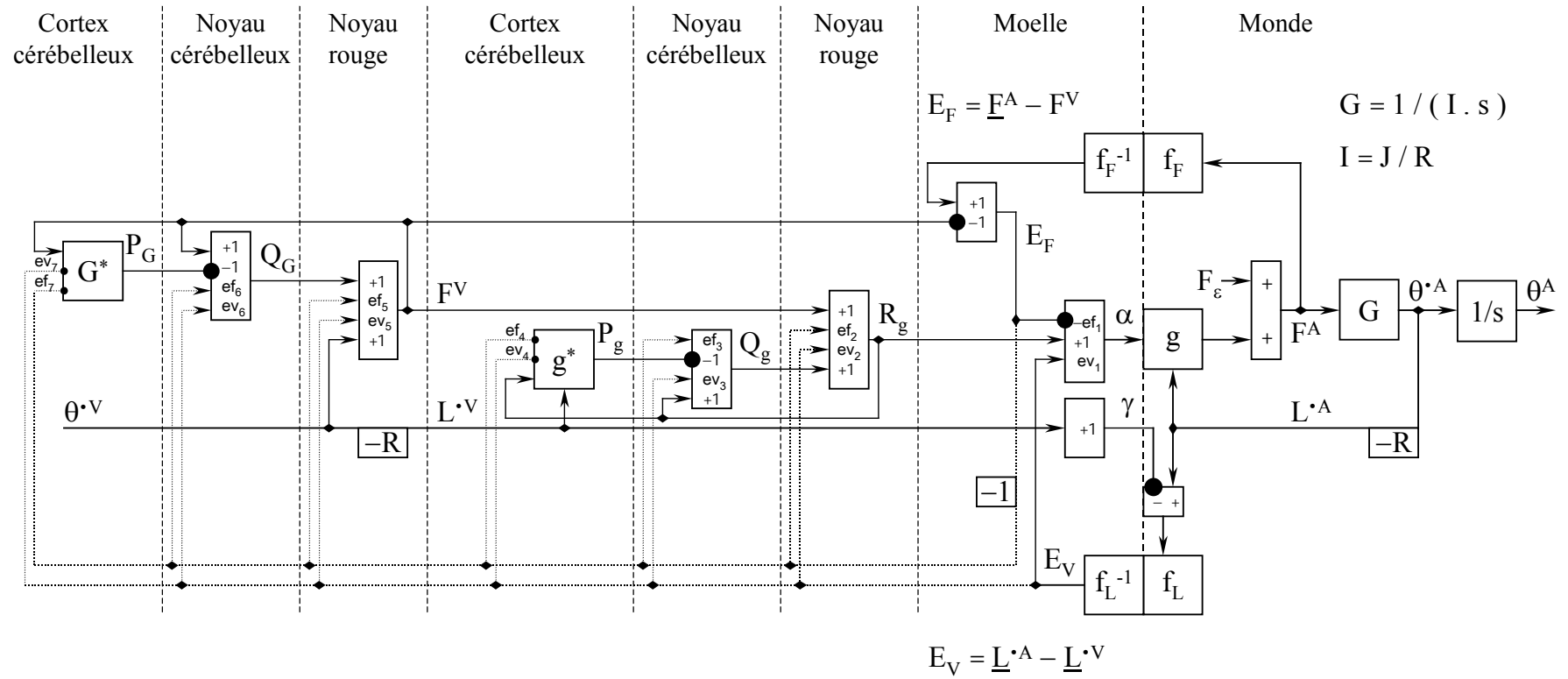


Figure 9. Diverses voies des réflexes et des réactions sensorimotrices qui contrôlent un muscle.

Les diverses voies possibles des réflexes et des réactions sensorimotrices qui contrôlent un muscle sont montrées, selon le modèle de connectivité de la figure 6.

Mêmes notations que dans la figure précédente. La ligne tiretée verticale placée le plus à droite figure la limite du SNC et du monde. A droite, f_F et f_L notent les fonctions de transfert des organes sensoriels, respectivement celle des organes tendineux de Golgi qui mesurent la tension des muscles, et celle des fuseaux neuro-musculaires qui mesurent la longueur des muscles et leur vitesse d'allongement ou de raccourcissement. Du côté gauche, dans le SNC, le signal α et le signal γ représenteraient les ordres moteurs issus respectivement des motoneurones alpha et gamma.

