

Pierre Paul VIDAL[†], Jacques DROULEZ^{††}

Postures et chimères, ou la philosophie dans la salle de bain

Résumé : Illustré par l'analyse du contrôle postural dans la vie quotidienne, un plaidoyer pour « les représentations » en neurosciences fondé sur la spécificité des architectures neuro-fonctionnelles, en tant qu'élaborations du cerveau autonomes par rapport aux grandeurs physiques représentées.

Mots-clés : représentation, codage, objet, attribut, lien, erreur, chimère.

Abstract: Postures and chimereae, or philosophy in a bathroom. A plea for “representations” in neurosciences exemplified by an analysis of postural control and based on the specificity of neurofunctional structures as produced by the brain independently of represented physical variables.

Key words: representation, coding, object, attribute, binding, error, chimera.

Ce texte est l'œuvre commune d'un neurobiologiste et d'un psycho-physicien. Le premier a pris pour modèle d'étude du système nerveux central (SNC) le contrôle du regard et de la posture ; le second cultive un domaine dont la dénomination associe intimement le mental et le réel, ce qui pourra apparaître comme une chimère aux yeux du philosophe. Nous remercions les organisateurs de ce colloque, et en particulier Jean-Luc Petit, de nous avoir encouragés à sortir de notre prudence neurobiologique habituelle pour aborder un langage plus spéculatif dont on voudra bien nous pardonner l'imprécision.

INTRODUCTION

Un *homo sapiens sapiens* (R.D) glisse sur une inopportune savonnette dans sa salle de bain. Ce glissement, qui n'a rien de sémantique, débute au temps t . Le mouvement de sa tête est détecté en moins de une milliseconde (msec), par les capteurs vestibulaires situés au niveau de l'oreille interne. Cette information est ensuite transmise par les nerfs vestibulaires aux neurones des noyaux

[†] Dir du LNRS, 45 rue des Sts Pères, 75005 Paris.

^{††} Dir de Recherche au LPPA, Collège de France.

vestibulaires (les neurones vestibulaires secondaires), dans le tronc cérébral, à $t+3$ msec. L'existence d'une chute en cours est signalée au cortex 3 msec plus tard, soit 6 msec après le début de la catastrophe. Les premières contractions musculaires destinées à stabiliser le regard débutent ensuite, à $t + 12$ msec au niveau des muscles extra-oculaires et à $t + 20$ msec au niveau des muscles du cou. A $t + 30$ msec les premières informations visuelles sur cette situation d'urgence commencent à être traitées. Enfin, à $t + 100$ msec les premières contractions au niveau des muscles squelettiques du tronc, des bras et des jambes mettent en œuvre une tentative, que l'on espérera heureuse, de rattrapage.

— Question : que fait le SNC entre l'annonce de la chute au cortex à $t + 6$ msec et le début des contractions musculaires efficaces pour le rattrapage à $t + 100$ msec ?

— Réponse : il adopte une stratégie pour sauver ce qui peut encore l'être :

a- battre l'air de ses bras écartés en arquant le corps en arrière pour tenter, en vain, de retrouver la position initiale (fracture du bassin) ;

b- agripper le rideau de douche sur la droite, d'où chute sur le rebord de la baignoire à la suite du décrochage dudit rideau (fracture de trois côtes) ;

c- agripper le bord du lavabo sur la gauche (c'est la bonne solution si l'installation sanitaire est en état, ce qui est douteux).

— ou encore : le SNC élabore des *représentations* sur la chute, sur l'environnement considéré sous l'angle d'un monde de supports, d'arrêtes et de poignées (un monde de *chimères*) comme l'a soutenu Gibson¹ et la psychologie écologique ; il effectue un pari sur la meilleure solution à adopter, il affine ses représentations pour tenir compte du temps d'impact avec le monde physique, de la forme des objets à saisir etc. Il réussit à sauver ses os, ou il part à l'hôpital à cause de ses erreurs et nous espérons qu'elles lui seront profitables à l'avenir (apprentissage).

Notre texte se limitera à proposer quelques définitions des termes que nous venons d'employer (représentation, affinement des représentations, erreur sur les représentations, chimères) à la lumière des connaissances, encore parcellaires, de la neurobiologie et de la psychophysique. La justification de cette tentative est tirée d'une double constatation. Premièrement, les chutes demeurent la seconde cause de mortalité des adultes de plus de 60 ans (à cause de leurs suites). Deuxièmement, en dépit du temps écoulé très court (tout se passe en 100-200 msec), du caractère physique, voire charnel de l'expérience, et du fait qu'elle est susceptible de s'appliquer — à quelques variantes accessoires près — à toutes sortes d'êtres non

¹ Gibson, 1979.

humains, nous pensons que l'analyse de cet exemple de contrôle postural peut éclairer d'un jour original la notion ici débattue de représentation, ce qui suppose aussi possibilité d'erreur, d'illusion, voire de tromperie et d'im-posture.

1. TENTATIVE DE DÉFINITION

Essayons d'abord de préciser quelques caractéristiques de l'élaboration des représentations par le système nerveux central (SNC) et, accessoirement, de les confronter aux systèmes artificiels (ordinateurs, robots) dans la mesure où des tâches proches des comportements humains leur sont souvent assignées, et parce que des capacités analogues de représentation leur sont parfois attribuées. Notons, à titre de préambule, que le SNC ne se limite ni au cortex, ni au cerveau mais comprend aussi le tronc cérébral, le cervelet, la moelle épinière. Que celle-ci soit capable d'engendrer des comportements complexes est connu de longue date : une grenouille décapitée est capable de porter sa patte sur une partie de son corps sur laquelle a été déposée une substance urticante, ce qui implique que la moelle épinière élabore une forme de représentation de la surface corporelle.

Nous avons bien conscience d'avancer sur un terrain philosophiquement miné en employant ici le mot « représentation », en l'associant de plus à des structures telles que la moelle épinière de la grenouille et à des comportements comme le grattage ou le contrôle de l'équilibre. On nous objectera sans doute que le concept de représentation ne concerne que les sphères éthérées de la cognition humaine, ou encore qu'il n'est d'aucune utilité pour comprendre le fonctionnement du cerveau. Nous pensons cependant que nous avons besoin d'une notion que nous appellerons faute de mieux « représentation », bien qu'il ne s'agisse ni de théâtre ni de politique, pour décrire le fait que nous observons dans le système nerveux une activité organisée, que cette organisation correspond à des schémas sensori-moteurs coordonnés et permet à l'organisme d'interagir efficacement avec son environnement.

