

Traité de psychologie expérimentale

MARC RICHELLE JEAN REQUIN

MICHÈLE ROBERT

1994



PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

PAILLARD, J. (1994)

L'intégration sensori-motrice et idéomotrice

In: M. Richelle, J. Requin & M. Robert (eds). *Traité de Psychologie Expérimentale*, Presses Universitaires de France. Paris. Chap. III.6. pp: 925-961

III/6

L'intégration sensori-motrice et idéo-motrice

JACQUES PAILLARD

INTRODUCTION

Dans son acception descriptive courante en biologie, *intégrer* c'est réunir, assembler, incorporer les éléments d'un ensemble dans une totalité relationnelle unifiée qui les englobe en coordonnant leurs propriétés individuelles. Ainsi formulé, le problème de l'*intégration sensori-motrice* revient à poser la question générale de l'origine des solidarités structurales et des cohésions fonctionnelles qui fondent à la fois l'individuation des systèmes biologiques et l'interdépendance du couple indissociable que forment un organisme et son environnement [Paillard, 1987b, 1987c et chap. VI .6 de ce traité].

L'étonnante capacité des organisations vivantes à maintenir leur autonomie et à perdurer le temps d'un cycle vital, en résistant à l'érosion thermodynamique de leur structure matérielle et aux agressions multiples de leur environnement, repose fondamentalement sur l'existence d'une variété d'appareils fonctionnels préadaptés et sur l'invariance de leur reproduction chez les individus de la génération suivante par les mécanismes de l'hérédité.

Sélectionnées au cours de l'histoire évolutive de l'espèce, ces préadaptations s'inscrivent en effet dans la mémoire génétique comme des prédispositions qui anticipent les conditions de vie les plus probables auxquelles les individus de cette espèce seront confrontés à leur naissance. Elles leur permettent de réagir d'emblée et efficacement aux sollicitations de leur milieu de vie habituel dans un sens favorable à leur survie.

La mémoire individuelle prend ensuite le relais de la mémoire génétique. Son développement traduit le perfectionnement — à l'échelle de l'individu cette fois et non plus de l'espèce — d'une capacité de contrôle de ses activités présentes qui tient compte de l'expérience personnelle qu'il a tirée de ses actions antérieures. Grâce à cette expérience, l'organisme enrichit le répertoire de ses préadaptations génétiques en le dotant de prédispositions acquises, immédiatement disponibles et mobilisables en présence d'une situation prévisible ou reconnue comme familière. Il y gagne alors en rapidité d'intervention, en efficacité de réponse et en économie de moyens. Les études comparatives montrent que l'accroissement de telles capacités est hautement corrélatif du développement du système nerveux.

RÉAGIR ET AGIR

La physiologie du système nerveux a longtemps été dominée par une conception de son fonctionnement qui l'identifiait à une « *machine à réagir* », capable de répondre automatiquement aux sollicitations de son environnement par la mobilisation coordonnée d'instruments sensorimoteurs préadaptés. L'étude des réponses motrices à des stimulations mesurables et contrôlables devait ouvrir une voie royale à la physiologie de la seconde moitié du XIX^e siècle. Elle a débouché sur la suite remarquable des travaux de Sherrington sur les réflexes médullaires [Sherrington, 1906]. Ces travaux ont jeté les bases sur lesquelles s'est édifiée toute la neurophysiologie moderne [Fearing, 1970].

Parallèlement, en s'inspirant du même paradigme réflexologique, l'adoption du schéma S-R par la psychologie behavioriste — comme l'approche pavlovienne des réflexes conditionnés — a marqué le développement de la psychologie scientifique au début de ce siècle.

Mais si la neurophysiologie des réflexes devait conduire, avec le succès que l'on sait, au démontage systématique des mécanismes nerveux qui conduisent de l'émission des messages sensoriels à la production du mouvement par le moteur musculaire, c'est la stratégie de la « *boîte noire* » qui a prévalu, par contre, dans l'approche behavioriste qui ne s'intéressait qu'aux relations identifiables entre les entrées sensorielles du système et ses sorties motrices.

On rappellera pourtant comment la mesure des temps de réaction dits « psychomoteurs » et la prise en considération de variables intermédiaires hypothétiques ont permis d'inférer la présence d'*opérations mentales* interposées entre la perception du stimulus et le déclenchement de l'action, ouvrant ainsi la voie aux approches du courant cognitiviste moderne. Ce dernier réintroduit aujourd'hui, comme central dans ses modèles d'interprétation, le concept de « *représentation* » comme substrat du modèle interne de la réalité que construit le sujet dans ses mémoires.

La rapide progression des neurosciences contemporaines vient aujourd'hui renouveler les perspectives. Au-delà de leur intérêt dominant pour l'étude des opérations de traitement qui conduisent du stimulus à la réponse, elles mettent davantage l'accent sur l'analyse des capacités dynamiques du système nerveux à extraire les invariances et les régularités dans le flux des informations qui bombardent ses organes des sens. Aussi, et sans pour autant sous-estimer l'importance fonctionnelle des potentialités d'une réactivité directe aux sollicitations de l'environnement par la médiation de chaînes sensori-motrices prédisposées, il s'agit désormais de comprendre, au niveau intégratif, comment la gestion des activités motrices requiert aussi la construction dans le système, à la fois d'une certaine *représentation* des stabilités prévisibles du monde extérieur [Craik, 1943] et, complémentaiement, d'un certain schéma des états posturaux du corps dans leurs transformations prévisibles au cours du mouvement [Head et Holmes, 1911-1912].

C'est par l'articulation de ces représentations que l'organisme acquiert le pouvoir d'*agir* et non plus simplement de *réagir*, en gérant ses instruments moteurs de manière prédictive. Grâce à ses possibilités d'anticipation ou d'extrapolation à plus ou moins court terme, l'organisme devient capable d'élaborer des projets d'action et de planifier leur exécution en fonction des conséquences prévisibles de leur réalisation effective en actes.

Ces préoccupations récentes des neurosciences marquent une étape dont l'importance doit être soulignée dans ses conséquences théoriques et pratiques. Elle autorise, en effet,

l'espoir d'une meilleure convergence des approches d'une psychologie cognitive traditionnellement attachée à l'étude des rapports entre *Perception et Action* avec celles d'une neurophysiologie classique traditionnellement préoccupée par l'analyse des mécanismes unissant *Stimulus et Réponse*.

Nous tenterons de montrer dans ce chapitre comment ce renouvellement des perspectives permet d'espérer une fertilisation réciproque de ces deux champs de connaissance trop longtemps maintenus séparés [Paillard, 1989] et ceci en dépit des controverses internes qui semblent actuellement les agiter et sur la portée desquelles nous aurons à revenir. Mais examinons, tout d'abord, l'origine des cheminements qui ont conduit au constat d'une complémentarité fonctionnelle entre deux modes différenciés de gestion des activités motrices.

SENSORI-MOTRICITÉ ET IDÉO-MOTRICITÉ

Un schéma d'Allen et Tsukahara [1974] (fig. 1) illustre assez bien ce qui a constitué, au cours de ce dernier quart de siècle, le cadre de référence consensuel des études neurophysiologiques sur les contrôles moteurs.

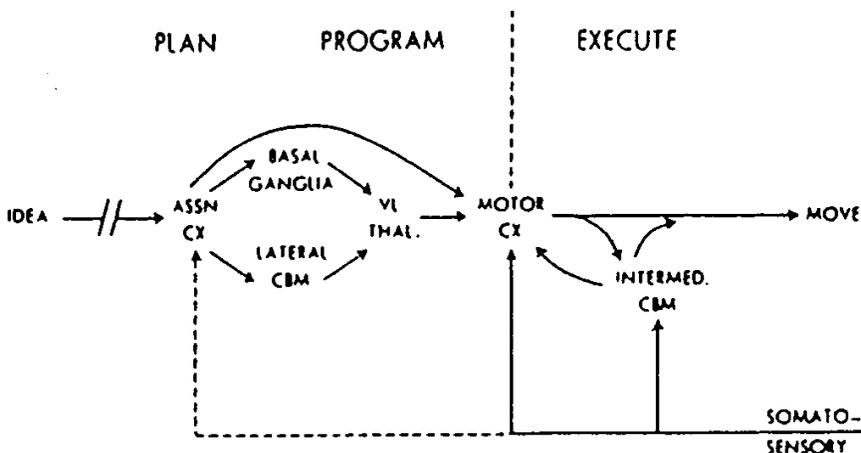


Fig.1. – Schéma de distribution des commandes motrices impliquées dans l'initiation et le contrôle du mouvement (D'après Allen et Tsukahara, 1974)

Le niveau exécutif (EXECUTE) est contrôlé par le cortex moteur avec la contribution des boucles paléo-cérébelleuses (cervelet intermédiaire : intermed CBM) qui assure la servo-assistance du mouvement en cours d'exécution

Le niveau de la planification et programmation (PLAN, PROGRAM) comprend les deux grandes boucles striaires des ganglions de la base (*basal ganglia*) et néocérébelleuse (cervelet latéral : lateral CBM) qui associent les aires corticales associatives (*assn cx*) au cortex moteur (*motor cx*), soit directement, soit via les relais thalamiques (thalamus ventrolatéral : *vi thal*).

Les réafférences somato-sensorielles (*somato-sensory*) nées de l'action se distribuent aux divers niveaux des traitements centraux.

Ce schéma distingue clairement l'intervention parallèle des deux grandes boucles striaires (ganglions de la base) et néocérébelleuses dans l'élaboration des *plans* et des *programmes* d'action qui s'expriment sur le cortex moteur, ce dernier restant par ailleurs soumis à une intervention directe des secteurs associatifs. Les instruments d'exécution proprement dits sont relégués dans les structures du tronc cérébral et de la moelle et placés sous le contrôle du cervelet médian.

Nous nous proposons de revenir ultérieurement plus en détails sur ce que l'actualité scientifique peut encore retenir d'un tel schéma. Mais il est certainement utile d'en souligner, dès maintenant, une singularité intéressante. Elle concerne la présence, sur la gauche du diagramme, d'une flèche caractérisant une « entrée » venue d'ailleurs et baptisée « *idée* ». Cette flèche est censée traduire l'existence d'une influence qui s'exercerait sur les secteurs associatifs du cortex comme lieux d'élaboration des plans d'action.

Le décours prudemment interrompu de cette flèche entre l'« *idée* » et les aires associatives a longtemps marqué, semble-t-il, dans l'esprit des neurophysiologistes, la frontière des processus inaccessibles à une exploration physiologique traditionnelle. On remarquera cependant que l'existence de *processus d'idéation* susceptibles d'intervenir comme facteur de contrôle des activités sensori-motrices était ici explicitement reconnue mais pratiquement évacuée des préoccupations des physiologistes, de la même manière que les *faits de conscience*, sans que leur existence soit niée pour autant, furent longtemps proscrits des préoccupations d'une psychologie scientifique (voir chap. VI. 6).

De son côté, la neurologie des contrôles supérieurs de la motricité s'en tenait aux grands syndromes classiques dits pyramidaux et extrapyramidaux et aux symptomatologies striaires et cérébelleuses replacées dans une vision d'ensemble largement inspirée des conceptions hiérarchiques jacksoniennes. Nous reviendrons cependant plus loin sur le rôle joué par l'étude des apraxies dans la distinction des niveaux volontaire et automatique du contrôle de l'action et dans la résurrection des vieux concepts d'« *idée motrice* » et d'« *image de but* ».

L'impulsion allait venir, comme c'est souvent le cas dans l'avancement des sciences, d'innovations technologiques. Ces dernières devaient apporter aux neurosciences de nouveaux outils pour l'exploration neuroanatomique de la microcircuiterie nerveuse et pour l'investigation des activités chimiques et électriques des neurones à l'échelle unitaire. La progression fut rapide, accumulant une somme considérable de données nouvelles sur les mécanismes locaux et sur la contribution des grands secteurs du cortex aux contrôles dits supérieurs de l'action. Ces avancées ne sont d'ailleurs pas sans soulever de nouvelles difficultés (voir à ce sujet le numéro spécial de *Behavioral and Brain Sciences*, 1992, n° 15) sur lesquelles nous aurons à revenir.

Parallèlement, et de manière indépendante, la psychologie expérimentale de l'*Action*, longtemps négligée au profit des études sur la *Perception*, prenait un nouvel essor. En témoigne la floraison d'ouvrages collectifs consacrés par les psychologues à l'étude de la motricité sous ses divers aspects et parus au cours de la décennie 1975-1985 [Schmidt 1975 ; Stelmach, 1976 ; Stelmach, 1978 ; Stelmach et Requin, 1980 ; Requin, 1980a ; Kelso, 1982 ; Magill, 1983 ; Smyth et Wing, 1984 ; Heuer, Kleinbeck et Schmidt, 1985 ; Wade et Whiting, 1986]. Elle reflète aussi, et de manière assez significative, la persistance d'une certaine étanchéité entre les niveaux d'approche biologique et psychologique des contrôles moteurs. L'étude des rapports entre cognition et action offrait, en effet, un terrain privilégié pour la résurgence des vieilles antinomies mentalistes et réflexologiques qui ont toujours historiquement opposé biologistes et psychologues [voir par exemple à ce sujet, Hauert et Zanone, 1987, et les commentaires suscités par leur article cible paru dans les *Cahiers de Psychologie cognitive*].