Des copies efférentes des ordres moteurs F^D et \dot{L}^V sont envoyées aux voies sensorielles, et la vitesse d'allongement ou de raccourcissement voulue \dot{L}^V est codée dans les activités des motoneurones gamma.

Les fonctions notées par les lettres étoilées G^* et g^* à l'intérieur des cartouches, représentent les modèles internes des fonctions biomécaniques G et g . La configuration du circuit permet de calculer les fonctions inverses approximées G^{-1} et g^{-1} de la biomécanique du membre et des muscles.

Cette figure ne détaille pas les voies sensorielles dans lesquelles les fonctions inverses approximées f_F^{-1} et f_L^{-1} des fonctions biomécaniques des organes sensoriels sont calculées. Les circuits d'apprentissage via l'Olive Inférieure ne sont pas représentés non plus.

Les erreurs estimées du mouvement sont les différences $E_F = F^V - \underline{F}^A$ et $\dot{E}_V = \dot{\underline{L}}^A - \dot{\underline{L}}^V$, calculées à partir des représentations internes des forces et des vitesses réelles. Elles sont envoyées aux motoneurones et aux circuits qui calculent les fonctions inverses g^{-1} et G^{-1} avec respectivement les poids d'entrée ev_k et ef_k , l'indice k variant de 1 à 7 selon le site d'entrée. Les valeurs des gains b_F , et b_L de la figure 5 A sont ici distribuées sur les valeurs de tous ces poids, dont le taux de compensation des perturbations dépend, comme détaillé dans l'annexe C.

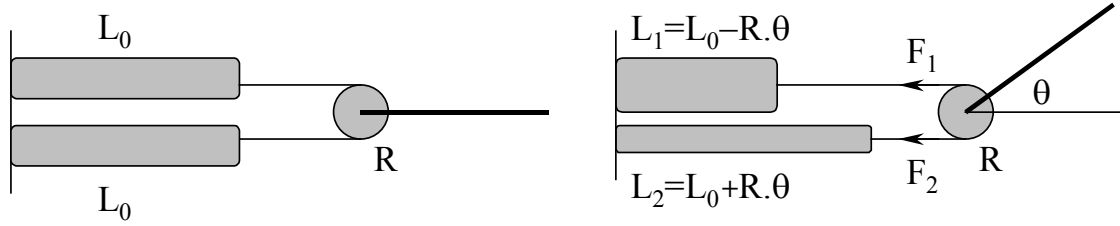


Figure 10 : Représentation schématique du dispositif expérimental.

Deux muscles pneumatiques de McKibben tirent sur les extrémités opposées d'une chaîne engrenée à un pignon de rayon R . Les deux muscles sont fabriqués pour avoir la même longueur initiale L_0 quand la pression P_0 est la même dans les deux. Cette condition définit la position de repos de la tringle (à gauche sur la figure). Les pressions dans les muscles 1 et 2 sont changées indépendamment, respectivement des quantités ΔP_1 et ΔP_2 , de sorte que les forces F_1 et F_2 exercés par les muscles et leurs longueurs L_1 et L_2 changent simultanément, ce qui fait la tringle tourner par un angle θ . À la fin d'un mouvement, un nouvel état d'équilibre est atteint et les deux forces sont encore égales et opposées (à droite sur la figure).