Nous proposons donc de définir une représentation comme *l'expression d'une relation entre un objet ou ses propriétés (réelles ou supposées) et un ensemble structuré de signaux émis ou mémorisés par un système matériel appelé système de représentation.*

Le mot *expression* est à prendre ici au sens d'une production apte au partage, à la communication : il signifie que la relation exprimée est utile ou utilisable par d'autres systèmes de traitement ou de représentation, notamment par ceux qui déterminent et contrôlent l'action et par conséquent l'interaction physique avec l'objet de la représentation. Il permet par exemple d'exclure l'ADN des systèmes de représentation de l'organisme, puisque les informations qui y sont mémorisées (et éventuellement échangées) n'expriment pas

directement de relation avec le phénotype. En revanche, notre définition s'applique à la représentation d'un nombre réel en virgule flottante dans la mémoire d'un ordinateur, ou encore à la représentation du champ de vitesse d'une séquence d'images par la distribution d'activités neuronales dans aire V5 (ou MT). La notion de structuration ou de formatage de l'information permet d'établir la distinction entre un signal porteur d'information (codage) et la représentation, ensemble organisé de signaux.

Plusieurs mécanismes biologiques rendent compte de l'aptitude au partage des représentations élaborées par le SNC :

A - l'établissement parallèle de représentations distribuées dans une même structure, c'est-à-dire, pour reprendre notre exemple, le reformatage des afférences vestibulaires primaires simultanément par plusieurs catégories de neurones vestibulaires secondaires ;

B - le routage de ces représentations (logique structurelle) par plusieurs faisceaux de sorties, vers différentes structures (cervelet, thalamus, noyaux moteurs, etc.) ;

C - la production de nouvelles représentations (logique computationnelle) au niveau de ces structures réceptrices d'informations.

Notons que la production de représentations aux niveaux A et C fait intervenir des variables temporelles (le décours instantané de la décharge des neurones), des variables structurelles (structure des neurones récipiendaires, patrons de leurs afférences) et des variables cachées comme leurs propriétés de membrane, leur environnement biochimique (neuromodulation), etc.

Cette définition de la représentation implique la mise en jeu de variables relationnelles et de liens entre les attributs. Les variables codées par les capteurs vestibulaires, si elles sont bien catégorisables par la physique newtonienne au niveau des capteurs, aboutissent à une production d'entités élaborées par les noyaux vestibulaires puis le thalamus, le cervelet, le cortex, etc., qui dépendent essentiellement des liens temporaires, des liens structurels qui unissent ces structures et des variables cachées qui les caractérisent (propriétés de membranes, neuromodulation, etc.). L'attribut physique : vitesse, accélération, position de la tête a disparu à la première synapse. Autre exemple emprunté au système visuel : une série de points immobiles reste énigmatique pour le sujet. Animé du mouvement adéquat, ce même groupe de points sera identifié instantanément comme un couple en train de danser la valse.

Dans le cadre des variables structurelles qui sous-tendent la production des représentations dans le SNC, il est intéressant de souligner qu'un neurone a besoin de ses connexions efférentes (ses cibles) pour coder de l'information, *sans pour autant que cela implique que ces liens soient porteurs de sens*. Ceci a sans doute des conséquences importantes sur la plasticité du SNC adulte.

Illustrons notre propos par une expérience du groupe du Pr Delgado-Garcia (Université de Séville). Les motoneurones extra-oculaires peuvent être détruits sélectivement par une toxine injectée dans les muscles extra-oculaires. À la suite de la disparition de ces motoneurones, les terminaisons des axones d'un groupe de neurones, les neurones internucléaires, se retrouvent dépourvues de leurs cibles. Cette déconnexion induit une prolifération des cellules gliales autour du corps cellulaire de ces neurones, ce qui les isole de leurs afférences. Ces afférences convoiaient les données indispensables à l'élaboration de l'information que les neurones internucléaires communiquaient aux motoneurones : la position de l'œil dans l'orbite. Les neurones internucléaires cessent donc de coder cette information et ne déchargent plus que de manière uniforme.

Quelques semaines passent : les terminaisons axoniques des neurones internucléaires établissent de nouveaux contacts synaptiques avec d'autres neurones. Les prolongements des cellules gliales, qui isolaient leurs corps cellulaires, se rétractent, ce qui permet une reconnexion des afférences de ces neurones. L'information nécessaire à la genèse d'un signal étant à nouveau disponible, les neurones internucléaires recommencent à coder la position de l'œil dans l'orbite².

Ce qui laisse songeur quant à la plasticité du SNC, c'est que les nouveaux neurones contactés à la place des motoneurones disparus, ont été élus en raison de leur seule proximité géographique. Les nouvelles cellules contactées ne sont pas impliquées dans l'oculomotricité, ou sont impliquées à un stade tel que l'information transmise par les neurones internucléaires est sans objet. Plus surprenant encore, les neurones internucléaires recommencent imperturbablement à coder la position de l'œil, si incohérente que soit cette information dans le contexte du nouveau réseau. En conclusion, les neurones internucléaires ont besoin d'interlocuteurs pour coder de l'information, mais il importe peu que ces interlocuteurs utilisent ou non cette information.

2. CORRÉLATION, CODAGE ET REPRÉSENTATION

Depuis les années cinquante, les électro-physiologistes peuvent recueillir les activités des neurones du SNC chez des animaux éveillés au cours de comportements plus ou moins complexes. En bref, le jeu consiste à établir des corrélations entre les décharges des neurones et certaines grandeurs physiques manipulées par le protocole.

La première question qui se pose est le statut de ces corrélations. Elles peuvent être pertinentes, ou non, et une expérience scientifique bien conduite aura l'ambition d'argumenter à ce sujet. Par exemple, les neurones des noyaux vestibulaires, peuvent modifier leur décharge en fonction de la température de l'oreille interne, sans que celle-ci soit

² de la Cruz et al, 1993.

une variable pertinente pour comprendre leur fonction. Il s'agit bien d'une corrélation, valide sur le plan expérimental et statistique, mais sans aucune valeur informationnelle. Ces neurones, en première approximation, codent des informations sur l'orientation et le mouvement tridimensionnels de la tête dans l'espace. Ils ne codent pas la température, non pas simplement parce qu'un changement de température des capteurs vestibulaires est une condition expérimentale non physiologique bien qu'utile au diagnostic (le test calorique est effectivement utilisé pour évaluer les fonctions vestibulaires). Ils ne codent pas la température parce que les modifications d'activité qui résultent du changement de température entraînent un comportement moteur (mouvements oculaires et posturaux de stabilisation) et des effets perceptifs (vertiges) clairement adaptés et logiquement associés aux mouvements de la tête.