Fondamentalement, l'idée que nous souhaitons défendre ici, en tentant de mieux expliciter sa réalité factuelle, est celle de la coexistence dans la machine biologique de deux modes de gestion de la motricité qui, loin de s'exclure réciproquement, apparaissent au contraire comme phylogénétiquement dépendants et fonctionnellement complémentaires.

Le cadre général dans lequel ce problème s'est trouvé initialement posé fut celui de la vision piagétienne des rapports entre biologie et connaissance. Piaget [1967] envisageait, en effet, explicitement dans l'organisation nerveuse, la coexistence d'une « *machine organisée* » et d'une « *machine organisante* » [voir à ce sujet Paillard, 1977]. La première fonctionnant sur la base d'une circuiterie relativement bien consolidée et résultant soit d'un précâblage génétique, soit d'une stabilisation secondairement acquise par les processus de mémorisation et d'apprentissage. La seconde disposant d'un potentiel d'auto-organisation, d'équilibration, de plasticité et d'engendrement de structures opératoires « majorantes ». C'est une telle dichotomie fonctionnelle que nous avons personnellement tenté de préciser dans ses fondements biologiques dans le chapitre du traité de la Pléiade que nous avons, par la suite, consacré au problème des fonctions d'organisation du système nerveux [Paillard, 1987b]. Cette même idée sera aussi reprise et étendue dans le chapitre consacré dans ce traité au problème de la prise de conscience (chap. VI. 6).

Dérivé du précédent, un second volet de réflexion a concerné la distinction entre deux niveaux de traitement de l'information par le système nerveux, l'un « *sensori-moteur* », l'autre « *cognitif* ». Ces deux niveaux correspondent, en fait, aux deux formes de dialogue qu'entretiennent l'organisme et son environnement : l'un direct qui relie les informations sensorielles aux activités motrices qui les suscitent et les transforment ; l'autre indirect qui alimente la relation que l'appareil cognitif entretient avec la représentation de l'environnement qu'il a constituée dans ses mémoires [Paillard, 1985].

Nous utilisons, ici, le qualificatif de « *cognitif* » dans le sens que donne Piaget aux processus intériorisés qui opèrent sur les représentations figuratives ou symboliques des réalités physiques, en se libérant des contraintes du dialogue sensorimoteur direct avec l'environnement (voir fig. 2).

Un troisième volet enfin, déjà évoqué ci-dessus, s'articule très directement sur le précédent. Il concerne la prise en considération, à côté des capacités d'une « *machine réactive* », des propriétés d'une « *machine prédictive* » qui, par son pouvoir de contrôle sur la première, échapperait aux impératifs d'une réactivité directe aux sollicitations de l'environnement ou aux exigences de ses besoins biologiques fondamentaux [Paillard, 1990a]. C'est à l'abri du silence comportemental résultant du développement de ces capacités de contrôle sur la réactivité directe, que pourront se développer les dialogues internes propres aux activités mentales, activités que les ressources symboliques du langage vont ensuite amplifier pour conférer au cerveau de l'homme ses privilèges spécifiques [Oakley, 1985].

Nous allons donc être amenés à poser le problème de l'intégration aux deux niveaux « *sensori-moteur* » et « *idéo-moteur* » de gestion des activités motrices en tentant de concilier l'existence d'une pluralité de *dialogues sensori-moteurs* inscrite dans les compétences structurales et fonctionnelles de la *machine organisée* avec la réalité d'une *gestion cognitive de l'action* qui résulte des *capacités auto-organisatrices* de la machinerie nerveuse. Il nous faudra, dès lors, envisager les propriétés et les *supports biologiques* respectifs de ces deux compartiments de l'organisation nerveuse en même temps que leur synergie d'intervention dans les contrôles moteurs.

Ceci nous amènera enfin à nous interroger prospectivement sur les tentatives de remise en cause de certains *modèles d'interprétation* traditionnels des phénomènes étudiés et sur leur portée tant dans le domaine des neurosciences que dans celui de la psychologie de l'action.

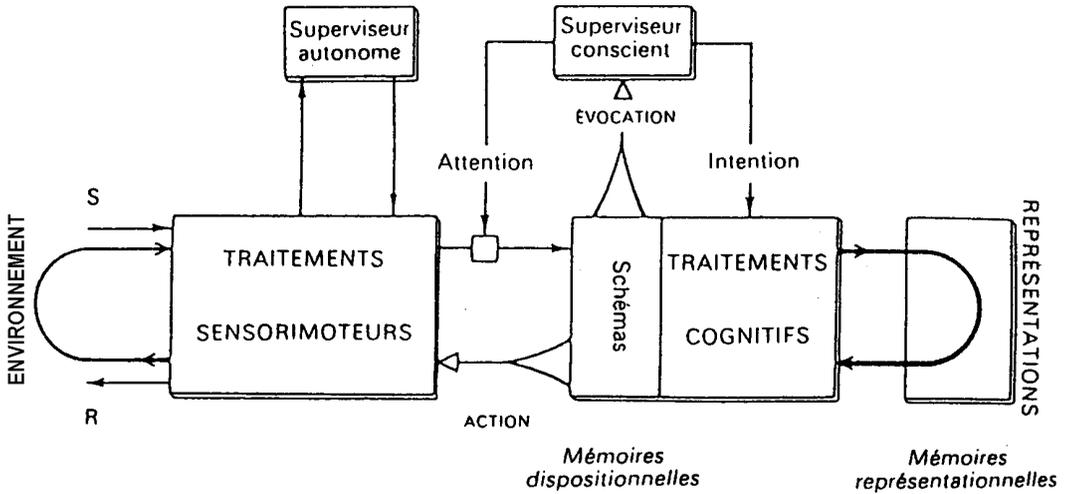


Fig. 2 — Deux modalités de traitement de l'information

Les traitements sensori-moteurs (*sensorimotor processing*) associent de manière directe les informations sensorielles (S) collectées par les organes des sens aux réponses motrices (R) dans des unités fonctionnellement significatives. Le concept de dialogue sensori-moteur implique que l'organisme et l'environnement sont mutuellement et alternativement source de questionnements et pourvoyeurs de réponses. Ce compartiment dispose d'un superviseur autonome (*adaptive supervisor*) capable de réaliser automatiquement les ajustements paramétriques nécessaires au maintien de certaines invariances cinématiques ou en référence aux systèmes de valeurs biologiques fondamentales. Ces opérations ne requièrent pas l'intervention des contrôles cognitifs et la mobilisation des processus attentionnels conscients.

Les traitements cognitifs (*cognitive processing*) concernent les dialogues internes que l'appareil cognitif entretient avec les représentations de l'environnement physique qu'il a constitué dans ses mémoires (*representational memory*). Ces traitements peuvent être soumis à la supervision d'un évaluateur conscient (*conscious supervisor*) par la médiation des processus attentionnels (*attention*) et intentionnels (*intention*).

Les accès au compartiment cognitif comprennent, d'une part la voie d'entrée soumise aux opérations sélectives des processus attentionnels et, d'autre part deux voies de sorties : l'une, en direction du compartiment sensorimoteur pour la gestion de l'action (ACTION), l'autre, en direction de l'évaluateur conscient (EVOCACTION) où les images mentales et les représentations des données cognitives entrent dans l'expérience consciente sous des codages variés. Les activités perceptives résultent d'un accès au canal d'évocation de données préalablement filtrées dans le répertoire des schémas perceptifs consolidés dans les mémoires dispositionnelles (*dispositional memory*).

Le répertoire de schémas (*schemata*) est ici envisagé sous la forme de réseaux nerveux préaccordés par apprentissage, soit pour la translation dans l'expérience consciente des données sensorielles donnant lieu à une reconnaissance perceptive, soit pour offrir aux objectifs des actions intentionnelles un choix de stratégies prédisposées (plans d'action et habitudes motrices) pour leur réalisation. (D'après Paillard, 1987).

LES DIALOGUES SENSORI-MOTEURS

Dès lors que nous situons les phénomènes observés au niveau de la production comportementale d'une certaine unité d'organisation comme totalité intégrée, le problème de la signification, de la finalité que revêt cette production, au niveau du super-système où elle s'exprime, devient central pour la définition même de ce que l'on cherche à comprendre et à expliquer. Les mouvements « biologiques » ont une morphologie d'expression et des mécanismes de production mais nous leur reconnaissons aussi une *fonction, une finalité*

fonctionnelle, une *utilité biologique*, autrement dit, une signification dans le système des valeurs organiques fondamentales où se définit ce qui est bénéfique ou non au système et, à la limite, ce qui conditionne sa survie.

De ce point de vue, l'identification des problèmes moteurs que les organismes ont surmonté pour survivre dans leur environnement habituel peut aider au repérage des dispositifs anatomo-fonctionnels que les pressions évolutives ont sélectionnés pour les résoudre [Paillard, 1971 ; Paillard, 1987c ; Bullock et Contreras-Vidal, 1992]. C'est la voie dans laquelle s'engage la neurophysiologie moderne grâce aux progrès de nouvelles techniques d'investigation sur les préparations dites « chroniques », c'est-à-dire sur des organismes vigiles et libres de leurs mouvements que l'on équipe des instruments de détection interne suffisamment discrets pour préserver l'expression de leurs comportements naturels. Autrement dit, la tendance est, de plus en plus, de replacer l'étude des mécanismes physiologiques dans le contexte de l'action naturelle où ils s'insèrent [Paillard, 1978 ; Gandevia et Burke, 1992 ; Grossberg et Kupferstein, 1989]. On retrouve, dès lors, le concept de « système d'action » [Paillard, 1960], comme unité coordinative des activités d'un ensemble de structures défini par la finalité fonctionnelle de leur production commune. Mais c'est alors que l'on va rencontrer le concept de « programme ».

SYSTÈMES D'ACTION ET PROGRAMMES MOTEURS

La notion de *programme moteur* (qui est au centre d'un certain nombre de controverses actuelles sur lesquelles nous reviendrons) sera tout d'abord prise, ici, dans sa stricte définition de « ce qui est écrit d'avance ». Dans ce sens, cette notion trouve son expression la plus claire dans les « figures motrices » de la réflexologie sherringtonienne qui ont leur support dans les logiques câblées identifiables de la moelle et du tronc cérébral. Inscrits dans la connectivité rigide du système nerveux ces « programmes » sont prédisposés à l'exécution d'actes ou de composantes d'actes biologiquement significatifs.

On évoque, également, pour ces ensembles précâblés, la notion de *générateur de programme, de neurones de commande* chez les invertébrés [Cruse, Dean, Heuer et Schmidt, 1990], systèmes dont la simple stimulation électrique en des points « nodaux » du réseau suffit à libérer le déroulement coordonné d'un programme fonctionnel complet et biologiquement signifiant. C'est ainsi que de nombreux programmes câblés liés à la nutrition, à la défense, à l'orientation posturale ont leur points nodaux identifiés dans le tronc cérébral, notamment dans les structures mésencéphaliques. Ils constituent, de fait, le répertoire d'actions préadaptées qui permet à l'organisme d'affronter efficacement les contraintes de son environnement et d'y assurer sa survie. Le câblage de ces modules est, au moins pour certains d'entre eux, aujourd'hui connu dans le détail de la microcircuiterie qui relie les neurones impliqués. On rappellera ici l'étonnant répertoire des activités comportementales spécifiques électriquement déclenchables chez les vertébrés (poureléchage, exploration olfactive, déglutition, mastication, rituel du sommeil, rituel de la défécation, ronronnement, cris d'appel, expressions émotionnelles de la peur, de la colère, de la rage, de la fuite avec le cortège des réactions végétatives associées, postures sexuelles, etc.), sans parler des réactions d'orientation des yeux, de la tête et du corps tout entier à partir de ce que Hess [1957] avait appelé les centres déviationnels [Paillard, 1986], Rappelons que les

« évocateurs spécifiques » et les « *patterns d'action fixés* » de la littérature éthologique témoignaient aussi de la prédétermination génétique de certaines chaînes sensori-motrices précâblées dans la connectivité du système nerveux [voir revue dans Berkinblit, Feldman et Fukson, 1986] et rejoignaient aussi la notion de « programme central » des neurophysiologistes. Les travaux de Siegel [1979] sur les montages moteurs inscrits dans les structures réticulaires du tronc cérébral, l'identification des centres locomoteurs mésencéphaliques de Shik. Severin et Orlovsky [1966], la belle dissociation récemment obtenue par Alstermark, Lindström, Lundberg et Sybirska [1981], au niveau des noyaux propriospinaux du tronc cérébral chez le chat, entre les composantes de projection et de saisie du mouvement de la patte vers le dispensateur de nourriture, illustrent avec bien d'autres travaux la présence d'unités sensori-motrices biologiquement significatives consolidées dans les structures de connectivité. Concilier la rigidité et la stéréotypie des réflexes câblés avec la flexibilité adaptative d'exécution reconnue aux mouvements naturels a toutefois longtemps constitué un sujet central de débats entre physiologistes et phénoménologues [Merleau-Ponty, 1953 ; Buytendick, 1957], débats que les notions de feed-back et d'asservissement de la cybernétique devaient contribuer à clore définitivement.