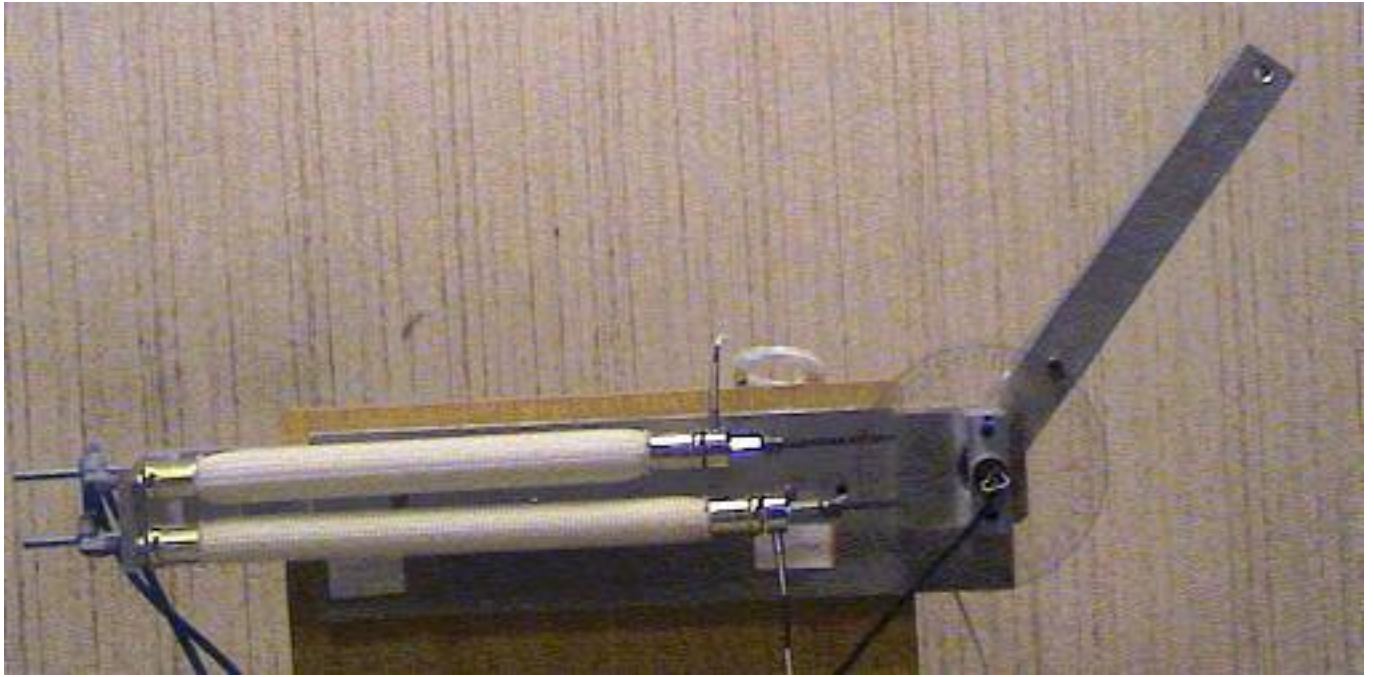


Figure 11 : Photographie du dispositif expérimental.
Les capteurs de force sont placés entre chaque muscle et l'extrémité de la chaîne.