La pertinence physiologique d'une corrélation entre les décharges d'un groupe de neurones et certaines grandeurs physiques, si elle permet d'affirmer la valeur informationnelle de la corrélation, n'est pas une condition suffisante pour qu'elle acquière le statut de *représentation*. En effet, notre définition de la représentation implique un ensemble structuré de signaux. Or cette structure reste souvent difficile à mettre en évidence expérimentalement, d'où différentes propositions mises en avant par les neurobiologistes : le codage par population, la synchronisation temporelle, la cellule grand-mère. Tous ces phénomènes sont bien avérés sur le plan expérimental et seraient à la source de l'établissement de représentation sans que, soulignons-le, les paradigmes expérimentaux actuels puissent trancher en faveur d'une ou de plusieurs de ces hypothèses.

En effet, une des difficultés majeures que rencontre l'électro-physiologiste est la rupture du lien de causalité entre l'activité d'un neurone et l'événement physique codé, dès lors qu'il enregistre un neurone situé dans le réseau immédiatement en aval des afférences sensorielles ou immédiatement en amont des motoneurones. Dès ce moment, la question de la représentation se substitue à celles du codage et de la corrélation, d'où la difficulté de définir des notions telles que : « traitement de haut ou bas niveau », « sensoriel ou moteur », « copie efférente ou décharge corollaire » (signaux hypothétiques qui informeraient en permanence le cerveau des actions qu'il est en train d'effectuer) *lorsqu'elles sont appliquées à des populations neuronales précises*. Ceci n'exclut naturellement pas que ces notions conservent toute leur pertinence fonctionnelle : par exemple, un garçon de café qui saisit une bouteille sur son plateau sans le déséquilibrer démontre la pertinence fonctionnelle de la copie efférente.

Pour illustrer ce problème de la rupture du lien de causalité, examinons un des circuits neuronaux très simple mis en jeu au cours de la chute décrite dans notre introduction. Il est composé de trois

populations de neurones reliés entre eux, les neurones vestibulaires primaires, les neurones vestibulaires secondaires et les motoneurones des muscles de l'œil. Ce circuit joue un rôle important dans la stabilisation du regard. Les décharges des neurones vestibulaires primaires (les neurones qui convoient au SNC les messages sensoriels issus de l'appareil vestibulaire) sont corrélées avec des grandeurs physiques bien identifiables (accélération, vitesse, position) qui définissent le mouvement de la tête dans l'espace. L'information codée par les neurones vestibulaires primaires est transmise aux motoneurones extra-oculaires par les neurones vestibulaires secondaires. Les motoneurones de l'œil (situés dans le tronc cérébral) codent aussi des paramètres bien identifiables qui définissent la vitesse et l'amplitude de la contraction des muscles extra-oculaires et donc, *in fine*, l'accélération, la vitesse et la position de l'œil dans l'orbite. Les neurones vestibulaires secondaires recevant les afférences des neurones vestibulaires primaires et se projetant sur les motoneurones extra-oculaires, peut-on définir leur statut de façon tout aussi univoque en se basant sur la corrélation de leurs décharges avec soit le mouvement de la tête, soit celui de l'œil ? La réponse est négative et c'est au niveau des neurones vestibulaires secondaires que la notion de représentation se substitue à celle de corrélation. En effet, ces neurones reçoivent non seulement des afférences vestibulaires mais aussi des afférences visuelles, proprioceptives et pré-motrices. Or, du point de vue des neurones vestibulaires secondaires, chacune de ces afférences se traduit par des courants et des potentiels post-synaptiques dont l'origine visuelle, vestibulaire, etc., n'est plus identifiable. La notion de système vestibulaire, visuel, etc., s'efface à ce niveau : passé le premier relais synaptique, il n'y a plus d'accès possible aux données sensorielles brutes, mais à différentes combinaisons de ces données, modulables et variables dans le temps (par les mécanismes de LTP, LTD et d'hypersensibilité de dérivation). Ces neurones, bien que situés à une synapse seulement du monde extérieur, élaborent en fait ce qu'il est convenu d'appeler des *représentations multimodales* des mouvements de la tête dans l'espace à partir de combinaisons non linéaires des nombreuses afférences sensorielles, pré-motrices, corticales et cérébelleuses, qu'ils reçoivent.

Nous proposons donc de considérer que sont élaborées, au niveau des noyaux vestibulaires des représentations qui, transférées à d'autres structures du SNC, élaborent, à leur tour, d'autres types de représentations, etc. Ces cascades et ces boucles de représentations, qui évoluent dans le temps, nécessitent une production de représentations sous une forme apte au partage, c'est-à-dire utilisable par d'autres structures du SNC et dont la cohérence puisse être assurée. En effet, si plusieurs afférences concourent à l'élaboration d'une représentation, ou si plusieurs représentations s'échangent des informations par des connections en cascade ou en boucle, chaque structure neuronale, chaque représentation conserve sa spécificité. Les

afférences sensorielles que reçoit le neurone vestibulaire secondaire sont multiples mais cohérentes en regard de sa fonction représentative : les entrées visuelles par exemple ne codent pas la couleur ni la forme, mais le mouvement dans des champs larges et plutôt périphériques. La cohérence des représentations est donc d'abord assurée par l'architecture macroscopique des réseaux. A ce sujet, nous voudrions insister sur deux points :

Premièrement, le cerveau n'est pas un gigantesque central téléphonique où chaque cellule parlerait à toutes les autres dans une immense cacophonie dont émergeraient, comme par miracle, des percepts et des comportements adaptés. Tout neurone n'est pas à quatre synapses de tous les autres neurones du SNC. Cette idée, plausible sur le plan mathématique, est une absurdité sur le plan physiologique. Il y a bien une logique structurelle qui contraint l'élaboration des représentations. Cette logique s'applique à deux niveaux au moins.

Au niveau des réseaux de neurones, tout d'abord : à la suite de l'injection dans les muscles extra-oculaires de certains virus, qui voyagent de façon rétrograde dans le SNC, en passant d'un neurone à l'autre par les synapses, il est possible de reconstituer leur trajet par des colorations adéquates. On constate que ce cheminement dessine un réseau bien limité constitué de groupes de neurones connus pour être impliqués dans l'oculomotricité³. En bref, bien que ces virus aient franchi quatre synapses et même plus, ils n'ont pas envahi tout le SNC.

Au niveau cellulaire: l'injection d'un colorant dans un neurone révèle l'extraordinaire spécificité de ses projections. Contrairement à une croyance trop répandue, plus on va dans le détail de la connectique d'un neurone, plus elle fait sens. Le SNC n'est pas un *syncytium*.