LOGIQUES CÂBLÉES ET SERVO-ASSISTANCE

Bien qu'inscrits dans le répertoire câblé, tous les montages sensori-moteurs que nous venons de décrire bénéficient, au niveau spinal, des *boucles de servo-assistance* locales qui confèrent à leur champ d'action les marges de flexibilité nécessaire. Ces unités réalisent ce que Paul Weiss [1961] proposait d'appeler des « *unités d'organisation systémique* » et qui correspondent, en fait, à ce que Fowler et Turvey [1978] devaient plus tard considérer comme des *unités coordinatives*. Réalisant automatiquement par le jeu de la servo-assistance une auto-adaptation flexible aux contraintes de leurs conditions d'exécution, ces unités constituent des modules autonomes qui libèrent les commandes centrales des soucis d'une prescription détaillée des commandes musculaires locales, résolvant du même coup le problème si souvent débattu du contrôle des multiples degrés de liberté de l'appareil musculo-squelettique [Bernstein, 1967]. Le principe de servo-assistance nous paraît aussi apporter une solution cybernétique satisfaisante au problème de la modulation du système par les contraintes dynamiques biomécaniques ou environnementales [Greene, 1972]. On rappellera que l'existence d'une telle modulation a souvent été invoquée par les tenants des théories dynamiques pour exclure le recours à l'hypothèse d'une représentation centrale des programmes d'action [Kelso, 1982]. Ces unités systémiques apparaissent, en effet, dotées de capacités adaptatives autonomes et durables. Grâce à un ajustement automatique de gain des transmissions synaptiques, ces unités du répertoire primitif sont capables de modifier temporairement leur mode d'expression en anticipant la présence de contraintes prévisibles. Nous avons à l'époque [Paillard, 1960] proposé sur cette base une conception systémique des *programmes d'action*, largement inspirée d'ailleurs des conceptions de Paul Weiss. Envisagée dans la perspective d'un emboîtement d'unités systémiques autonomes, cette conception nous paraît, aujourd'hui encore, apporter des réponses satisfaisantes à bon nombre de problèmes toujours débattus dans l'étude des contrôles moteurs.

UNE HIÉRARCHIE DE SYSTÈMES EMBOÎTÉS

Le concept d' « *integron* » introduit par François Jacob [1981] dans son ouvrage sur la logique du vivant rejoint une idée force qui n'a jamais cessé de préoccuper la biologie théorique [Paillard, 1987b] Les « *holons* » de Koestler [1967], les « *orgs* » de Gérard [1960], les « *unités systémiques* » de Weiss [1961] se réfèrent tous à cette notion centrale caractéristique de l'organisation biologique et qui, de l'atome aux groupes sociaux, donne l'image d'un emboîtement de niveaux d'organisation. A chacun de ces niveaux s'expriment des productions intégratives singulières qui constituent les objets structurés, fonctionnants et évoluant, lesquels définissent la hiérarchie des champs disciplinaires dans l'étude des organisations vivantes [Gérard, 1960 ; fig. 3].

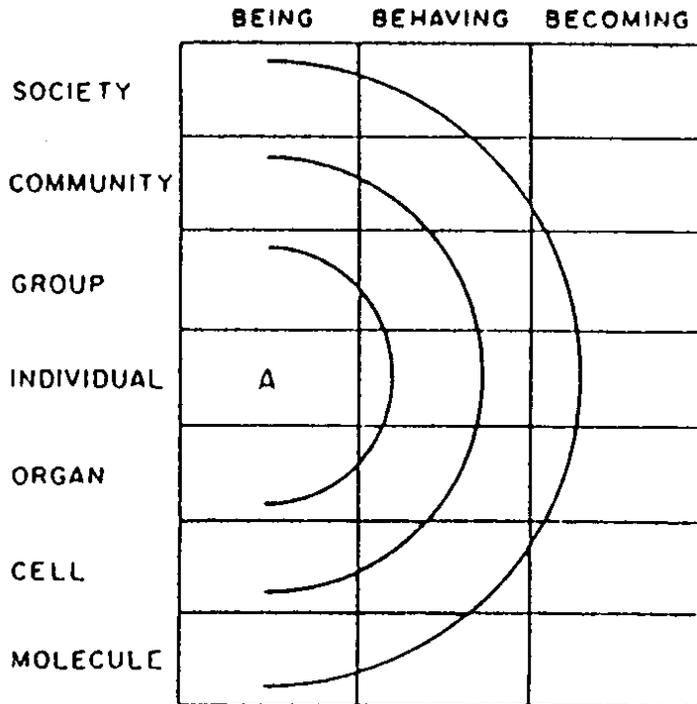


Fig. 3. — Emboîtement systémique des principaux niveaux d'organisation identifiables en biologie (*en ordonnées*) depuis la molécule jusqu'aux communautés sociales. A chacun de ces niveaux, on peut décrire (*en abscisses*) une structure (*being*) qui fonctionne (*behaving*) et qui évolue dans le temps (*becoming*). La démarche scientifique a historiquement emprunté, et ceci quel que soit l'objet d'étude défini par le niveau d'approche, ces trois paliers de progression de sa connaissance de cet objet. Les demi-cercles centrés sur l'individu indiquent, en outre, l'amplification progressive de ses capacités d'accès aux connaissances du monde qui l'entoure à partir des ressources initiales de ses instruments sensori-moteurs. (D'après Gerard 1960.)

La molécule, la cellule, l'organe, l'individu, le groupe social, la société constituent des « *intégrons* ». Chaque niveau d'intégration présente des propriétés émergentes spécifiques et exige pour son étude des outils d'observation, des descripteurs de propriétés, des concepts qui lui sont propres. On conçoit, de ce fait, la fascination que les tentatives de formalisation « *systémique* » ont toujours exercée sur les théories biologiques [von Bertalanffy, 1969].

On peut, dans un tel cadre, considérer la coordination des actions requises pour l'expression des programmes finalisés comme résultant de l'emboîtement hiérarchisé de « *sous-routines* » élémentaires. Les relations d'interdépendance qui les solidarisent dans une « *unité systémique organisée* » [Weiss, 1961] sont aujourd'hui conçues comme résultant davantage d'un couplage fonctionnel entre structures modulaires réparties aux

divers étages du névraxe plutôt que comme reflétant la conception jacksonnienne d'une stratification horizontale de niveaux fonctionnels. On trouvera dans la figure 4 un modèle général d'organisation systémique hiérarchisée [Paillard, 1982a, in Paillard 1986] avec emboîtement d'un certain nombre de niveaux de régulation des contrôles moteurs depuis les *unités servomotrices* périphériques en passant par l'*autorégulation* et la servo-assistance des unités modulaires câblées (régulations sans mémoire) et l'*auto-adaptation* des logiques sensori-motrices câblées

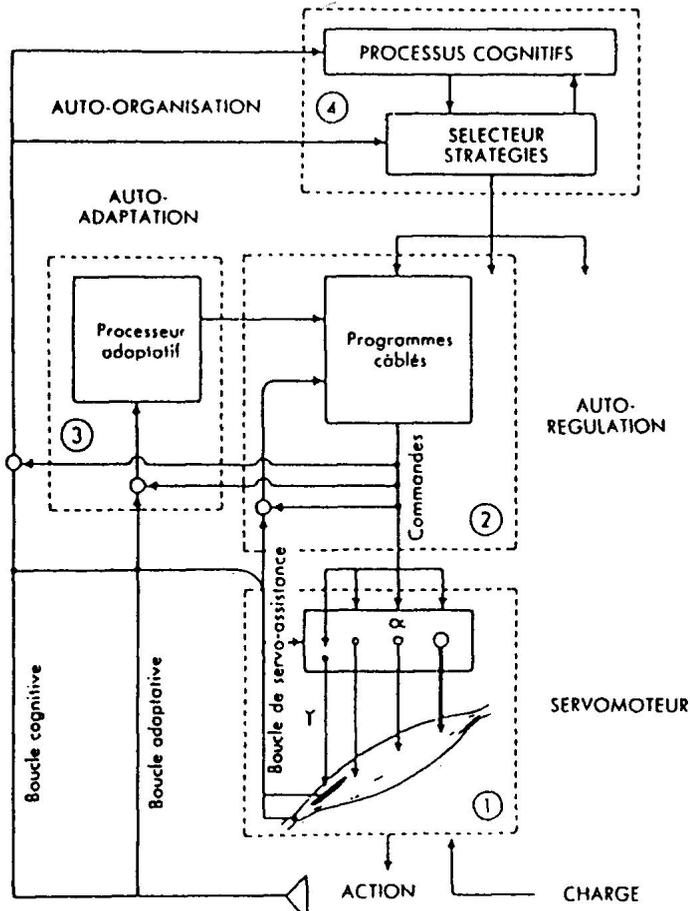


Fig. 4. — Représentation schématique des niveaux de contrôles de la performance motrice

1. Le servomoteur avec son module de commande (motoneurons alpha et gamma) et ses boucles proprioceptives de servo-assistance.

2. L'autorégulation assure la flexibilité d'exécution du programme câblé grâce aux boucles de servo-assistance. L'accès au module de ces informations régulatrices se trouve spécifié par un contrôle de la sortie efférente du programme (copie d'efférence). Il s'agit ici d'une rétroaction (feed-back) sans mémoire de l'action en cours.

3. L'auto-adaptation met en jeu un processus adaptatif susceptible de modifier automatiquement et durablement la structure interne de connectivité du générateur de programme (ajustement des gains synaptiques par la médiation du cervelet). La sélection des informations à traiter fait, là aussi, l'objet d'un contrôle par copie d'efférence. Il s'agit ici d'une proaction (feed-forward) à mémoire influençant les exécutions suivantes.

4. L'auto-organisation implique l'intervention des processus cognitifs et la mobilisation éventuelle des contrôles attentionnels. Elle intervient dans la formulation des objectifs de l'action, l'élaboration d'un plan de réalisation avec sélection de la stratégie présumée efficace

(régulations à mémoire). Ces trois niveaux relèvent essentiellement de la machinerie organisée du système, elle-même sous le contrôle des niveaux « cognitifs » *auto-organisés*.

On oppose souvent, ici, un mode *hétérarchique* d'interactions à une organisation de type *hiérarchique*. Il s'agit, en fait, moins d'une opposition que d'une complémentarité de ces deux principes organisationnels qui sont, le plus souvent, mis conjointement en œuvre dans l'élaboration de la réponse comportementale. C'est ainsi que le cortex moteur n'apparaît plus comme un niveau supérieur d'élaboration des commandes volontaires mais comme une simple station de relais où convergent de nombreuses boucles internes au système nerveux. L'analyse de ces boucles sensori-motrices révèle, en fait, une distribution verticale de canaux sensori-moteurs indépendants, chacun caractérisé par le type d'information sensorielle qu'il est susceptible de traiter et par sa contribution spécifique à l'organisation des activités motrices qu'il contrôle. C'est de l'activation parallèle et distribuée de ces divers canaux sensori-moteurs que résulterait l'organisation d'un mouvement finalisé [Paillard, 1960, 1980 ; Goodale, 1982].

Pour conclure ce point, disons que l'acte moteur à ce niveau n'est jamais simplement la réponse passive d'une machinerie bien rodée à une stimulation définie d'origine externe ou interne. Il est toujours générateur d'une modification du champ sensoriel dans lequel est immergé l'organisme. La notion de « *dialogues sensori-moteurs* » introduite ici traduit l'idée force que, si l'organisme peut apparaître comme équipé pour répondre de manière préadaptée aux sollicitations de son environnement habituel, il peut aussi interroger l'environnement par ses actes moteurs et confronter les réponses sensorielles qui en résultent au modèle interne qu'il s'en est constitué. Et c'est précisément ce questionnement moteur qui deviendra la source de connaissances nouvelles pour l'organisme.

Complémentairement, le dialogue que peut engager l'appareil cognitif avec les représentations abstraites qu'il a constituées dans ses mémoires devient l'instrument d'anticipation, de prévision, de décision et de contrôle qui confère à l'organisme ses capacités autonomes de gestion de ses instruments moteurs et d'intervention diversifiée sur le monde qui l'entoure. On ajoutera que, par son action, l'appareil cognitif va contribuer à enrichir le répertoire des schémas perceptifs et moteurs et, par suite, la diversité des dialogues sensori-moteurs qu'il entretient avec son environnement physique.

LA GESTION REPRÉSENTATIONNELLE DE L'ACTION

Le domaine du contrôle psychique de l'action est, comme nous l'avons vu, longtemps resté hors de portée des approches neurophysiologiques traditionnelles, principalement du fait de l'absence d'outils adaptés pour l'exploration chez l'homme de phénomènes par ailleurs peu accessibles à une expérimentation sur l'animal.

Aussi c'est à la neuropathologie que l'on devra le premier modèle consistant d'une contribution des structures cérébrales au contrôle volontaire de l'action.

L'APPORT DE LA NEUROLOGIE DES APRAXIES

La première observation par Jackson [1866] d'une dissociation de l'automatique et du volontaire, chez des malades incapables d'initialiser intentionnellement des actions, par ailleurs automatiquement déclenchables dans un contexte habituel, devait ouvrir la voie. Mais c'est à Liepmann [1900] que l'on devra la première description soignée du syndrome qu'il devait qualifier du terme d'« *apraxie* » [Signoret et North 1979]. Liepmann proposa un modèle de fonctionnement à trois niveaux en rapport avec des sites lésionnels différenciés.

A un premier niveau, il décrit l'existence de « *formules kinétiques* » résultant d'un apprentissage et engrammées dans les régions du cortex prémoteur. Leur lésion conduit à l'observation d'« *apraxies motrices* » spécialisées, touchant de façon élective certains gestes habituels appartenant au registre symbolique (écriture manuelle par exemple) ou intéressant électivement une habileté acquise dans le jeu d'un instrument de musique particulier mais laissant intact toute autre forme d'habiletés motrices. Cette amputation fonctionnelle sélective associée à une localisation corticale relativement circonscrite semblait imposer l'idée d'une participation des régions prémotrices à ce que l'on devait appeler plus tard une « *programmation* » de ces activités.