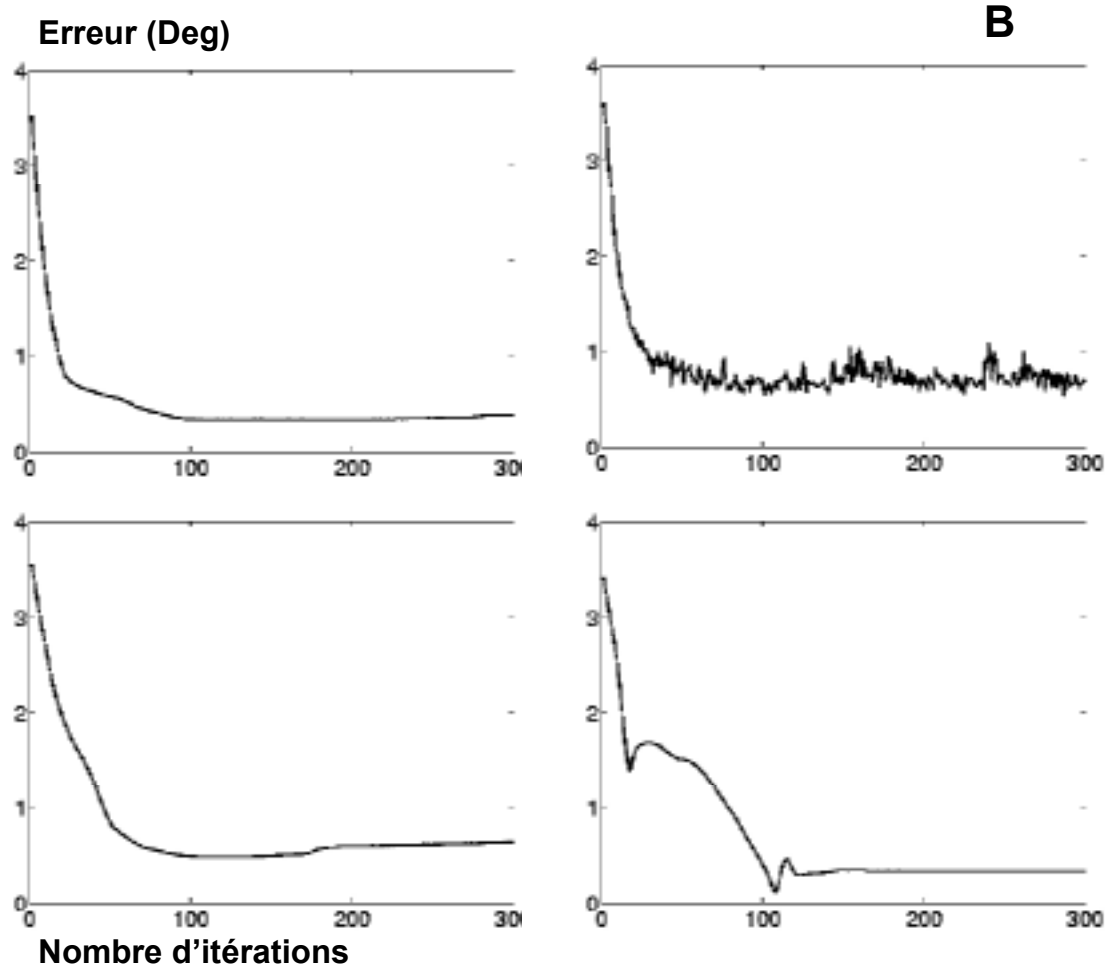
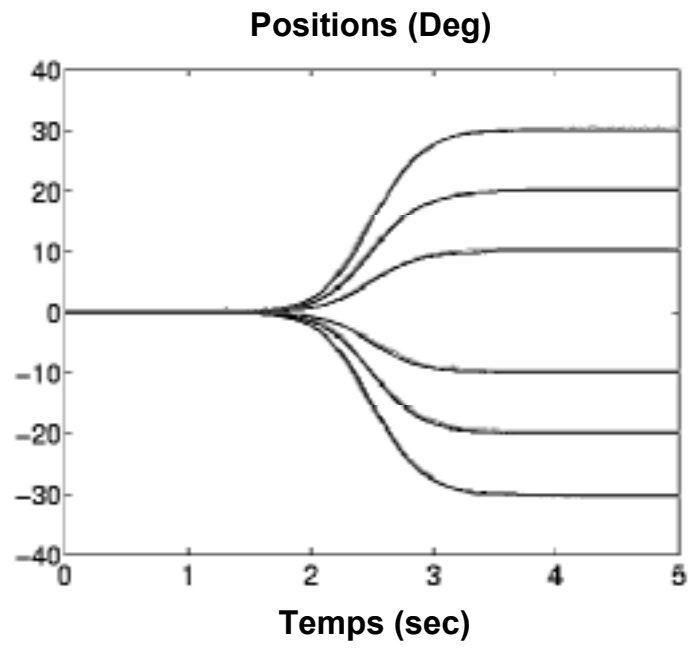


Figure 12. Mouvements de pointage commandés en boucle ouverte après apprentissage

Le signal pré moteur de vitesse est modélisé par une courbe de Poisson.

A. Diagramme du haut : mouvements de pointage angulaire voulus (ligne grise) et effectués. (ligne noire), après apprentissage supervisé sur les poids v_{ij} à l'étage de sortie de l'ANN représentant les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje.

Abscisse : temps en secondes. Ordonnée : position angulaire en degrés.

B. Diagrammes du bas : Évolution de l'erreur de pointage au cours de l'apprentissage.

Abscisse : nombre d'itérations. Ordonnée : erreur quadratique moyenne de pointage sur l'ensemble des 10 mouvements utilisés pour l'apprentissage, en degrés.

Diagramme supérieur gauche : pendant l'apprentissage sur les poids v_{ij} , à l'étage de sortie des ANNs interprétés comme les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, les signaux professeurs sont calculés à partir des

erreurs du mouvement de pointage, estimées par les différences $E_F = F^V - \underline{F}^A$ et $\dot{E}_V = \dot{\underline{L}}^A - \dot{\underline{L}}^V$, elles-mêmes calculées à partir des représentations internes des forces et des vitesses réelles. Ces signaux professeurs sont envoyés aux circuits qui calculent les fonctions inverses g_i^{-1} and G_i^{-1} , comme montré sur la figure 8.