Deuxièmement, l'architecture des réseaux s'exprime aussi sous forme de contraintes temporelles dans le traitement de l'information. Par exemple, les fibres grimpantes de l'olive inférieure conduisent plus vite quand elles se projettent au sommet distant d'un lobe du cervelet que lorsque qu'elles se projettent au pied de cette structure, au voisinage de l'olive inférieure. Ainsi les cellules cérébelleuses entendent toutes au même moment l'information communiquée par l'olive inférieure via les fibres grimpantes, quel que soit leur éloignement physique de cet interlocuteur. Au niveau cellulaire, des conductances actives assurent que le *soma* de la cellule entend avec la même intensité des afférences qui peuvent être à proximité du corps cellulaire, ou à une distance considérable sur son arbre dendritique.

La cohérence des représentations est encore assurée par la nature des informations transmises : les signaux visuels et vestibulaires ne sont pas simplement sommés, leurs dynamiques sont

³ Graf et al, 2002.

complémentaires et leurs référentiels sont accordés pour qu'ils puissent coopérer efficacement. Notons que la production des représentations fait intervenir des variables temporelles (le décours instantané de la décharge des neurones), des variables structurelles (structure des neurones récipiendaires, distribution et efficacité des contacts synaptiques) et des variables cachées comme leurs propriétés de membrane, leur environnement biochimique (neuromodulation), etc.

Il faut enfin souligner que la relation exprimée par la représentation n'est pas, en règle générale, un isomorphisme. On peut penser qu'un certain nombre de critères (fonction d'utilité, possibilités d'adaptation et coût en termes de quantité de substrat matériel) imposent une compression (avec perte) de l'information. Un bon exemple en est donné par la diminution de la résolution – associée à l'augmentation de la taille des champs récepteurs – des images traitées par le système visuel lorsqu'on s'éloigne de la *fovea*, ou lorsque l'attribut codé devient de plus en plus complexe et spécifique. Des idées similaires de compression d'image sont actuellement développées en robotique. Inversement, des contraintes proprement biologiques liées sans doute à la variabilité et la fiabilité des éléments du substrat nerveux entraînent une certaine redondance : ainsi le nerf vestibulaire comporte plusieurs milliers de fibres, bien que la tête n'ait que six degrés de liberté. Nous verrons également, à partir de quelques exemples, que la relation exprimée n'est pas non plus « simple », en tout cas pas aussi simple que celle qu'auraient choisi a priori un physicien ou un ingénieur pour représenter les mêmes grandeurs. Le neurophysiologiste est le plus souvent confronté à *des représentations mixtes et plurielles* : l'activité d'une seule cellule est en effet corrélée à de multiples variables, qui correspondent à des signaux provenant de plusieurs modalités sensorielles, ou intéressant simultanément ou séquentiellement plusieurs systèmes moteurs ; elle est de plus fortement modulée par des variables « internes » (oscillations, effets de la vigilance, modulation attentionnelle, etc.).

3. ERREUR DE REPRÉSENTATION ET REPRÉSENTATION DE L'ERREUR

Dans son argumentation à l'appui de la thèse représentationaliste, le philosophe Pierre Jacob souligne que ce qui distingue un thermomètre à mercure d'une barre métallique qui se dilate est que le thermomètre « peut mentir »⁴. Il peut nous tromper, parce que nous lui attribuons une fonction informationnelle. Cette fonction est assez voisine, semble-t-il, du sens que nous avons donné à l'expression d'une relation. Il est donc naturel d'analyser en ces termes

⁴ Jacob, 1997.

d'expression de relation la faculté de commettre, de détecter ou de résister à l'erreur.

Dans tous les systèmes de contrôle sensori-moteur et dans la plupart des procédures d'apprentissage (ou d'adaptation), il est essentiel de disposer d'une estimation de l'erreur. Dès lors qu'on interagit avec le monde physique, l'erreur est, en effet, inévitable et on peut en identifier plusieurs sources : « bruit » de mesure au niveau des capteurs, variabilité des activités neuronales, lacunes dans les informations sensorielles, « modélisation » imparfaite et incomplète des paramètres et des lois physiques, etc. Cette erreur doit être détectée, donc représentée (au sens de notre définition ci-dessus). La nature de la représentation de l'erreur (sa géométrie, sa dynamique, sa précision, etc.) influe inévitablement sur les constructions perceptives et les comportements moteurs. Plus précisément, on peut dire que *la nature de l'erreur et sa représentation font partie intégrante de la définition d'une tâche motrice*. Prenons l'exemple de l'équilibre postural. Se tenir en équilibre avec un verre de Vendanges Tardives à la main ne constitue pas la même tâche que se tenir en équilibre tout en lisant un livre sur les grands crus d'Alsace. Dans le premier cas, il importe de réduire autant que faire se peut les accélérations et les oscillations de la main dans le domaine des basses fréquences par rapport au référentiel terrestre. Dans le second cas, par suite des limitations spécifiques des performances des systèmes oculomoteur et visuel, il importe de réduire autant que possible les mouvements relatifs à haute fréquence entre la main qui tient le livre et la tête. L'erreur soumise au contrôle n'est pas la même dans les deux cas, et se traduit par des stratégies posturales très différentes. Spécifier une tâche, c'est donc aussi spécifier la combinaison particulière de variables qui va constituer la représentation de l'erreur, définir des seuils de tolérance pour les écarts inévitables mais acceptables, préciser aussi les limites au-delà desquelles le contrôle n'est plus possible et dont le franchissement imposera une nouvelle stratégie motrice. Ainsi, une petite perturbation posturale pourra être compensée par l'action des muscles du membre inférieur, une plus forte perturbation par la mise en jeu d'efforts dynamiques impliquant l'ensemble du corps, une perturbation encore plus violente imposera la recherche de nouveaux points d'ancrage ou la préparation à la chute. L'erreur n'est donc pas une grandeur simple, elle résulte d'un choix lié à la tâche, elle inclut des spécifications de seuils de tolérance et de limites, elle forme donc un « objet complexe » : c'est pourquoi nous pensons qu'il ne s'agit pas simplement d'un signal élémentaire mais qu'elle mérite effectivement le statut de représentation.