A un second niveau, associé à des lésions du cortex associatif pariétal postérieur, Liepmann décrivait une « *apraxie idéo-motrice* ». Ce syndrome se traduisait cliniquement par l'incapacité, chez ces malades, d'exécuter sur ordre un geste symbolique particulier (le salut militaire par exemple) alors que ce même geste était automatiquement déclenché dans un contexte familial ou émotionnel (entrée d'un officier supérieur dans la pièce d'examen). L'idée de l'acte à accomplir semble claire chez ces patients qui s'excusent et s'irritent devant leur impuissance à pouvoir l'exécuter. L'intégrité de la formule kinétique correspondante semble ici préservée puisqu'elle reste mobilisable dans un contexte de déclenchement automatique. Liepmann évoquait dans ce cas l'atteinte d'un processus « *transactionnel* » entre l'« *idée motrice* » et les « *formules kinétiques* » du niveau précédent.

A un troisième niveau, enfin, Liepmann décrivait un syndrome d'« *apraxie idéatoire* », associé à des lésions plus imprécises dans leur localisation, qui laissent les sujets incapables de produire l'enchaînement correct des actions successives requises pour effectuer un geste finalisé précis (par exemple allumer une bougie en grattant une allumette). Ils exécutent cependant correctement chacun des actes pris isolément, mais dans un ordre incohérent (par exemple gratter la bougie sur la boîte d'allumette puis ouvrir la boîte et y prendre une allumette pour la rapprocher de la bougie.). Curieusement, ces malades ne manifestent aucune gêne devant leur échec et ils semblent incapables de corriger leurs erreurs comme s'il y avait, chez eux, un déficit du processus d'évaluation de conformité de l'action produite avec l'objectif à atteindre. Liepmann évoquait ici l'atteinte du « *schéma d'action* » contenant la planification opérationnelle de l'action projetée et l'ordre d'enchaînement des activités partielles qui la composent.

Le schéma de la figure 5 présente les modifications qui peuvent être apportées au schéma d'Allen et Tsukahara mentionné plus haut (voir fig. 1) dans une tentative de confrontation du modèle de Liepmann avec les données neurophysiologiques récentes [Paillard, 1982b].

Le niveau exécutif de ce modèle se confond approximativement avec le compartiment sensori-moteur décrit précédemment (fig. 2). Le cortex moteur exerce son contrôle sur ce niveau avec l'assistance des boucles paléocérébelleuses qui, au niveau du tronc cérébral, assurent la conformité des ajustements posturaux et cinétiques requis pour soutenir l'action en cours au niveau spinal comme au niveau du cortex moteur primaire.

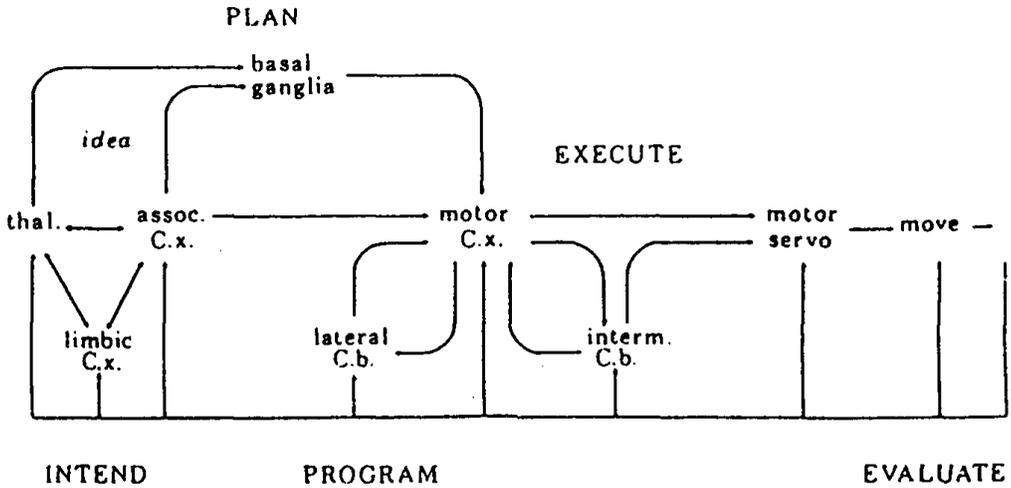


Fig. 5. — Schéma d'organisation des commandes motrices de Allen et Tsukahara (1974), revu et modifié par Paillard (1982b).

Ce diagramme diffère de celui de la figure 1, essentiellement par la dissociation du rôle fonctionnel des boucles striaires (ganglions de la base : *basal ganglia*) et des boucles néocérébelleuses (cervelet latéral : *latéral Cb*). Les premières étant principalement impliquées dans les opérations de planification (PLAN) et les secondes dans celles de programmation proprement dite (PROGRAM). Il précise également les structures impliquées dans la représentation des motifs, des objectifs et des moyens (idée : *idea*) : les formations thalamiques (*thal*) et les aires associatives corticales (*assoc Cx*), d'une part, les formations limbiques (*limbic Cx*) d'autre part, qui interviennent dans la gestion intentionnelle de l'action (INTEND). La phase d'exécution (EXECUTE) reste inchangée avec les commandes issues du cortex moteur (*motor Cx*) qui s'expriment sur la voie finale commune des servomoteurs spinaux (*motor-servor*) sous les contrôles modulateurs du paléo- et de l'archéo-cervelet (cervelet intermédiaire : *interm. Cb*). Une opération supplémentaire a également été prise en considération : celle des processus d'évaluation (EVALUATE) qui, à tous les niveaux de traitement, comparent l'adéquation entre commandes prescrites et effets produits.

S'il est encore difficile d'affirmer que le cortex prémoteur est bien le dépositaire des formules kinétiques du schéma de Liepmann, on peut toutefois admettre que ces régions (et notamment celles qui, au niveau du cortex prémoteur latéral, reçoivent l'essentiel des afférences d'origine néocérébelleuse) sont impliquées dans le processus dynamique de programmation des commandes motrices. Ces commandes vont animer les voies corticospinales de contrôle des montages du tronc cérébral et de la machinerie spinale [Houk, 1991].

L'intervention obligatoire des noyaux thalamiques ventrolatéraux dans la phase initiale des apprentissages moteurs a été démontrée alors que ces structures ne semblent plus nécessaires à l'expression d'un automatisme une fois consolidé [Fabre et Buser, 1980]. On retiendra aussi qu'Asanuma [1989] considère que les neurones de ces régions présentent des possibilités de potentialisation à long terme sous l'effet conjugué des afférences cérébelleuses et somesthésiques. Les boucles néocérébelleuses assureraient ici un rôle dans l'initialisation, la production et l'arrêt du processus génératif des programmes d'action.

L'idée, aujourd'hui admise, d'une organisation modulaire du cortex moteur permet donc de comprendre la ségrégation des atteintes sélectives de l'apraxie motrice. Le niveau prémoteur semble jouer un rôle d'interface entre des opérations de planification de niveau

supérieur et les opérations d'exécution du niveau inférieur, le rôle transactionnel des structures associatives pariétales et frontales demandant ici à être précisé [Paillard, 1982b].

LES APPROCHES COGNITIVES

Comme nous l'avons vu, l'organisme peut réagir directement aux sollicitations du monde extérieur en utilisant des montages moteurs tout prêts à fonctionner et qui, de ce point de vue, constituent des prédispositions relativement permanentes et stables. Ces dernières peuvent avoir toutefois des origines variables.

Elles peuvent, en premier lieu, appartenir au répertoire primitif des réactions génétiquement prédéterminées et par suite relever du fonctionnement exclusif du compartiment sensori-moteur. Elles peuvent aussi résulter des ajustements automatiques de la circuiterie sensori-motrice ou des apprentissages perceptifs et moteurs qui mobilisent les ressources attentionnelles du système. Elles enrichissent alors les « *mémoires dispositionnelles* » du système [Thomas, 1984] sous forme de *prédispositions perceptives* (filtres ajustés pour l'accueil sélectif de certaines configurations sensorielles) ou *d'automatismes moteurs* (réalisant d'emblée la coordination d'une nouvelle configuration de commandes motrices). Une fois stabilisés, tous ces montages deviennent directement déclenchables par la sollicitation sensorielle sur un mode réactif.

A cette « *mémoire dispositionnelle* » stable et durable on opposera une « *mémoire représentationnelle* » labile et transitoire, vulnérable aux interférences. On retrouve, ici, l'ancienne distinction bergsonienne entre « *habitude et mémoire* » avec, aujourd'hui, l'identification des réseaux nerveux différenciés susceptibles d'en rendre compte [Mishkin et Pétri, 1984]. On y retrouvera aussi la ségrégation entre mémoire morte et mémoire vive des ordinateurs, cette dernière s'apparentant à ce que les théories psychologiques désignent du nom de *mémoire de travail*. Ces mémoires de travail vont constituer la matière d'œuvre des opérations mentales qui sont le substratum des activités cognitives activement contrôlées par le sujet. Parmi celles-ci, celles notamment qui sont responsables d'opérations inférentielles vont être reconnues comme traduisant la mise en œuvre d'un processus actif d'anticipation.

Si l'on cherche à caractériser une *modalité prédictive* par rapport à une *modalité réactive* de gestion de la motricité, il est clair que la première semble devoir impliquer la dynamique d'un opérateur psychique d'inférence tel que le définissent les cognitivistes, alors que la seconde présuppose la disponibilité d'un répertoire stabilisé de prédispositions. Les indicateurs comportementaux de ces modalités de fonctionnement demandent, bien entendu, à être mieux précisés.

Les psychologues ont identifié une variété de manifestations de la prédisposition mentale (*mental set*) selon qu'elles affectent les entrées sensorielles (attente perceptive ; expectation), les sorties motrices (altitude préparatoire ; *preparatory set*) ou certaines opérations transactionnelles entre le stimulus et la réponse (choix de stratégies, planification de l'action). Les ressources de la « *chronométrie mentale* » demeurent, dans ce domaine, irremplaçables [Posner, 1978]. S'agissant plus spécialement de la préparation motrice, son étude neuropsychobiologique à l'aide des méthodes d'investigation des activités neuronales

unitaires est devenue un secteur très actif des études sur les contrôles moteurs [Requin, 1980b, Riehle et Requin, 1989].

L'empan temporel de ces activités préparatoires peut être très variable [Requin, 1980a], Il peut aller de la simple extrapolation de trajectoire d'un mouvement en cours jusqu'à l'évaluation des conséquences prévisibles d'une action projetée à plus ou moins long terme, en passant par le calcul de probabilité de survenue d'un événement attendu. D'une manière générale, tous ces processus d'anticipation sont caractérisés par leur sélectivité d'intervention accordant une priorité d'activation à certains circuits avec exclusion active des activités interférentes. On retrouve là, la caractéristique reconnue des processus attentionnels et intentionnels dont la contribution serait nécessairement requise pour le fonctionnement des opérateurs d'inférence prédictive du niveau cognitif. Ce seraient, par contre, l'automatisme, l'absence de charge attentionnelle et l'indifférence aux activités interférentes qui caractériseraient la modalité purement réactive, avec le raccourcissement concomitant des temps de traitement de l'information nécessaires au déclenchement de l'action.

Ainsi posé, le problème du réactif et du prédictif devient accessible aux approches des neurosciences [Paillard, 1990], le problème central pour ces dernières restant toutefois d'identifier un support neuronal saisissable pour les activités représentatives du cerveau [Requin, 1992].

LE SUPPORT NERVEUX DES REPRÉSENTATIONS MOTRICES

Kimble et Perlmutter [1970], dans la revue qu'ils ont consacrée au problème des approches psychologiques de la *volition*, y soulignent l'influence des conceptions de William James [1880] sur le rôle joué par les traces kinesthésiques des mouvements antérieurement effectués comme support au vieux concept d' « *idée d'acte* » formulé dès le début du XIX^e siècle par Buchanan [1812]. Ce concept a été largement repris dans la littérature neurologique internationale sous les vocables variés d'*esquisse idéatoire*, de *Bewegung Entwurf* ou de *motor image* pour décrire la réalité d'une forme de représentation interne du mouvement projeté, d'une opération représentative nécessaire à l'élaboration et au déclenchement d'une action intentionnelle et dont la pathologie de l'apraxie révélerait, par exemple, l'atteinte élective.

Le renouveau d'intérêt pour le concept d'image mentale s'exprime actuellement dans les sciences cognitives comme dans les sciences du système nerveux, de manière assez indépendante, mais dans des voies probablement susceptibles de convergences intéressantes.

Les cognitivistes soulèvent l'*imagery debate* [Pylyshyn, 1981] où se trouve discutée la question d'un codage symbolique commun assurant la médiation du perceptuel au moteur (Prinz, 1990), ou d'un code unique, amodal et purement propositionnel des images verbalisables ou encore celle de la dualité d'un code verbal et non verbal [Paivio, 1986]. L'imagerie figurative piagétienne et la représentation iconique y trouvent leur place, en accord avec les données neuropsychologiques chez l'homme et les études sur la cognition animale [Oakley, 1985].

Les intentions déclarées des neurobiologistes pour une attaque frontale des « objets mentaux » au travers d'une étude de l' « homme neuronal » [Changeux, 1983] indiquaient déjà l'ouverture d'ambitions nouvelles pour les approches biologiques. Neuropsychologues, neurologues et neurophysiologistes se montrent, en effet, pour leur part de plus en plus préoccupés par la dynamique des représentations mentales et par la recherche de méthodologies adaptées à l'étude expérimentale de ce compartiment encore largement inexploré des activités cérébrales [Denis, 1989].