Diagramme supérieur droit : Même apprentissage que celui illustré par le diagramme supérieur gauche, mais tandis qu'un bruit rose d'amplitude égal à 10% de la valeur maximale du signal d'entrée pré moteur de vitesse est ajouté aux sites d'entrée des ANNs. Les mouvements sont moins précis et plus irréguliers, mais le processus d'apprentissage converge encore.

Diagramme inférieur gauche : Apprentissage lorsque le signal professeur, calculé à partir de la différence $E_F = F^V - \underline{F}^A$, est envoyé aux circuits qui calculent la fonction inverse G_i^{-1} , et que le signal professeur calculé à

partir des différences $\dot{E}_V = \dot{\underline{L}}^A - \dot{\underline{L}}^V$ et $E_V = \underline{L}^A - \underline{L}^V$ est envoyé aux circuits qui calculent la fonction inverse g_i^{-1} .

Diagramme inférieur droit : Réciproquement, apprentissage lorsque le signal professeur, calculé à partir de la différence $E_F = F^V - \underline{F}^A$, est envoyé aux circuits qui calculent la fonction inverse g_i^{-1} , et que le signal

professeur calculé à partir des différences $\dot{E}_V = \dot{\underline{L}}^A - \dot{\underline{L}}^V$ et $E_V = \underline{L}^A - \underline{L}^V$ est envoyé aux circuits qui calculent la fonction inverse G_i^{-1} .

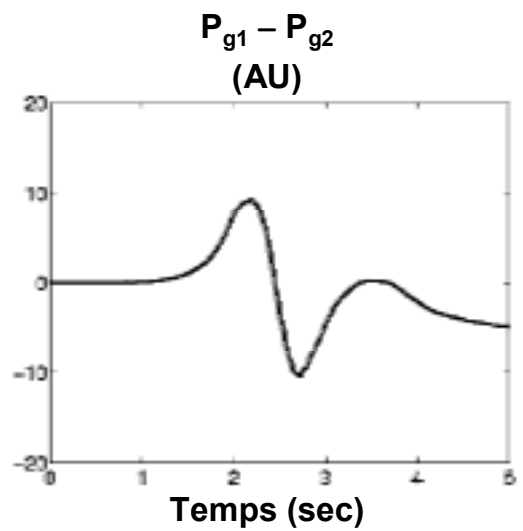
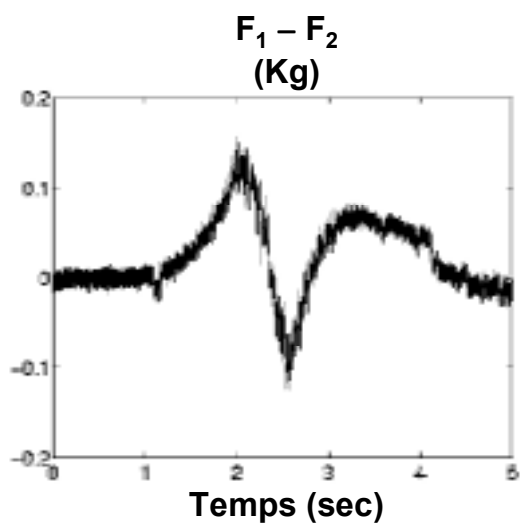
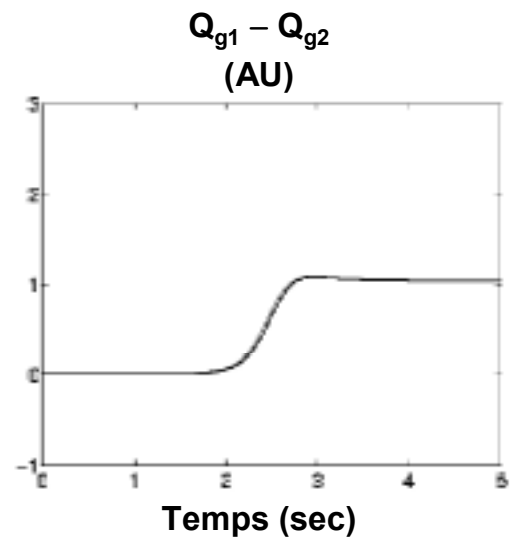
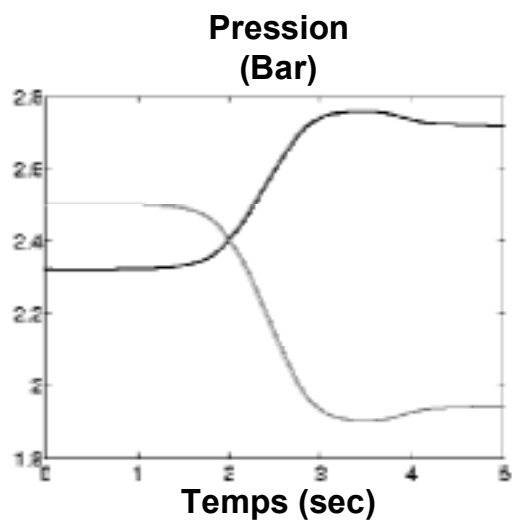
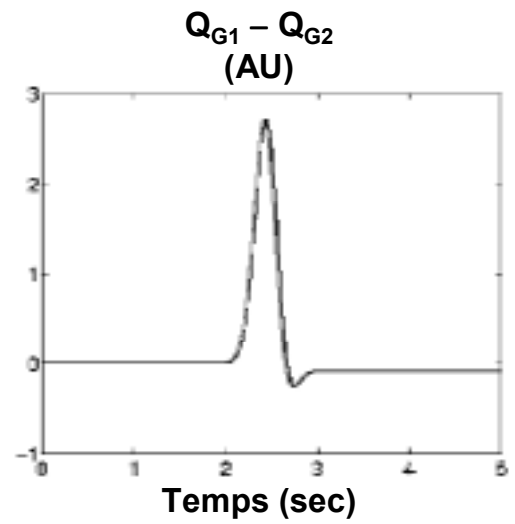
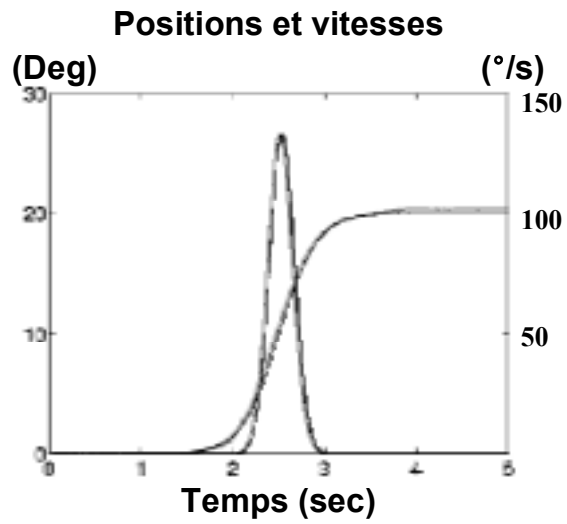