La représentation de l'erreur obéit, on l'a vu, à des impératifs physiques (exemple du verre d'eau) et biologiques (exemple du livre). Elle doit également vérifier certaines contraintes structurelles, en particulier l'obligation d'être contrôlable : il doit être possible de définir un processus moteur qui permette de réduire cette erreur de

manière stable, et ce, en dépit des incertitudes sur les paramètres et les lois qui gouvernent les interactions avec le monde physique (objets, supports, etc.). Cette remarque peut paraître évidente à première vue, elle impose en fait une contrainte non triviale sur la nature de l'erreur, sinon la correction risque d'entraîner des erreurs encore plus fortes ou des instabilités. Ce phénomène, bien connu en robotique, peut être illustré par notre personnage dans sa salle de bain qui essaie de régler la température de l'eau. L'une des causes les plus fréquentes d'instabilité est l'existence de retards entre la détection d'une erreur (écart entre la température « désirée » et la température « mesurée ») et la possibilité de sa correction. L'action ne peut pas corriger l'erreur observée, elle ne peut éventuellement corriger qu'une erreur future. De plus, la correction doit tenir compte de la dynamique du système contrôlé et des incertitudes sur la connaissance de cette dynamique. Il ne suffit pas de parvenir à régler l'eau du robinet à la bonne température pendant un temps très court, il faut de plus être capable de stabiliser cette température à la bonne valeur pendant un temps suffisant. Pour y parvenir, une théorie issue de la robotique⁵ nous enseigne qu'on peut utiliser à la place de l'erreur observée une certaine combinaison de l'erreur et de ses dérivées temporelles successives (le nom technique est : *variable composite*). Nous avons pu montrer que les stratégies utilisées par des sujets dans une tâche de poursuite visuo-manuelle impliquant le contrôle d'un système mécanique inconnu semblaient bien se fonder sur de telles variables composites⁶.

La notion d'erreur (et de correction d'erreur) est également souvent invoquée dans les processus d'apprentissage : apprentissage par l'exemple, apprentissage par essai/erreur, apprentissage par renforcement, etc. Le problème est qu'il n'existe pas, en général, de lien direct entre une erreur détectable et (donc) représentable et une erreur dans la représentation ou les transformations ayant permis l'élaboration de la représentation erronée. Dans le cas du contrôle postural, l'erreur peut se manifester sous la forme d'une sanction brutale : la chute. Il n'y a pas de « professeur » pour indiquer au cerveau quelle aurait été « la bonne solution », ni modifier les représentations ou l'utilisation qui en est faite par les structures motrices. Les données expérimentales suggèrent cependant qu'il existe quelques solutions générales, *fondées sur la recherche d'invariance, de cohérence et de prédictibilité*.

Dans le cas d'une représentation « orientée objet », c'est-à-dire exprimant une relation avec des propriétés ou des objets d'une façon relativement indépendante de leur utilisation (couleur, contours, localisation, taille, mouvement d'un objet), l'invariance signifie que la représentation doit s'abstraire du point de vue particulier, de

⁵ Slotine and Li, 1991.

⁶ Hanneton et al, 1997.

l'action en cours et du contexte (éclairage, etc.) pour s'adresser plutôt aux propriétés intrinsèques de l'objet. Par exemple, les jugements métriques répondant à des questions comme : ce quadrilatère est-il un carré ? Ces deux droites sont-elles orthogonales ? Ne peuvent se fonder uniquement sur l'image rétinienne, qui dépend de l'orientation particulière de l'objet relativement à l'observateur. Expérimentalement, il est possible de fausser de façon permanente ces jugements métriques, en faisant porter des verres déformants au sujet. Nous avons montré que les sujets étaient capables de corriger progressivement leur perception des propriétés métriques de l'espace⁷. Pourquoi ? Quel est le message d'erreur qui avertit le cerveau que ce quadrilatère allongé qui se projette sur la rétine est en fait un vrai carré ? Comment le cerveau peut-il être averti que les estimations de distance faites dans différentes directions spatiales sont fausses ? *L'hypothèse d'invariance* stipule dans ce cas précis que les propriétés métriques des objets et de l'environnement ne doivent pas dépendre de l'observateur: si une déformation perçue est systématiquement corrélée aux mouvements de l'observateur, cela implique que les propriétés métriques de la représentation de l'espace ne sont pas correctes et qu'elles doivent donc être réajustées.

Comme nous l'avons signalé plus haut dans le cas des neurones vestibulaires, plusieurs modalités sensorielles et motrices concourent à l'estimation d'une même grandeur, par exemple le mouvement ou l'orientation de la tête. D'autres représentations sont également construites à partir d'autres combinaisons des mêmes signaux, comme par exemple la direction du regard ou le mouvement d'un objet dans l'espace. Il existe des corrélations entre les différentes grandeurs physiques représentées, ces corrélations résultant tout simplement de la *cohérence* et de la relative *stabilité structurelle* du monde physique : par exemple, une inclinaison de la tête s'accompagne généralement d'une rotation en sens inverse de l'image sur la rétine. L'hypothèse de cohérence stipule qu'à ces corrélations (parfois complexes) entre propriétés physiques répondent des relations équivalentes entre unités de représentation. Un défaut de cohérence entre plusieurs représentations, que l'on peut simuler expérimentalement en manipulant les entrées sensorielles, peut donc également constituer un message d'erreur avertissant le cerveau que les combinaisons ou le traitement des informations effectuées dans certaines unités de représentation ne sont pas correctes.

Enfin, les représentations doivent évidemment présenter une valeur heuristique, en ce sens que, bien qu'élaborées à partir d'informations passées (à cause des délais de transmission et de la mise en mémoire de connaissances préalables), elles doivent pouvoir exprimer des propriétés ou des états actuels ou futurs. Pour saisir un

⁷ Droulez and Cornilleau-Pérès, 1986.

objet en mouvement, il faut pouvoir diriger sa main (et son regard) vers la position spatiale qu'occupera l'objet à la fin du mouvement de saisie et non vers la position où cet objet a été vu pour la dernière fois. Pour conférer de telles *capacités prédictives* aux systèmes de représentation, exprimant donc une relation temporelle (parfois complexe) entre signaux observés et propriétés codées, il existe un professeur naturel : la patience. Dans ce cas, l'erreur n'est pas un écart entre ce qui est observé et ce qui est désiré, mais entre ce qui est observé et ce qui a été prédit quelques instants plus tôt. La représentation de l'erreur doit donc comporter une forme de mémoire des états prédits, suivant un décours temporel qui dépend fortement de la fonction motrice envisagée (la dynamique de l'œil étant, bien sûr, plus rapide que celle du bras, même chez un joueur de tennis).

En résumé, nous avons voulu montrer que l'erreur n'est pas accidentelle, qu'elle est effectivement déterminée selon des modalités qui correspondent à un choix lié en particulier à la tâche motrice et qu'elle oriente fortement l'organisation des représentations perceptives en leur conférant les propriétés fondamentales d'invariance, de cohérence et de prédictibilité. L'erreur présente donc toutes les caractéristiques d'une représentation.