On trouvera dans une revue de Paillard [1987a] les voies d'approche nouvelles d'une neurobiologie de l'intentionnalité. L'articulation des activités représentatives de l'action avec ses mécanismes d'exécution est envisagée dans un travail récent de Requin [1992], et Jeannerod [1994] vient de consacrer un article cible du BBS au « cerveau représentatif » où il fait l'inventaire des problèmes que pose aux neurosciences l'investigation expérimentale de l'« image motrice » et de son rôle dans la gestion cognitive de l'action.

Un développement détaillé, de ces problèmes déborderait le cadre limité de ce chapitre. Evoquons simplement, à titre illustratif de ce courant d'idées, les distinctions proposées par Requin [1992] entre les modalités « sémantique », « syntaxique » et « phonémique » des représentations motrices et de Jeannerod [1994] entre formes « pragmatiques » et « sémantiques » de la représentation mentale [Klatsky, McCloskey, Doherty, Pellegrino et Smith, 1987], Cette dernière en particulier introduit une ségrégation entre la représentation perceptive pictoriale, non-sémantique de l'image d'un objet, et sa représentation « pragmatique » associée aux programmes moteurs d'utilisation de cet objet. Une étude expérimentale des prédispositions de la griffe manuelle dans les opérations de saisie d'un objet offre un support à cette argumentation. Soulignons aussi le fait, qu'à l'inverse des images visuelles représentatives de l'objet, qui accèdent à notre expérience consciente où ces représentations mentales peuvent y être « contemplées », l'image d'un mouvement que nous désirons exécuter est beaucoup plus difficile à imaginer et surtout à décrire verbalement. Ces images motrices, en fait, n'accèdent à notre expérience consciente que lorsque leur articulation directe avec la mobilisation des commandes motrices se trouve entravée ou volontairement suspendue. Aussi Jeannerod tente-t-il de rapprocher les processus de préparation motrice, opérationnellement identifiables, en termes d'activités unitaires des neurones des régions du cortex frontal prémoteur [Riehle et Requin, 1989], avec les processus sous-tendant les activités représentatives qui sont à la base des « images motrices » [voir cependant à ce sujet les commentaires critiques de cet article cible dans BBS, 1994].

On évoquera enfin, dans la même ligne, les travaux de l'équipe lyonnaise consacrés à l'analyse, chez l'homme, des indicateurs métaboliques des activités cérébrales associées à l'idée d'un mouvement non exécuté [Decety, Sjolholm, Ryding, Stenberg et Ingyar, 1990 ; Decety, Jeannerod, Germain et Pastene, 1991], dans une voie déjà ouverte quinze ans plus tôt par Ingyar et Phillipson [1977] et à laquelle les perfectionnements des méthodes d'analyse neuro-idéographique offrent aux neurosciences des outils précieux pour les explorations futures de ce domaine, dans lequel les recherches sur l'homme resteront irremplaçables. L'expérimentation sur l'animal continuera néanmoins d'être requise pour l'analyse en profondeur des mécanismes d'intervention des contrôles modulateurs du niveau « cognitif » sur les dispositifs structurellement stabilisés des niveaux sensori-moteurs. C'est ce dernier problème que nous tenterons d'aborder maintenant.

L'INTERACTION DES GESTIONS RÉACTIVE ET PROJECTIVE

Si nous devons admettre la coexistence dans les organisations biologiques d'une part, d'une « *machine réactive* », directement soumise à l'action des contraintes environnementales et équipée des instruments sensori-moteurs aptes à y répondre efficacement et, d'autre

part, d'une « *machine projective* » capable de différer ses réponses immédiates et de moduler ses actions en fonction du futur prévisible [Goldberg, 1984], il importe alors d'étudier pragmatiquement la manière dont ces deux modalités de fonctionnement interagissent, coopèrent, ou même éventuellement s'opposent à l'occasion, dans la gestion des activités comportementales ou cognitives [Bridgeman, Kirch et Sperling, 1981].

Mais interrogeons-nous tout d'abord sur la façon dont les spécialistes des fonctionnements sensori-moteurs se sont trouvés confrontés à l'intrusion des processus prédictifs dans leurs expériences.

L'INTRUSION DU PRÉDICTIF DANS LA RÉACTIVITÉ SENSORI-MOTRICE

Les succès des théories de l'asservissement par contrôle rétroactif (*servo-control*) et de la modélisation cybernétique des processus de régulation ont suscité un nombre considérable de travaux.

C'est ainsi, par exemple, que les capacités de poursuite oculaire ou manuelle d'une cible visuelle en mouvement ont constitué un champ privilégié pour l'étude des performances de l'opérateur humain [Poulton, 1981]. Cependant, dès les premiers travaux de Stark, Lida et Willis [1961] on devait constater que le sujet humain, dans cette tâche particulière, ne se comporte comme un servomécanisme réducteur d'écart, conforme à la théorie, que si la trajectoire de la cible est totalement imprévisible. Dès qu'une redondance ou une régularité détectable est introduite dans le mouvement imposé à la cible, le système se délinéarise et semble fonctionner sur un autre mode. Autrement dit, ce n'est que lorsque la machinerie sensori-motrice est privée du concours de l'opération de prédiction et se trouve sollicitée sur un mode purement réactif qu'elle se comporte comme un servomécanisme conforme aux théories de l'asservissement des modèles cybernétiques.

On comprend, dès lors, le succès rencontré par ce type d'analyse lorsqu'on l'applique à l'étude des régulations physiologiques autonomes ou expérimentalement déconnectées des contrôles prédictifs des niveaux supérieurs. De la même manière s'expliquent les résultats spectaculaires obtenus dans la description et la modélisation de certains comportements moteurs d'invertébrés qui dépendent d'une modalité de contrôle purement réactive. En contrepartie, la relative défaveur que connaît actuellement ce mode d'approche, notamment lorsqu'on l'applique à l'analyse de la performance humaine, devient plus explicable. Cette dernière apparaît, en effet, y compris d'ailleurs lorsqu'il s'agit de réactions réflexes les plus élémentaires, toujours plus ou moins « pénétrables » par les contrôles volontaires ou cognitifs. La nature et les mécanismes de cette « pénétrabilité cognitive » commencent à préoccuper sérieusement les neuro-physiologistes [Rothwell, Traub et Marsden, 1980 ; Bonnet, 1983 ; Paillard, 1991].

Nombreux sont les modèles d'analyse habituellement utilisés par les neurophysiologistes qui se trouvent aujourd'hui confrontés au problème d'une intervention des contrôles prédictifs. L'abondante littérature consacrée actuellement à l'étude des mécanismes de la poursuite oculaire ou oculo-manuelle est désormais orientée vers l'analyse des modalités d'interaction entre dispositifs réflexes d'ajustement du type servo-assisté et mécanismes d'anticipation [Eckmiller, 1987 ; voir chap. II. 2]. Les travaux de Melvil-Jones, Berthoz et Segal [1984], qui démontrent la possibilité d'obtenir, dans l'obscurité et par simple effort de représentation mentale, une recalibration du réflexe oculo-vestibulaire (réflexe dont la circuiterie sensori-motrice avait par ailleurs été bien élucidée), en sont un bon exemple.

Le domaine des réflexes posturaux n'échappe pas non plus à cette préoccupation dès lors qu'on étudie leur mise en œuvre sur l'organisme intact en situation [Massion, 1984 ; Droulez, Berthoz et Vidal, 1985]. C'est ainsi que la stabilisation posturale de la tête, qui dispose d'une machinerie sensori-motrice parfaitement adaptée pour assurer cette fonction lors des mouvements du corps, peut bénéficier de mécanismes anticipateurs de contrôle dont l'efficacité a pu être démontrée [Guitton, Kearney, Wereley et Peterson, 1986].

On peut encore citer l'abondante littérature consacrée à l'acquisition des régulations posturales en *feed-forward* [Dufossé et Massion, 1993], et, en particulier, l'intéressante réaction d'anticipation associée aux mouvements intentionnels dans le fameux protocole du « garçon de café » [Hugon, Massion et Wiesendanger, 1982]. Rappelons ce curieux phénomène : le plateau chargé des consommations que transporte le serveur se trouve irrésistiblement déséquilibré lorsqu'un consommateur prend l'initiative d'en retirer lui-même la carafe malgré la prévision que peut en faire le serveur, alors que le plateau reste parfaitement stable lorsque son allégement résulte de l'initiative du serveur lui-même. Ce très beau modèle de régulation anticipatrice associée à la commande intentionnelle du mouvement donne actuellement lieu à de nombreux travaux [Struppler, Gerilovsky, Lo et Jakob, 1993].

Vialley, Massion, Massarino et Khalil [1992] viennent, en particulier, de démontrer l'altération de cette régulation anticipatrice chez des malades porteurs de lésions unilatérales de l'aire motrice supplémentaire lorsqu'est utilisé comme segment support le membre controlatéral à la lésion et comme segment actif le bras ipsilatéral. Un résultat qui tend à confirmer le rôle que jouerait cette structure dans la coordination entre posture et mouvement [Massion et Vialley, 1990]

On peut encore évoquer le développement récent d'études sur la modulation « cognitive » des automatismes de la locomotion chez l'homme [Ferrandez et Pailhous, 1986; Bonnard et Pailhous, 1993 ; Teasdale, Bard, Larue et Fleury, 1993] mais aussi tous les travaux de neurophysiologie animale sur la modulation des activités corticales par une instruction préalable [Evarts et Tanji, 1974] et, d'une manière générale, les approches qui utilisent actuellement les protocoles d'amorçage avec utilisation systématique d'informations préalables (*precueing*) [Bonnet, Requin et Stelmach, 1982 ; Riehle et Requin, 1989]. La pondération variable des probabilités de survenue d'un événement permet de disséquer les mécanismes intervenant dans les prédispositions du système à réagir [Requin, 1980a] et de faire apparaître la coopération des modalités prédictive et réactive dans la gestion des activités motrices. L'analyse de ces interactions est probablement susceptible de nous révéler un aspect important du passage d'un mode contrôlé à un mode automatique de production des actes moteurs, aspect qui constitue une caractéristique importante des processus d'apprentissage moteur encore mal comprise au plan de ses mécanismes.

Identifier les situations expérimentales propres à révéler les problèmes d'interface entre l'appareil cognitif et les instruments sensori-moteurs constitue probablement un objectif prioritaire des études futures sur les contrôles de l'action s'il est vrai que les stratégies de recherches adoptées jusqu'ici ont, plus ou moins explicitement, cherché à neutraliser ce type d'interactions plutôt qu'à le favoriser : les physiologistes en éliminant l'intervention des contrôles supérieurs et les psychologues en réduisant la composante motrice à son expression la plus simple (comme dans l'étude des temps de réaction par exemple). Ces stratégies ont, sans nul doute, été payantes en permettant à chacune de ces disciplines de construire l'essentiel du corps de connaissances qui lui est propre, mais elles ont aussi probablement contribué à creuser entre psychologie et physiologie le fossé épistémologique que nous avons connu.

DEUX VOIES D'ACCÈS AU CORTEX MOTEUR

Les techniques d'enregistrement des activités neuronales unitaires sur l'organisme vigile ont connu un développement spectaculaire au cours des vingt dernières années. Ce développement a conduit à une moisson de données nouvelles sur les contrôles corticaux de la motricité et sur la contribution des deux grandes boucles : striaire (ganglions de la base) et cérébelleuse (cervelet latéral), à la modulation des aires motrices du cortex (voir fig. 1 et fig. 5). Parallèlement, le perfectionnement des méthodes de traçage des voies nerveuses a précisé l'architecture des grands secteurs associatifs du cerveau et la complexité de leurs interconnexions. Nous ne retiendrons que les grandes lignes d'une argumentation tirée de ces acquisitions récentes et basées sur des données neuroanatomiques, neuropathologiques et neurophysiologiques.

Les premières envisagent l'évolution des aires prémotrices corticales suivant deux grands secteurs architecturaux différenciés : dorsomédian d'une part et ventrolatéral d'autre part. L'origine de cette ségrégation fonctionnelle est aujourd'hui recherchée sur une base phylogénétique susceptible d'expliquer les connexions qui unissent les secteurs sous-corticaux aux grandes aires associatives du néocortex [Sanides, 1964]. Pour plus de détails à ce sujet on se référera à l'importante revue publiée par Goldberg en 1985.