Figure 13. Performance et signaux internes pendant un mouvement angulaire de pointage commandé en boucle ouverte, après apprentissage supervisé dans les ANNs du circuit montré sur la figure 8.

La figure montre un mouvement angulaire de pointage commandé en boucle ouverte, et des signaux en divers sites du modèle, après apprentissage supervisé sur les poids v_{ij} dans les sites qui représentent les arborisations des cellules de Purkinje.

Abscisse, pour tous les diagrammes : temps en secondes.

Rangée du haut :

Diagramme de gauche : Positions angulaires voulues (lignes grises) et atteintes (lignes noires) en degrés (échelle de gauche). Vitesses en degrés par seconde (échelle de droite).

Diagramme de droite : différence entre les signaux Q_{G1} et Q_{G2} , qui sont les signaux de sortie des éléments sommateurs représentant des neurones d'un Noyau Cérébelleux, vraisemblablement le Noyau Interposé. Ce décours temporel ressemble à celui de la vitesse angulaire. UA : unités arbitraires, les mêmes pour tous les diagrammes.

Rangée du milieu :

Diagramme de gauche : pressions (exprimées en barres) dans le muscle 1 (ligne noire, trace déviée vers le haut) et dans le muscle 2 (ligne grise, trace déviée vers le bas), reflétant les activités α_1 et α_2 des motoneurones qui innervent le muscle 1 (ligne noire, trace déviée vers le haut) et le muscle 2 (ligne grise, trace déviée vers le bas).

Puisqu'aucune perturbation ne se produit, ces signaux peuvent être aussi interprétés comme les signaux de sortie R_{g1} et R_{g2} des éléments sommateurs représentant des neurones du Noyau Rouge (partie magnocellulaire).