4. REPRÉSENTATION ET LIAGE

La multiplicité des propriétés représentées, des sources et des substrats d'informations, voire des niveaux de représentation, d'une part, et la cohérence nécessaire des perceptions et la coordination des actions, d'autre part, posent le problème de l'établissement de liens entre différents systèmes de représentations. Plusieurs propositions (non exclusives) ont été avancées. Pour les uns, ces liens sont établis de façon fixe, structurelle. Pour Barlow⁸, les liens sont déterminés par l'activation d'une seule (ou d'un petit groupe) de cellules hautement spécialisées, que l'usage appelle cellule grand-mère ou pontificale. Plus généralement, les liens peuvent être définis par la convergence de différentes cartes spécialisées sur des assemblées de cellules. Pour les autres, les liens sont fluctuants, labiles et donc susceptibles d'être eux-mêmes explicitement représentés. L'établissement de liens peut alors résulter d'un examen séquentiel par un processus d'attention spatiale⁹ ou encore se traduire par un *codage temporel* constitué d'oscillations ou de synchronisations des activités¹⁰. Ce codage temporel des liens viendrait ainsi compléter le codage classique des attributs par l'intensité de la décharge neuronale.

Il n'est pas toujours simple, cependant, d'établir une distinction nette entre propriétés ou attributs, d'une part, et liens ou relations, d'autre part. Les attributs sont souvent définis à partir de plusieurs

⁸ Barlow, 1972.

⁹ Treisman, 1993.

¹⁰ Phillips et Singer, 1997.

sources (intégration spatio-temporelle, interactions visuo-vestibulaires, etc.). Réciproquement, l'établissement de liens se fonde le plus souvent sur les propriétés *observées* (*destin commun* de points en mouvement, similarité ou congruence des informations...). Il serait à notre avis trop restrictif de réserver le terme d'attribut uniquement à des propriétés directement mesurables par des capteurs sensoriels. Ainsi la profondeur (distance d'un élément visuel par rapport à l'observateur) n'est pas directement observable, mais plutôt extraite d'une multiplicité d'informations (texture, perspective, régularités, ombrage, disparité binoculaire, vergence, taille apparente, parallaxe de mouvement, etc...). La distance peut être considérée soit comme un attribut de localisation (dans une représentation explicitement tridimensionnelle), soit comme un lien entre attributs de localisation bidimensionnelle (lien entre les images, gauche et droite, du monde par exemple). Propriété ou relation constituerait donc deux points de vues complémentaires : une information sera considérée comme un attribut en tant que résultat d'un traitement et comme lien en tant qu'argument d'une opération. Il y a ici une certaine analogie avec la distinction — artificielle — entre instructions et données dans un ordinateur.

Pour donner un sens plus spécifique au mot « lien », nous proposons de limiter son usage à la notion même d'objet ou plus généralement d'être. Nous percevons naturellement et immédiatement le monde réel comme peuplé d'objets et de sujets. Pourtant cette réification ne va pas de soi : 1°) la physique quantique (sans sous-estimer la difficulté qu'il y a à en appréhender les concepts) enseigne que l'univers n'est pas constitué d'objets ou d'êtres au sens usuel ; et 2°) l'identification d'objets dans une scène visuelle constitue une des tâches les plus difficiles en vision par ordinateur. Puisque la notion d'objet n'est pas dans la nature mais nous est néanmoins « naturelle », cela nous amène à penser que le cerveau est construit pour élaborer une représentation du monde sous forme d'objets, le premier d'entre eux étant le corps propre. On peut avancer de multiples arguments pour montrer que cette construction « objective » du monde n'est ni triviale, ni nécessaire. Par exemple, des robots ou des insectes peuvent accomplir un grand nombre d'actions adaptées sans pour autant disposer d'une représentation du monde sous forme d'objets. Certains troubles neuro-psychologiques comme les diverses et étonnantes agnosies, ou négligences, ou encore le phénomène du membre fantôme chez les amputés montrent également que la définition de ce qui constitue le corps propre ne va pas de soi. Plus prosaïquement, considérons le problème de l'homme invisible. Il s'agit d'une très belle idée de scénario due à H. G. Wells, et abondamment exploitée au cinéma, dans laquelle le personnage n'existe que par ses actions et leurs conséquences. Mais en même temps, il pose, ou devrait poser, au metteur en scène d'incontournables difficultés : où commence et où finit l'invisibilité

du personnage ? À partir de quel moment ce qu'il mange devient-il lui, donc invisible, à quel moment cela redevient-il visible ?

Être chimérique, l'homme invisible est constitué d'un ensemble de caractéristiques (qui le font homme) et de l'attribut d'invisibilité liés ensemble. Nous proposons de réserver le mot « lien » à ce qui caractérise l'identité d'un objet, c'est-à-dire ce qui fait que ses propriétés ou attributs lui soient, précisément, attribués, au lieu qu'elles soient simplement constatées. En d'autres termes, les liens sont, selon notre définition, des variables d'attribution, variables nécessairement cachées, même si elles peuvent être spécifiées à partir de règles impliquant des grandeurs observables, telles que celles qu'ont mises en évidence les théoriciens de la Gestalt. La question posée est évidemment celle de la représentation, explicite ou non, de ces variables d'attribution, et de leur caractère labile ou permanent. Par exemple, les informations acheminées par les fibres nociceptives, musculo-squelettiques ou vestibulaires sont attribuées de façon permanente et sans doute structurelle au corps propre. Dans le cas des informations tactiles et visuelles, la question est plus ardue, car rien dans la localisation anatomique, l'intensité ou le décours temporel de la stimulation ne permet de l'associer au corps propre ou, au contraire, à un objet extérieur. L'association doit donc reposer dans ce cas sur des variables d'attribution explicites.

Nous voudrions encore insister sur la distinction importante entre une variable relationnelle et ce que nous avons appelé variables d'attribution. Les variables relationnelles permettent d'associer, de relier entre elles différentes informations, différentes propriétés, différentes actions. De cette association, de cette combinatoire variable peuvent naître de nouvelles représentations, qui, à leur tour, vont agir sur d'autres variables relationnelles et d'autres représentations. Ainsi un nuage de points en mouvement peut être intégré, par la mise en jeu de variables relationnelles, en un ensemble cohérent animé d'un mouvement commun tridimensionnel. L'association d'informations par des variables relationnelles n'implique pas que ces informations soient attribuées à un objet identifié comme tel. Par exemple, la mise en relation peut être limitée à une fonction particulière, ici l'estimation du mouvement global ou la vection. Les variables relationnelles déterminent donc l'unité, la cohérence de la représentation.