L'aire motrice primaire présente une organisation somatotopique caractéristique. Les travaux modernes ont confirmé son organisation modulaire en colonnes verticales d'environ 300 microns de diamètres connectées par leur couche 5 à des secteurs anatomiques

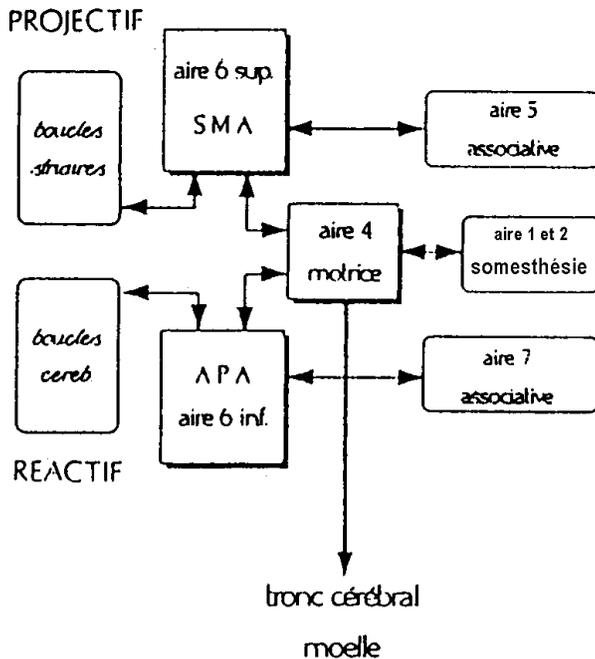


Fig. 6. — Deux voies d'accès au cortex moteur (aire 4 motrice) pour la médiation des gestions projective et réactive de l'action

La première voie (PROJECTIF) emprunte principalement les aires prémotrices dorsomédianes (aire 6 supérieure) et l'aire motrice supplémentaire (SMA). Ces dernières sont principalement afférentées par le cortex associatif pariétal supérieur (aire 5) où se trouvent représentés l'espace corporel et les schémas posturaux. Ces régions sont essentiellement interconnectées et modulées par la voie des différentes boucles striaires (ganglions de la base).

La seconde voie (REACTIF) concerne le cortex prémoteur ventrolatéral (aire 6 inférieure) et l'aire préarquée (APA). Ces dernières sont afférentées par le cortex associatif pariétal postérieur (aire 7) où se trouve représenté l'espace visuel. On considère que ces secteurs sont essentiellement modulés par les boucles cérébelleuses (boucles céréb.).

On notera que l'aire motrice est également sous le contrôle direct des aires primaires de protection de la somesthésie (aire 1).

Voir commentaires dans le texte (D'après Goldberg, 1984)

précis des cornes antérieures contrôlant la motricité squelettique. Ce cortex moteur primaire reste, en principe, la structure de médiation principale des commandes motrices par les voies du système pyramidal.

Deux voies d'accès des structures promotrices à cette structure ont été identifiées qui amènent à considérer l'existence de deux modes de gestion des contrôles moteurs empruntant sa médiation (fig. 6).

1/ *Sur le plan neuroanatomique.* — Deux secteurs frontaux se différencient essentiellement par l'origine des informations qu'ils reçoivent et par leur voie d'accès au cortex moteur primaire.

Un secteur dorsomédian est sous le contrôle des régions hippocampiennes par la voie du cortex angulaire antérieur : il reçoit ses informations sensorielles principalement de l'aire pariétale 5 (aire somato-proprioceptive de représentation de l'espace du corps). Ce secteur contrôle les dispositifs moteurs principalement par l'intermédiaire de l'aire motrice supplémentaire (AMS) considérée comme une aire supramotrice médiane.

Un secteur ventrolatéral est sous le contrôle des aires associatives pariétales postérieures (7a et 7b) et temporales (STS). Il peut être considéré comme une zone de convergence sensorielle plurimodale (visuelle, auditive, cutanée) concernant l'espace extracorporel. Il influence directement l'aire 4 d'une part par l'intermédiaire de l'aire préarquée (APA), considérée comme une région protomotrice latérale et, d'autre part, par les aires prémotrices inférieures.

2/ *Sur le plan neurophysiologique.* — Bien que les données électrophysiologiques sur les activités unitaires de ces régions donnent encore lieu à certaines controverses, la plupart des auteurs s'accordent à considérer ces régions prémotrices comme impliquées dans des activités préparatoires au déclenchement de l'action [Wise, 1985]. "L'activité de ces neurones est généralement liée à la tâche (*set-related*) et précède celle des neurones de l'aire 4 liés aux paramètres (force, direction) du mouvement à exécuter (*movement-related*). De ce point de vue, une importante distinction est introduite entre les neurones dont l'activité est déclenchée par un stimulus externe (*stimulus-driven, data-driven*) et ceux dont l'activité semble d'origine endogène, comme dans les mouvements déclenchés spontanément par exemple (*self-paced : memory-driven ; expectation-driven*). La comparaison entre mouvement initialisé par un signal déclenchant et action librement produite constitue désormais une voie d'approche privilégiée dans l'expérimentation sur les primates et chez l'homme [Gemba et Sasaki, 1984 ; Okano et Tanji : 1987 ; Romo et Schultz, 1987]. Sans entrer ici dans le détail des nombreux travaux actuellement orientés sur cette thématique [notamment la revue de Goldberg, 1985], nous, retiendrons qu'ils posent explicitement l'hypothèse d'une ségrégation fonctionnelle entre les deux modes réactif et prédictif de gestion des activités motrices.

3/ *Sur le plan fonctionnel.* — Une telle hypothèse est confortée par des données de stimulation et de lésion chez les primates et par des données cliniques chez l'homme.

S'agissant de l'expérimentation sur l'animal, nous évoquerons simplement une observation déjà ancienne de Moll et Kuypers [1979] sur des singes placés dans une situation où, voyant la cible convoitée au travers d'une paroi translucide, ils ne pouvaient l'atteindre qu'en utilisant une *stratégie de détour* (en empruntant un orifice latéral aménagé dans la paroi). La lésion de l'aire motrice supplémentaire étendue aux aires prémotrices supérieures conduit à l'impossibilité

totale pour l'animal d'adopter la conduite de détour. Il manifeste une incapacité à inhiber une projection directe, irrépressible de sa main vers la cible qui lui est présentée, aboutissant ainsi à une série de collisions avec la paroi. Les auteurs interprétaient cette dernière comme la libération d'une réactivité directe à la vision de la cible convoitée. Nombreuses sont aujourd'hui les données qui corroborent l'hypothèse d'une intervention des aires supplémentaires dans la production de mouvements intentionnels, guidés par un modèle interne et relevant d'une planification stratégique. Ces données soulignent aussi l'intervention majeure de ces structures dans le contrôle inhibiteur de la réactivité directe aux stimulations d'origine exogène. La conduite de détour (prédictive) normalement adoptée par les singes de Kuypers exigerait donc, pour être efficacement réalisée, la répression concomitante active de la réponse balistique primaire (réactive) de transport du membre en direction de la cible visuellement localisée.

L'épreuve de la *commande oculaire antisaccadique* constitue un second exemple du même phénomène, observable chez l'homme cette fois. Initialement proposée par Hallett [1978], l'épreuve consiste à demander au sujet de diriger son regard sur un point de fixation désigné dans l'attente de la présentation d'un signal périphérique. Il reçoit comme consigne d'ignorer ce signal lorsqu'il sera présenté et de produire une saccade volontaire en direction opposée vers une cible virtuelle occupant une position symétrique de celle du signal présenté. Cette tâche ne présente aucune difficulté pour les sujets normaux qui ont toutefois une latence de déclenchement de l'« antisaccade » plus élevée que le temps de réaction normalement observé pour l'acquisition fovéale réflexe d'une cible lumineuse présentée périphériquement. Guitton, Buchtel et Douglas [1985] ont montré que les patients atteints de lésions des secteurs préfrontaux dorsomédians sont incapables de réussir cette épreuve et présentent un appel saccadique irrépressible vers la cible visuelle réelle. Là encore, tout se passe comme si l'absence d'inhibition de la réactivité réflexe empêchait la réalisation d'une saccade volontairement dirigée vers une cible mémorisée.

On pourrait multiplier les exemples [Paillard, 1990a] et montrer que toute action intentionnellement déclenchée ressort d'une médiation représentationnelle du but à atteindre et implique, par suite, une forme d'anticipation des conséquences sensorielles attendues de l'exécution effective du geste projeté avec une inhibition concomitante de la réactivité directe aux sollicitations interférentes.

On peut certainement beaucoup espérer dans ce domaine d'une application des nouvelles techniques d'imagerie cérébrale basée sur le recueil d'indicateurs métaboliques (mesure du flux sanguin) [Roland, Larsen, Lassen et Skinj, 1980].

DEUX BOUCLES MODULATRICES DES ACTIVITÉS DU CORTEX MOTEUR

La complémentarité des deux grandes boucles cortico-ponto-cérébello-thalamo-corticale d'une part et cortico-strio-thalamo-corticale d'autre part, dans leur fonction modulatrice des activités du cortex moteur, est connue depuis longtemps [Kemp et Powell, 1971], Leur étude a récemment bénéficié d'importants progrès. Se sont notamment précisées les zones d'intervention de ces deux boucles sur les structures motrices corticales. Là encore, en négligeant certaines nuances toujours en discussion dans les travaux actuels, on peut schématiquement considérer les points suivants :

1 / *La boucle cérébelleuse* est principalement alimentée par les activités du cortex moteur primaire et par les secteurs de l'aire prémotrice inférieure. Or, ce sont précisément ces deux régions qui constituent les cibles essentielles des informations originaires du cervelet latéral projetant en retour sur l'aire 4 par la voie des noyaux thalamiques ventro-latéraux et sur l'aire 6b par la voie des noyaux thalamiques X. Mais cette boucle est également alimentée par un important contingent cortico-cérébelleux en provenance du cortex pariétal postérieur. Ce contingent jouerait un rôle essentiel dans le guidage visuel de l'action en cours [Glickstein et May, 1982].

2 / *La boucle striaire* emprunte les importantes formations des ganglions de la base, longtemps restées mal connues tant sur le plan de l'organisation de leur microcircuiterie que sur celui de leur physiologie fonctionnelle. Le paysage architectural et fonctionnel de ces régions s'est considérablement modifié au cours des quinze dernières années [voir revue dans Paillard, 1990a et Graybiel, 1990 ; Hikosaka, 1991].

En se limitant aux points essentiels, nous retiendrons, *au plan neuroanatomique*, la distinction d'une pluralité de boucles cortico-striato-thalamo-corticales se regroupant en deux grandes classes (Alexander, DeLong et Strick, 1986) : les boucles motrices et les boucles dites complexes et parfois désignées comme cognitives.

Les premières empruntent essentiellement les structures du putamen et la voie de sortie du pallidum pour faire relais dans un noyau spécifique du thalamus (VPLO) — indépendant du noyau ventrolatéral — dont les efférences se projettent massivement sur l'aire motrice supplémentaire, et les aires prémotrices supérieures dorso-médianes. Ces boucles sont également modulées au niveau du putamen par des informations en provenance des cortex associatifs pariétaux et limbiques.

Les secondes constituent un ensemble de circuits empruntant pour la plupart les structures néostriaires (noyaux caudés) et les voies de sortie pallidales et nigrales. Elles s'individualisent au niveau de relais thalamiques différenciés et se referment au niveau du cortex préfrontal sur leurs aires d'origine. Suivant leur organisation, ces diverses boucles seront modulées au niveau du noyau caudé par des informations en provenance du système limbique et des grands secteurs pariétaux et temporaux.

Du point de vue fonctionnel, nous ne disposons pas encore de données physiologiques suffisamment précises quant aux spécialisations fonctionnelles de ces diverses boucles maintenant bien identifiées au plan neuroanatomique. Dans l'état actuel de nos connaissances quelques orientations générales peuvent néanmoins être retenues [Paillard, 1990].

Une observation expérimentale chez les primates (et confirmée chez l'homme) nous aidera à préciser un point important : une lésion du pallidum, qui constitue, comme nous l'avons vu, la voie de sortie des diverses boucles striaires et la structure de distribution de leurs influences sur une variété de noyaux thalamiques individualisés, rend la performance de l'animal entièrement dépendante d'un guidage sensoriel continu de la trajectoire des mouvements spatialement dirigés [Hore, Meyer-Lohmann et Brooks, 1977]. Après lésions de cette structure, la phase rapide de transport d'un geste de pointage ne peut plus être normalement mobilisée sous une forme balistique préprogrammée. Le mouvement sera cependant effectué correctement mais avec lenteur du fait de la nécessité d'un guidage visuel continu [Beaubaton, Trouche, Amato et Legallet, 1981]. Le parkinsonien présente le même type d'altération de ses gestes qui ne peuvent plus être correctement planifiés et anticipés, mais qui peuvent être exécutés sous le contrôle continu des rétroactions

correctrices d'origine visuelle, exigeant beaucoup plus de temps pour intervenir sur l'action en cours. Ces mouvements sont pratiquement impossibles à réaliser en l'absence d'un contrôle visuel continu [Flowers, 1976].

Sans que l'on puisse toutefois dissocier les contributions respectives des boucles motrices et des boucles « complexes » dans les troubles observés, ces données concordantes tendent donc à impliquer les boucles striaires dans les opérations d'anticipation nécessaires à la planification correcte d'un projet de mouvement. Leurs lésions laissent apparemment intactes les capacités d'un guidage du mouvement en modalité réactive (par utilisation de rétroactions correctrices).

Un autre aspect caractéristique, souvent associé à ce type de lésions, concerne la difficulté qu'éprouvent les patients comme les animaux d'expérience à changer de stratégie ou à organiser une suite séquentiellement ordonnée de mouvements successifs. Ces perturbations relèvent des phénomènes de persévération souvent décrits comme caractéristiques de la symptomatologie frontale. De même, la distractibilité caractéristique d'un syndrome frontal peut être rapportée à une déficience des systèmes de contrôle de la réactivité primaire. On peut ajouter que ces régions sont également le lieu de convergence des informations en provenance des secteurs limbiques, qui contribuent à la modulation des conduites motrices par leurs déterminants motivationnels et affectifs [Damasio, Van Hoesen et Vilensky, 1981].