Diagramme de droite : différence entre les signaux de sortie Q_{g1} et Q_{g2} des éléments sommateurs représentant des neurones d'un Noyau Cérébelleux, vraisemblablement aussi le Noyau Interposé. Ce décours temporel ressemble à celui de la position angulaire.

AU : unités arbitraires.

Rangée du bas :

Diagramme de gauche : différence entre les forces exercées par le muscle 1 et par le muscle 2, en kilogrammes.

Diagramme de droite : différence entre les signaux de sortie P_{g1} et P_{g2} des ANNs qui représentent les folioles du Cortex Cérébelleux qui prévoient les forces. Ce décours temporel ressemble à celui du couple résultant.

AU : unités arbitraires.

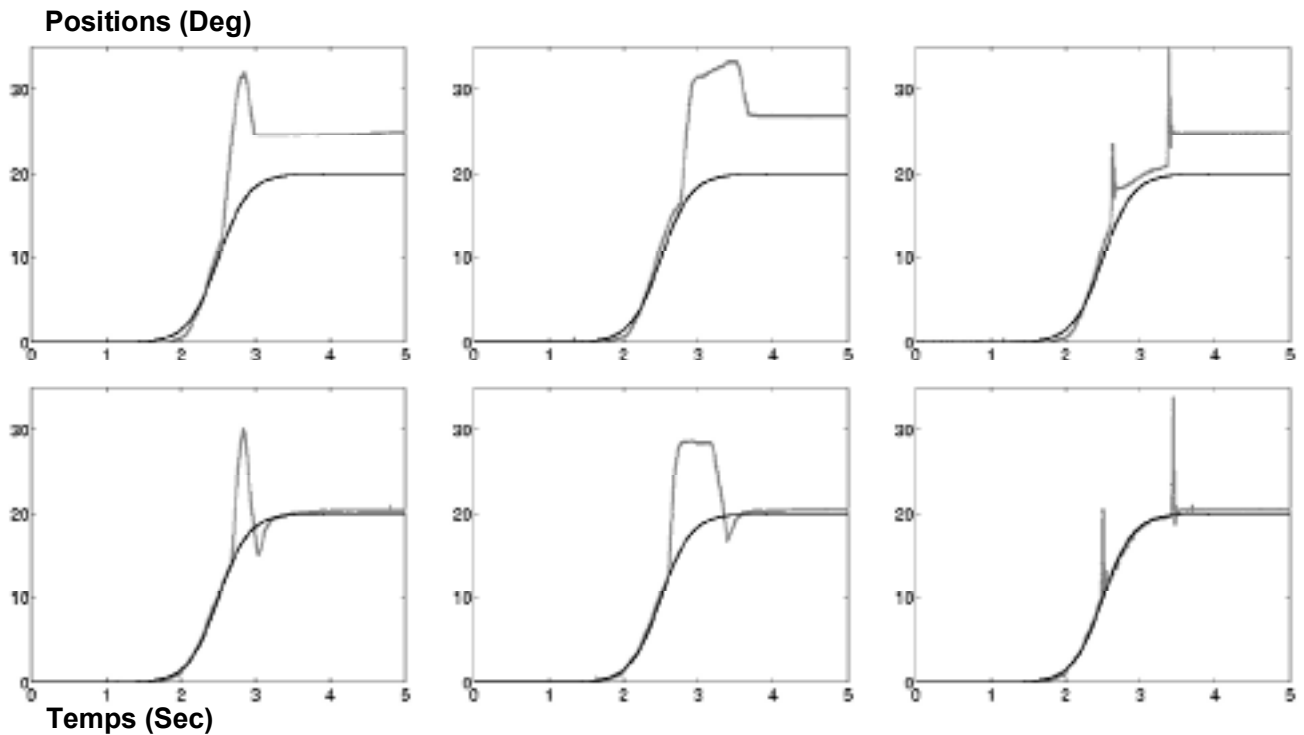


Figure 14. Effet des réflexes et des réactions sensorimotrices.

Pour tous les diagrammes : Abscisse, temps en secondes; Ordonnée, position en degrés.

Les mouvements sont perturbés en tirant brièvement sur la tringle, à la main. Chaque colonne montre un type de dérours temporel de la perturbation.