Ce qui caractérise la variable d'attribution, c'est qu'elle met en relation l'ensemble des propriétés associées à un objet : c'est cet objet-là qui a telle forme, tel mouvement, telle couleur, telle fonction. Par exemple, la mise en jeu de variables d'attribution aboutit à reconnaître dans le nuage de points en mouvement, animé d'un mouvement commun tridimensionnel, un couple en train de danser la valse. Le même raisonnement peut être appliqué au concept de schéma corporel. Une anesthésie légère qui transforme un être en un sac d'os, préserve néanmoins un certain nombre de variables

relationnelles qui aboutissent, par exemple, à des réactions de grattage ou de retrait. Lorsque l'anesthésie s'estompe, et quasi instantanément dans le cas de l'anesthésie gazeuse, ce sac d'os informe se dresse et adopte la posture caractéristique de son espèce. La mise en jeu de variables d'attribution a déterminé une représentation du corps propre au repos : le schéma corporel. Les variables d'attribution déterminent l'identité de l'objet ou de l'être représenté.

5. AUTONOMIE DES REPRÉSENTATIONS

Notre hypothèse centrale est que les représentations (au moins certaines d'entre elles) peuvent acquérir une autonomie plus ou moins importante vis-à-vis du monde réel (ou plus précisément vis-à-vis des données sensori-motrices primaires). Voici une liste non exhaustive des degrés d'autonomie que peut acquérir une représentation :

Niveau 1 : mise en forme des informations pour les rendre plus « pertinentes » dans la réalisation de différentes tâches :

- changement de référentiel : localisation d'une cible visuelle en coordonnées céphaliques à partir des informations rétinienne oculocentriques et des informations pré-motrices de déviation du regard ;

- changement de format: compression, décompression, spatialisation, modifications des courbes d'accord, etc.

- filtrage : intégration spatio-temporelle, seuillage, saturation, normalisation, changement de dynamique, etc.

Niveau 2 : réalité « augmentée » ou virtualisation : la représentation complète, remplace ou épure les données sensori-motrices :

- décalage temporel : retard, anticipation, prédiction, mémorisation (la mémoire peut être considérée comme une forme particulière de prédiction) ;

- sélection et focalisation attentionnelles ;

- extraction de « variables cachées » : relations métriques, fonctions d'appartenance, contours virtuels, occlusions, complétions, etc.

Niveau 3 : déconnexion intermittente ou totale :

- simulation, pari, évaluation, délibération, etc.

- production de scénarii, jeux, défis, etc.

- imagination, rêve, etc.

L'analyse au plan fonctionnel de ces différents niveaux ne signifie pas qu'ils correspondent à des systèmes de représentation (c'est-à-dire des substrats neuro-anatomiques) distincts. Tout au contraire, il semble bien que les mêmes structures puissent présenter tous les niveaux d'autonomie : V1 dans la mise en forme, l'attention visuelle

ou l'imagination, le cervelet dans le contrôle, le décalage temporel ou la simulation de l'action.

Il est vraisemblable que des contraintes neurobiologiques autorisent ou limitent l'autonomie des représentations. De plus, il faudrait distinguer différents mécanismes d'autonomisation. Ainsi, les expériences de Merzenich montrent que les cartes corticales somesthésiques de la main sont réorganisées après lésion ou apprentissage intensif¹¹. La relation entre représentation et monde réel est donc modifiable, adaptable en fonction de l'expérience. Cette modulation requiert cependant une période relativement longue d'expérimentation et se traduit ensuite par des modifications durables des cartographies corticales, ce qui nous conduit à parler d'adaptation plastique des représentations. Au contraire, certaines reconfigurations peuvent être immédiates ou brutales : on se reconnaît soudain dans un miroir, c'est-à-dire qu'une partie de l'image du monde extérieur est brutalement associé à la représentation de notre propre corps. Cette faculté d'autonomiser très rapidement une représentation (ou de reconfigurer les liens entre plusieurs représentations) n'est pas donnée à toutes les espèces et n'apparaît chez l'enfant qu'à 18 mois (Gallup : le test du miroir¹²) : elle semble donc bien dépendre de contraintes neurobiologiques évolutives ou développementales. L'image dans le miroir (ou la photographie) ne change pas de composition, ses attributs (couleurs, contours, configurations) restent inchangés, lorsque, brutalement, elle devient image de soi. Ce sont sans doute les représentations des liens — au sens indiqué plus haut de variables d'attribution — qui ont été brusquement modifiées. Bien entendu, ces représentations de liens, avec leur relative autonomie par rapport aux liens physiques, existent certainement chez d'autres espèces que les singes anthropoïdes et l'homme : l'association au corps propre de stimulations tactiles, visuelles ou auditives doit nécessairement être flexible et labile. Dans le cas du miroir, la déconnexion entre le lien représenté et le lien physique est encore plus grande, puisque l'image spéculaire est localisée en dehors du corps. Qu'un tel degré d'autonomie de la représentation de soi et des objets n'apparaisse que chez des espèces dont la vie sociale est complexe et fluctuante n'est sans doute pas fortuit.

¹¹ Jenkins et al, 1990.

¹² Gallup, 1970.

6. REPRÉSENTATION CONSCIENTE ET NON CONSCIENTE

Si l'on accepte la définition donnée plus haut de la représentation, il est clair que non seulement les représentations sont multiples et variées (et ne s'observent pas uniquement chez l'homme ni même chez les organismes vivants) mais qu'elles sont le plus souvent non accessibles à la conscience. Exemple : l'escalator arrêté. Si l'on interroge un sujet, il répondra, en toute conscience, qu'il s'agit d'un escalier mécanique immobile, peut-être en panne. Si on demande maintenant au même sujet d'emprunter l'escalator, il présentera dès le premier pas la même réaction posturale que s'il avait été en marche. On doit donc admettre que le cerveau dispose de plusieurs représentations du même « objet » : certaines sont accessibles à la conscience, d'autres sont utilisées pour d'autres fonctions, posturales par exemple. La perception consciente n'est pas constituée par l'ensemble des représentations sensori-motrices. L'exemple de la prosopagnosie (incapacité de reconnaître des visages connus), montre que la représentation des attributs (de forme, de couleur, etc.) et la mémoire épisodique concernant les proches peuvent être conservées sans que le patient soit capable de les associer consciemment. La question est donc : quelles sont les caractéristiques particulières qui font qu'une représentation soit accessible à la conscience ?