LES MODÈLES D'INTERPRÉTATION

La présentation que nous venons de faire s'inscrit, de toute évidence, dans le cadre conventionnel des modèles de traitement de l'information. Ces modèles restent encore largement dominants dans ce champ d'étude où nous ne disposons pas encore de modèles alternatifs réellement compétitifs. Il importe toutefois d'évoquer les critiques que leur application, jugée trop exclusive, commence à soulever, tant dans le champ des approches comportementales des contrôles de l'action qu'au sein des neurosciences en général.

Les controverses tendent actuellement à se développer, sous forme de confrontations internes et de manière indépendante, au sein de chacune des disciplines concernées. L'issue de ces débats pourrait ne pas être sans conséquences sur les stratégies futures, convergentes ou divergentes, qui orienteront les recherches interdisciplinaires dans ce domaine (Rosenbaum, 1991). Aussi, tenterons-nous d'en situer les contours et les perspectives.

Sans pouvoir prétendre nous prémunir contre un certain schématisme dans ce trop court exposé, on peut, en première analyse, reconnaître deux orientations dominantes dans les débats contemporains : la première s'inspire des grands courants de la physique théorique contemporaine qui se sont développés dans le champ de la *thermodynamique des phénomènes irréversibles*. Avec les approches des *systèmes dynamiques non linéaires*, elle constitue un secteur actif de la recherche psychologique contemporaine dans le domaine des contrôles de l'action. La seconde est issue du progrès des sciences de l'intelligence artificielle dans le maniement des *réseaux connexionnistes* dont les performances très surprenantes interpellent les modèles et méthodologies actuellement dominants dans l'approche neurophysiologique du fonctionnement des collectivités neuronales.

Ces ouvertures nouvelles, que leurs promoteurs n'hésitent pas, à tort ou à raison et dans leur champ respectif, à présenter comme de véritables révolutions paradigmatiques, justifient sans aucun doute un examen attentif et dépassionné.

LA THÉORIE DES SYSTÈMES DYNAMIQUES NON LINÉAIRES

Il faut rappeler que les prémisses d'une application en biologie de la théorie générale de la dynamique des systèmes non linéaires se sont, au départ, développées aux Etats-Unis dans la confidentialité des rapports de la NASA et à l'ombre du déploiement triomphant des théories de l'information. Cette théorie aspirait, de fait, à une explication purement physicaliste de l'activité des systèmes vivants et affirmait sa prétention à invalider le recours, alors dominant, au concept métaphorique d'information et aux modèles cybernétiques [Iberall et Cardon, 1964]. Parallèlement cependant, les concepts d'information, de message, de code, de bouclage et de contrôle, portés par les progrès de l'informatique et des sciences du calcul, déferlaient irrésistiblement sur les sciences biologiques et investissaient, en particulier, le domaine des études sur le système nerveux et celui de la génétique [voir, historique dans l'ouvrage de François Jacob, 1981].

Aussi l'ouvrage d'Iberall, qui présentait sa *Théorie générale des organisations vivantes*, ne connut, lors de sa parution en 1972, qu'un succès très modeste. En écho aux théories homéostasiques de Claude Bernard et de Cannon, Iberall y exposait sa théorie « *homéokinétique* » des stationnarités dynamiques de la matière vivante et, dans une perspective systémique, y introduisait les notions *d'unités coopératives*, *d'interactivité dynamique* entre ces unités avec une généralisation des notions d'« *invariants sommationnels* » de la mécanique statistique pour formaliser l'idée clé de finalité fonctionnelle. Une série d'ouvrages d'inspirations diverses vont ensuite contribuer à élargir et diffuser ces idées nouvelles. Citons par exemple, et pour être bref, les travaux de Prigogine [1967], à point de départ *thermodynamique* sur les structures dissipatives, de René Thom [1972], à point de départ *géométrique*, sur la théorie des catastrophes, de Maturana et Varela [1980], à point de départ *biologique*, sur l'autopoïèse et l'autonomie et, plus récemment encore, on se souviendra certainement du succès médiatique des *théories du Chaos* [voir historique dans Gleick, 1988, et Ruelle, 1991].

Si chacun reconnaît aujourd'hui l'originalité et l'intérêt de ces nouvelles perspectives théoriques ouvertes à l'approche des phénomènes biologiques, on s'accorde aussi généralement à reconnaître la relative modestie de leur portée heuristique au plan expérimental, en dépit de certains succès spectaculaires (par exemple, dans le domaine des contrôles moteurs avec l'étude des transitions de phase dans la coordination des mouvements périodiques [Beek et Beek, 1988]). Ces nouveaux outils, dont la puissance révolutionnaire tarde encore à s'affirmer, ne semblent pas en état de fournir, pour l'instant tout au moins, une réelle alternative aux modèles existants.

Nous allons revenir sur ce problème mais, auparavant, nous mentionnerons simplement quelques points de repères dans l'évolution de ce courant d'idée en psychologie : on peut citer l'ouvrage de synthèse de Haken [1983] sur la « *synergétique* » qui est devenu le livre de référence dans ce domaine et où se trouvent décrits les concepts de base. On évoquera aussi les travaux théoriques de Kugler et Turvey [1987] [voir aussi Swenson et Turvey, 1991] qui ont joué un rôle important dans la diffusion de ces conceptions en

tendant notamment d'articuler cette approche avec les problématiques écologiques gibsoniennes ; mais ce sont actuellement les efforts de diffusion de Kelso [1982] et la suite des travaux expérimentaux de son groupe (notamment sur la motricité périodique, Kelso et Schöner, 1988] qui exercent un effet d'entraînement certain sur les recherches qui se développent en psychologie sur le terrain de ces nouvelles problématiques.

Elles y trouvent certainement aujourd'hui un terrain plus réceptif qu'au temps d'Iberall, du fait des signes visibles d'essoufflement des formalismes informatiques dans cette discipline. D'où le pouvoir d'attraction retrouvé (en particulier dans le domaine des études sur la motricité) de ces théories physiques qui, si elles exercent une fascination certaine par leur prétention à l'universalité, restent cependant d'un accès difficile au plan formel et conceptuel pour le profane. Dès lors, ce sont en effet les concepts *d'attracteurs*, de *variables collectives*, de *variables de contrôle*, de *cycle limite*, de *fonction de Liapounov*, de *structures dissipatives* et de stabilité loin des états d'équilibre avec lesquels leurs prosélytes tentent de familiariser biologistes et psychologues. Le défi à relever apparaît sérieux lorsqu'on réalise la place que continuent d'occuper aujourd'hui les concepts de *message*, de *code*, d'*information*, de *contrôle*, de *programme*, de *feed-back*, de *boucles*. Ces derniers ont investi le vocabulaire du généticien et du spécialiste du système nerveux comme celui du linguiste et du psychologue. Ils leur fournissent un langage commun, facilement assimilable, pour la description de leurs objets d'étude, langage qui a indiscutablement beaucoup contribué à l'élargissement des dialogues interdisciplinaires contemporains entre la biologie, les sciences du calcul et celles de la cognition.

On peut donc légitimement s'interroger sur ce que sera l'issue des débats théoriques actuels et sur leur importance stratégique pour l'orientation des travaux futurs. Mais examinons auparavant l'état des lieux chez les spécialistes du système nerveux eux-mêmes qui, curieusement, ont des préoccupations assez différentes.

LES PERFORMANCES DES RÉSEAUX CONNEXIONNISTES

L'espoir de comprendre un jour le fonctionnement du cerveau en termes de circulation de signaux dans une circuiterie topographiquement identifiée, similaires à ceux qu'utilisé l'ingénieur électronicien ou informaticien dans la description de ses schémas de câblage, continue de soutenir l'acharnement des explorateurs du système nerveux à décrypter l'architecture des connexions interneuronales et à tenter d'y repérer la dynamique des messages qui y circulent.

Loin de conforter les hypothèses initiales, les progrès considérables réalisés par la neuroanatomie au cours des dernières décennies, grâce notamment à l'apparition de nouvelles méthodes neurochimiques de traçage des voies — méthodes dont on attendait des précisions décisives —, ont, en fait, ajouté à la confusion. Ils révèlent, en effet, l'extrême intrication des connexions inter-neuronales et inter-aréales (dans les secteurs corticaux notamment) et une complexité d'organisation qui semble défier tout espoir d'identification, nu niveau local, de plans de câblage interprétables en termes fonctionnels. Circonstance aggravante, les techniques micro-électrographiques de détection des activités neuroniques unitaires, censées permettre d'identifier la dynamique des activités nerveuses dans une circuiterie anatomiquement repérée, en dépit de succès indiscutables, se trouvent aujourd'hui également remises en question par ceux-là même qui ont été les promoteurs les plus actifs de ce secteur de recherches (voir à ce propos le numéro spécial de *Behavioral*

and Brain Sciences, 1992, n° 15]. Que faut-il, en fait, penser de ces constats ?

Depuis les travaux princeps de McCulloch et Pitts [1943], les performances des réseaux de neurones formels ont toujours fasciné les spécialistes du système nerveux. Stimulée par les progrès rapides des sciences du calcul et de l'intelligence artificielle, leur étude a inspiré un nombre considérable de travaux. Les neurophysiologistes, le plus généralement, ont eu tendance à les considérer comme des simulations intéressantes mais par trop éloignées du fonctionnement des neurones réels pour constituer un modèle véritablement utile à la progression de notre connaissance des mécanismes cérébraux [Paillard, 1987d ; Crick, 1989]. Aussi, la technologie des réseaux a-t-elle poursuivi son développement autonome dans l'ingénierie des sciences du calcul indépendamment de toutes références aux systèmes biologiques.

La soudaine irruption d'un nouveau type de réseaux dits « connexionnistes » dans le monde de la robotique surprend et intrigue à la fois. Ces réseaux surprennent d'abord par leur étonnante efficacité à résoudre des problèmes complexes d'autoprogrammation et d'apprentissage sans instructeur, mais ils intriguent surtout par le constat d'incapacité dans laquelle semblent se trouver leurs concepteurs d'expliquer le déterminisme de leur fonctionnement.

Sous leur forme la plus élémentaire, ces réseaux sont constitués de trois couches d'unités actives [fig. 7].

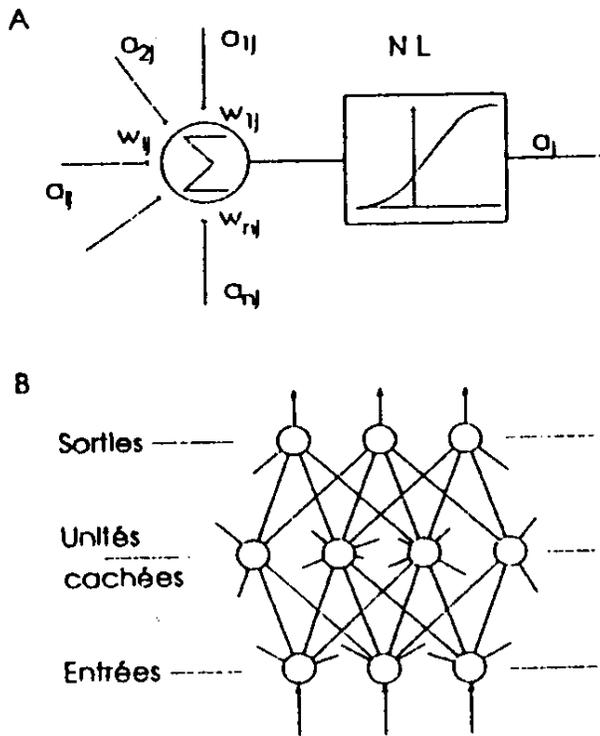


Fig.7. — Réseau connexionniste à trois couches comprenant des unités d'entrées et de sortie et une couche intermédiaire d'unités cachées

Chaque unité du réseau se comporte (schéma A) comme un analogue de neurone dont le potentiel de membrane serait représenté par la somme des intensités des courants a_{ij} qu'il reçoit de ses connexions afférentes (analogue des entrées présynaptiques) suivant une pondération ajustable de la perméabilité de chacune des connexions w_{ij} (analogue à la pondération des capacités de transmission synaptique). La sortie a_{ij} est déclenchée par une unité de séparation non linéaire (M) fonctionnant comme une bascule à seuil (analogue au seuil d'émission d'un message au niveau du segment initial d'axone) Cette sortie ira influencer les autres unités du réseau avec lesquelles cette unité est connectée.

Dans le réseau à trois couches représenté en B, toutes les unités d'une couche sont connectées avec la totalité des unités de la couche sous-jacente (au moins dans les réseaux à transformation spatiale) le réseau comprend des unités d'entrées et de sorties et une couche intermédiaire d'unités dites cachées. La rétropropagation des signaux d'erreur est assurée par un artifice de calcul qui ajuste, en ligne, les pondérations de transmission entre les unités du réseau jusqu'à ce que se réalise une stabilisation transitoire de l'activité de la couche intermédiaire.

Voir commentaires dans le texte. (D'après Robinson, 1992.)