Rangée du haut : déplacements angulaires de la tringle, en l'absence des réflexes et des réactions sensorimotrices. Les perturbations dévient le mouvement de la tringle, qui n'atteint pas la position finale voulue. Un écart constant apparaît entre les position finales voulue et atteinte.

Rangée du bas : déplacements angulaires de la tringle, lorsque les réflexes et les réactions sensorimotrices sont actifs. Les réflexes et les réactions sensorimotrices compensent efficacement les perturbations, de sorte que, lorsque la tringle est libérée, elle atteint la position voulue après une seule petite oscillation.

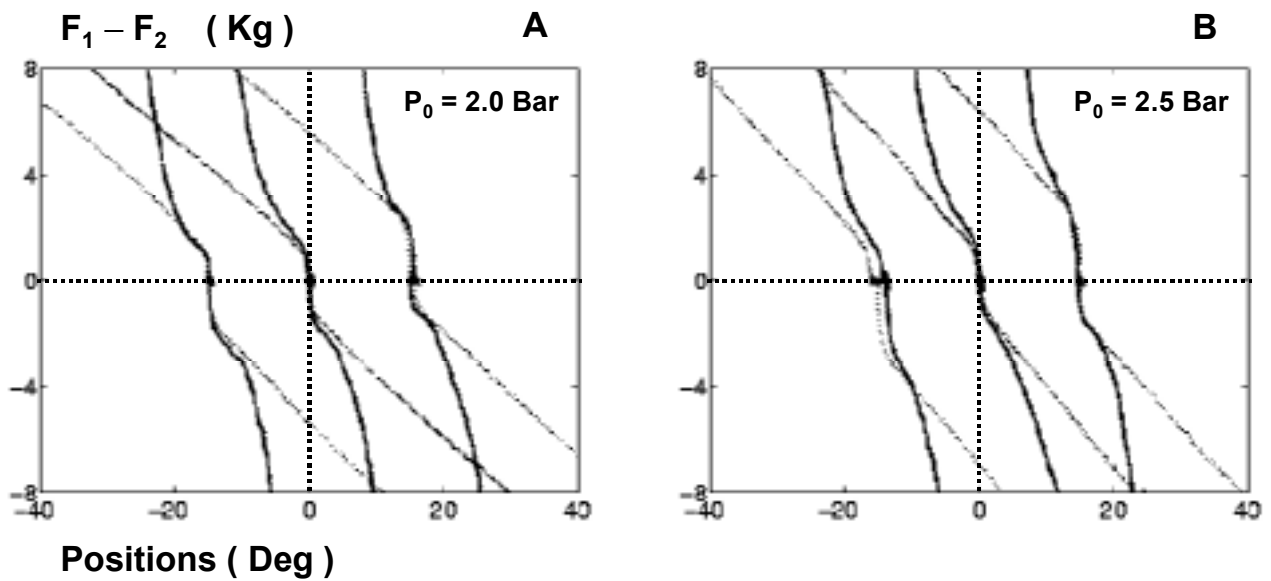


Figure 15. Courbes expérimentales de raideur statique de l'articulation

Abscisse : position en degrés. Ordonnée : différence des deux forces opposées (cette différence est proportionnelle au couple, puisque le rayon du pignon est constant).

Les tensions initiales des muscles sont fixées par les pressions initiales : 2 bars (A) et 2.5 bars (B). L'intersection de chaque courbe avec l'axe des abscisses indique une position angulaire d'équilibre de la tringle, d'où elle a été brièvement déplacée, à la main.

Les courbes tracent les forces obtenues sans (ligne pointillée) ou avec des réflexes et des réactions sensorimotrices (ligne continue). La raideur de l'articulation, mesurée par la pente de chaque courbe, est petite quand elle est seulement due aux propriétés mécaniques des muscles (si les réflexes et les réactions sensorimotrices ne sont pas en activité), et grande quand elle résulte aussi des réflexes et des réactions sensorimotrices. Elle augmente avec la pression initiale. Dans une condition donnée, les formes des courbes sont semblables aux diverses positions angulaires d'équilibre de la tringle.

Le Cervelet traite les signaux prémoteurs issus du Cortex cérébral moteur, de la Moelle épinière, du Collicule supérieur, etc., et envoie aux motoneurones, via le Noyau Rouge, des ordres moteurs qui assurent la précision des mouvements et l'efficacité des réflexes.