La représentation des liens indépendamment de celle des attributs se traduit sur le plan neurophysiologique par le fait bien connu des électro-physiologistes qu'un groupe de neurones peut participer à l'élaboration de différentes représentations (reconfiguration des réseaux), ou coder simultanément plusieurs variables, sans qu'il soit garanti que l'ensemble de ces variables sera accessible aux différents groupes de neurones sur lesquels ils se projettent.

La représentation des liens indépendamment de celle des attributs permet aussi d'élaborer ce que nous convenons d'appeler ici « des chimères », associant des attributs qu'on pense a priori dissociés dans le monde physique et des états qu'on imagine à tort dissociés par le système nerveux central quant à leur contenu et à leur production, tels que les sentiments, le schéma corporel, un lexique linguistique, etc. Ces chimères résultent d'un liage orienté dont la catégorisation reste à faire, mais dont le liage orienté objet utilisant des variables d'attribution et le liage orienté fonction utilisant des variables relationnelles devraient être deux sous-catégories. Prenons le sujet face à un escalator en panne. Il sait l'escalator immobile (liage orienté objet aboutissant à une représentation de cet escalator-là, probablement en panne). Il peut néanmoins avoir une réaction posturale correspondant à un escalator en mouvement (liage orienté fonction d'un ensemble de supports plans généralement en mouvement et induisant une secousse lors du contact avec le pied). Ce qui est alors représenté peut être décrit comme une chimère associant la représentation de certains paramètres de la marche de l'escalator en mouvement et le schéma corporel du pied également en

mouvement. La réaction de malaise qui s'ensuit montre que le SNC peut élaborer parallèlement et simultanément des représentations contradictoires à partir de la même situation et amène surtout à se poser la question des relations entre représentation et conscience.

Notre hypothèse est que sont accessibles à la conscience les représentations relatives aux variables d'attribution (les « liens » particuliers qui définissent l'identité d'un objet ou d'un être), non les représentations portant sur les variables attribuées. Devant un nuage de points en mouvement, percevoir une surface tridimensionnelle sous-jacente ou une personne en train de danser n'est pas extraire une propriété tridimensionnelle (courbure, inclinaison, taille, mouvement, etc.) de ce nuage de points, mais définir les liens entre ces points comme appartenant à un même objet ou à un même être, auquel on peut dès lors attribuer certaines propriétés. La même information (sur la couleur, le mouvement, la forme, etc.) n'est plus simple observation ou mesure, elle devient propriété de l'objet. La couleur perçue n'est pas, comme l'a montré S. Zeki¹³, identifiable à la distribution chromatique de l'énergie lumineuse, elle dépend des conditions d'éclairage et de la répartition des autres plages colorées dans la scène. La recherche d'une caractéristique colorimétrique invariante peut se traduire ici par la recherche d'une propriété intrinsèque de la surface de l'objet, lien à la fois physiquement produit par l'objet et perceptivement reconstruit par le sujet, entre l'éclairage de la scène et l'éclairage de la rétine. La capacité d'attribuer des propriétés à des objets, et par extension des actes ou des intentions à des êtres, peut être considérée comme la base de notre conscience du monde extérieur. Elle s'oppose, d'une certaine façon, à la représentation dans le contrôle postural, où l'escalator et le pied, ou la main et le rideau de douche, ne sont pas discernés en tant qu'objets indépendants, mais forment une « chimère fugace », configuration à laquelle l'expérience passée associe inéluctablement une action donnée, éventuellement inadaptée. Si donc, pour reprendre la définition de Bergson, notre représentation de la matière est la mesure de notre action possible sur les corps, notre conscience serait le scalpel qui sépare les corps de l'action. La perception et l'action sont sans doute indissociables chez la plupart des espèces, et les représentations constituées, comme le montre l'exemple des neurones vestibulaires secondaires, d'un mélange inextricable d'informations sensorielles et motrices, sont toujours orientées vers la réalisation d'une fonction ; en revanche, chez l'homme (et chez quelques singes anthropoïdes), la conscience serait cette organisation, somme toute futile ou superflue, de certaines représentations dans lesquelles les corps et leurs actions possibles seraient différenciés pour former des entités distinctes, cette distinction préparant ou accompagnant la séparation des syntagmes nominaux et des syntagmes verbaux. L'avantage évolutif immédiat de l'apparition de la conscience n'est

¹³ Zeki, 1993.

pas évident, si l'on considère que notre personnage, R.D., glissant malencontreusement sur un savon dans sa salle de bain, au lieu d'améliorer ses capacités de réaction posturale face à une configuration alarmante de signaux sensori-moteurs, s'écrie soudain : « je pense, donc je tombe ».

Références bibliographiques

- Barlow, H. B. (1972). Single units and sensation : a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception* 1:371-394.
- de la Cruz, R.R., Pastor, A.M., Delgado-Garcia, J.M. (1993). Long-term effects of selective target removal on brainstem premotor neurons in the adult cat. *European Journal of Neuroscience* 1; 5(3):232-239.
- Droulez, J. and Cornilleau-Pérès, V. (1986). Adaptive changes in perceptual responses and visuomanual coordination during exposure to visual metrical distortion. *Vision Research*, 26: 1783-1792.
- Gallup, G.G. (1970). Chimpanzees: self-recognition. *Science* 167: 86-87.
- Gibson, J.J. (1979). *The Ecological Approach to Visual Perception*. Houghton-Mifflin, Boston, MA.
- Graf, W., Gerrits, N., Yatim-Dhiba, N., Ugolini, G. (2002). Mapping the oculomotor system: the power of transneuronal labelling with rabies virus. *European Journal of Neuroscience* 15: 1557-1562.
- Hanneton, S., Berthoz, A., Droulez, J., and Slotine, J.J.E. (1997). Does the brain compute composite variables for the control of movement? *Biological Cybernetics*, 77: 381-393.
- Jacob, P. (1997). *Pourquoi les choses ont-elles un sens?*, Ed. Odile Jacob, Paris.
- Jenkins, W. M., Merzenich, M. M., Ochs, M. T., Allard, T. & Guíc-Robles, (1990). *European Journal of Neurophysiology*. 63, 82-104.
- Phillips, W. A. and Singer, W. (1997). In search of common foundations for cortical computation. *Behavioral and Brain Sciences* 20(4): 657-722.
- Slotine, J.J.E., and Li, W., (1991). *Applied Nonlinear Control*, Prentice-Hall.
- Treisman, A. (1993). The perception of features and objects. In A. Baddeley and L. Weiskrantz (Eds.) *Attention: Selection, awareness and control. A tribute to Donald Broadbent*. Oxford: Clarendon Press University, pp. 5-35.
- Zeki, S. (1993). *A Vision of the Brain*. Oxford: Blackwell.