Les unités d'entrée et de sortie sont séparées par une couche intermédiaire d'unités dites « cachées ». Ces dernières sont susceptibles de modifier leur poids d'intervention dans l'activité générale du réseau grâce à un ajustement de la perméabilité de leurs connexions. Pour ce faire, elles utilisent un signal d'erreur propagé rétroactivement depuis les unités de sortie sur les unités émettrices de la couche cachée selon une certaine règle d'apprentissage [Ewert et Werner, 1991]. L'architecture de ces réseaux, en fait, est fondamentalement similaire à celle de leurs archétypes du genre *perceptron*, à la fois par la nature de l'unité de base de type *informon* [Uttley, 1970] et par le mode massivement distribué des connexions, mais aussi par la répartition stochastique initiale des pondérations synaptiques. L'originalité de ces nouveaux types de réseaux tient, en fait, dans la mise en œuvre de procédures dite de « *rétropropagation* » [Rumelhart et McClelland, 1986, Rumelhart, Hinton et Williams, 1986]. Ces procédures que l'on aurait tendance à assimiler, *a priori*, aux feed-back rétroactifs — qui constituent l'architecture de base des relations interrégionales dans l'organisation du cortex [Damasio, 1989] — en diffèrent cependant dans leur principe d'intervention. Si la rétropropagation des réseaux connexionnistes contribue bien à l'ajustement continu des poids synaptiques des unités cachées au cours de la période d'auto-organisation du réseau, elle résulte, en fait, d'un simple artifice de calcul utilisé dans la simulation sur ordinateur. Elle ne correspond à aucun mécanisme biologique connu [Crick, 1989]. Elle a le pouvoir de conférer à ces populations d'unités interactives d'étonnantes capacités d'autostructuration adaptative. Le système se trouve spontanément conduit vers des états finaux d'équilibre interne, variables suivant les conditions initiales, mais associés à un répertoire de configurations de sorties invariantes. Autrement dit, compte tenu du problème posé, les solutions qui émergent du processus d'auto-organisation interne au réseau résultent de la stationnarité temporaire d'une distribution des activités des unités cachées, ces distributions restant quasi indépendantes de la configuration topologique des unités activées dans le réseau. Il en résulte que les paramètres spatio-temporels caractéristiques de la configuration de sortie (un programme moteur par exemple) ne peuvent théoriquement être valablement déduits d'une analyse des activités individuelles des unités de la couche intermédiaire du réseau (d'où l'appellation d'unités cachées).

L'assimilation de ces unités à des « *neuromimes* » et les changements de perméabilité de leurs connexions à un « *ajustement de poids synaptiques* » de type hebbien (règle d'ajustement des perméabilités synaptiques attribuée à Hebb) contribuent à l'attrait grandissant qu'exercent sur les neurophysiologistes le fonctionnement de ces curieuses unités d'organisation. Elles simulent, en effet, à la perfection, certaines performances adaptatives et intégratives des collectivités neuronales, jusqu'ici difficile à modéliser à l'aide des modèles cybernétiques classiques et sur la base d'un plan de câblage clairement identifiable [Anastasio et Robinson, 1980]. Elles semblent offrir une issue au désarroi des neurophysiologistes confrontés aux difficultés d'interprétation des activités unitaires qu'ils recueillent dans le système nerveux au cours de l'exécution des mouvements [Alexander, Delong et Crutcher, 1992 ; Fetz, 1992 ; Robinson, 1992 ; Zipser et Andersen, 1988]. Peut-on, pour autant, là encore, parler de crise, de rupture et de révolution paradigmatique ?

Il est, de ce point de vue, tout à fait instructif, de suivre les commentaires et débats suscités par ces prises de position dans le numéro spécial du *Behavioral and Brain Sciences* mentionné ci-dessus (1992, n° 15). Un certain nombre d'articles-cibles y lance le débat et ces articles apparaissent d'autant plus provocateurs qu'ils émanent de personnalités dont les travaux personnels ont marqué les approches conventionnelles [Robinson, 1992 ; Alexander *et al.*, 1992 ; Fetz, 1992 ; Stein, 1992].

Il apparaît d'emblée significatif que les turbulences soulevées par les modèles de systèmes dynamiques dans la communauté des psychologues sont totalement éclipsées et pratiquement absentes des préoccupations des neurophysiologistes. Ces derniers, pour la plupart, restent toujours largement fidèles aux modèles généraux de traitement de l'information. Un tel constat n'est pas surprenant. Le neurophysiologiste place son analyse au niveau des supports nerveux qui sous-tendent les productions comportementales alors que le psychologue place la sienne au niveau de la description des caractéristiques de la réponse comportementale en choisissant souvent délibérément d'ignorer le contenu de la boîte noire qui l'a produite et dont il estime pouvoir, légitimement, considérer la connaissance comme non pertinente à son niveau d'observation.

Mais, tout bien considéré, les réseaux connexionnistes sont-ils eux-mêmes autre chose que les produits abstraits d'une simulation purement « computationnelle » ? Leurs unités « cachées », au fonctionnement collectif encore mystérieux, ne constituent-elles pas des « boîtes noires » assez magiques (qui commencent à prendre une place grandissante en robotique et dans les opérations de contrôle automatique de l'industrie) et dont les ingénieurs s'accommodent très bien d'ignorer le principe de fonctionnement interne. Il leur suffit d'en maîtriser pragmatiquement les capacités autoprogrammatrices et les procédures de mise en oeuvre.

C'est au même titre, par exemple, que nous apprenons pragmatiquement à utiliser notre four à micro-ondes comme une « boîte noire » en consultant les descriptions de sa notice d'emploi. Mais s'il nous intéresse de connaître plus précisément les caractéristiques des convections thermiques engendrées dans le four en fonctionnement, nous trouverons sans doute le formalisme mathématique des systèmes dynamiques non linéaires parfaitement adapté à ce niveau de description des productions de notre four. Il nous sera facile aussi de démontrer, qu'à ce niveau d'observation, la notion de programme n'est pas très pertinente à la description des ces flux thermiques. Mais si le four tombe en panne, par exemple, nous devons alors nous intéresser aux systèmes de commande et de régulation de l'appareil. Nous devons nous instruire sur le plan de câblage du dispositif et la logique d'enchaînement des opérations qui en contrôle le fonctionnement. Un formalisme cybernétique pourra, dès lors, s'avérer précieux et le concept de programme d'un usage commode. En est-il autrement des problèmes que peut poser l'étude du mouvement, suivant que l'on s'interroge sur la fluidité morphogénétique de sa cinématique ou sur le support nerveux de ses commandes ? Autrement dit, le même objet phénoménal peut être étudié de divers points de vue, à des niveaux d'organisation différents, avec des instruments d'observation qui diffèrent, avec des questionnements variés et, par suite, conduire à des descriptions différentes. En aucun cas, cependant, ces descriptions ne sauraient être exclusives et elles sont parfaitement recevables dans leur complémentarité et en toute légitimité scientifique. On trouvera dans Cruse *et al.* [1990] une argumentation similaire développée dans le contexte des études biologiques. Une telle prise de conscience éviterait sans doute la stérilité de certains débats interdisciplinaires actuels.

Que la « boîte noire » des modèles dynamiques reste — pour l'instant tout au moins — beaucoup moins attractive pour le neurophysiologiste que celle des unités cachées des réseaux connexionnistes se comprend aisément. A l'inverse des modèles dynamiques, en effet, ces derniers lui suggèrent des modes de fonctionnement interne directement incorporables dans la connectivité de ses architectures nerveuses.

Pouvons-nous, dès lors, nous risquer à imaginer ce que pourrait être le développement possible de ces domaines de recherches en pleine effervescence ?

ISSUES ET PERSPECTIVES

1/ Une première remarque s'impose certainement : les controverses, les remises en question ont toujours été le moteur des progrès de la science. La vitalité d'un champ de recherches se mesure souvent à l'incisivité des contestations qu'il suscite. De ce point de vue, on peut sans doute juger très positive, et dans un sens prometteuse, l'effervescence actuelle qui, au plan théorique comme au plan méthodologique, semble agiter l'étude des contrôles moteurs, si l'on veut bien toutefois éviter les exclusives stériles et sans réels fondements.

2/ La seconde remarque concerne la mise en perspective des discussions actuelles. Au sein des deux disciplines concernées, elles gravitent, en fait, autour d'un même problème central : celui de la pertinence du concept de programme. Ce problème soulevé, tout d'abord, par les spécialistes des études sur la psychologie de l'action [Swenson et Turvey, 1985] l'est aussi, aujourd'hui, par les neurophysiologistes du contrôle moteur [Alexander *et al.*, 1992].

D'emblée, nous inclinons à souscrire aux conclusions d'un article récemment consacré à ce problème par Semjen [1994] où l'auteur montre que le problème de la pertinence d'emploi du terme reste fondamentalement « une question de convention, bien davantage qu'une question de fond ». On retrouvera d'ailleurs des arguments assez similaires dans l'excellente analyse de Cruse *et al.* [1990].

Comme nous l'avons vu précédemment, les « *programmes câblés* » dans la circuiterie — dont l'existence n'est absolument pas contestable — répondent à la définition stricte du programme comme expression de « ce qui est écrit d'avance » dans la connectivité du système et qui doit faire l'objet d'une simple relecture. Ces programmes câblés — et pour une part génétiquement précâblés — doivent être distingués des « *programmes générés* » par un processus d'autoconstruction, à l'intérieur d'un champ de contraintes qui en détermine la trajectoire d'expression et les états finaux. De tels « programmes », qui demandent les produits de leur expression pour pouvoir être lus [Atlan, 1972], seraient, ici, davantage assimilables à une « déclaration d'intention » [selon l'expression de Cruse *et al.*, 1990] qu'à un catalogue de prescriptions.

Les premiers constituent assurément l'armature rigide du répertoire de base des dialogues sensori-moteurs évoqués plus haut. Ils appartiennent aux activités déclenchables « réactivement ». Mais ce sont les seconds qui alimentent principalement les controverses sémantiques actuelles. Ils concernent essentiellement les activités dirigées par une représentation de l'objectif à atteindre, activités qui font l'objet de ce que nous avons appelé une « gestion prédictive ».

Les programmes câblés continueront de faire l'objet des investigations systématiques des neurophysiologistes, notamment au niveau des interneurons spinaux et des structures du tronc cérébral. Se pose principalement à leur sujet la question de leur autonomie de fonctionnement [Cruse *et al.*, 1990]. Cette autonomie doit être évaluée d'une part à l'égard des contraintes des rétroactions sensorielles de la servo-assistance [Gandevia et Burke, 1992] et, d'autre part, du point de vue de leur « pénétrabilité » par les contrôles des niveaux cognitifs [Paillard, 1991]. Cette question constitue le problème central à résoudre pour la compréhension des articulations fonctionnelles entre gestion sensori-motrice et gestion représentationnelle de l'action.

Les approches conventionnelles continueront certainement de jouer un rôle essentiel dans l'exploration de cette part de la machinerie sensori-motrice que nous avons qualifiée

d' « organisée ». On notera cependant que n'a pas explicitement été soulevé ici le problème des prédispositions secondairement acquises par apprentissage, autrement dit de l'organisation secondairement acquise et consolidée dans le vaste répertoire des automatismes appris. Le statut d'un tel répertoire, au plan de ses supports nerveux, reste encore à préciser [Kawato, Furukawa et Susuki, 1987 ; Houk, 1991].

S'agissant, par contre, de la gestion cognitive de l'action, son étude nous place au cœur des fonctions « organisantes » de la machinerie nerveuse. Elles nous paraissent poser le problème central que nous avons à résoudre. Ce problème relève de la logique d'intervention des mécanismes de vection qui guident l'évolution et l'orientation des processus auto-organiseurs en général [Atlan, 1972] et des programmes d'action autogénérés en particulier [Paillard, 1977]. Nous retrouvons, là, les interrogations fondamentales posées par les processus génératifs du « programme » génétique au niveau du développement individuel [Edelman, 1987] et des sélections évolutives au niveau de l'espèce [Waddington, 1968]. Les « algorithmes génétiques » d'apparition récente [Goldberg, 1989] seront-ils susceptibles d'y apporter un début de réponses ? La question reste posée.

3 / La troisième remarque concernera les perspectives ouvertes par les performances des réseaux connexionnistes et surtout par les problèmes que soulève leur principe de fonctionnement. La solution de ces problèmes pourrait bien nous ramener à cette lancinante préoccupation de la biologie théorique qu'a toujours constitué la notion de *propriétés émergentes* dans une « *théorie générale des systèmes* ». On peut, en effet, semble-t-il, s'interroger sur l'analogie qui peut exister entre l'architecture basale à trois couches qui caractérise les réseaux connexionnistes et ce que l'on définit par ailleurs comme une *unité systémique d'organisation*. Cette dernière se caractérise, en effet, par ses surfaces limitantes (interface d'échange avec le super-système et, en l'occurrence, les couches d'entrées et de sorties du réseau) et les sous-systèmes interactifs qui constituent les composants du système (en l'occurrence les unités interactives du réseau). Les performances du réseau, comme celles de l'unité systémique, sont considérées comme des productions émergentes irréductibles aux propriétés des éléments composants prises individuellement. Ces productions résultent d'une véritable intégration (au sens du terme que l'on pourrait qualifier de biologique) et non de la simple sommation des activités des éléments composants. Ces dernières reflètent les contraintes du maintien de la solidarité de l'ensemble que leur impose le système conçu comme totalité intégrative (voir aussi chap. VI. 6 de ce traité). Ainsi les rétroactions d'un produit final de l'intégration, assimilable à une fonction de supervision et de contrôle sur l'activité des éléments composants, constituent un facteur déterminant des fonctions organisantes autonomes de l'unité systémique. De manière comparable, semble-t-il (au plan formel tout au moins), la rétropropagation pourrait jouer un rôle similaire dans l'activité des réseaux connexionnistes. Il deviendrait alors tentant d'essayer de « biologiser » les réseaux artificiels en introduisant dans leur connectivité stochastique actuelle les rigidités de certains modules fonctionnels. Les premières tentatives dans cette voie semblent prometteuses [Jeager, 1992]. Il est bien clair que les structures « réticulaires » identifiables dans le système nerveux nous mettent rarement en présence de réseaux de neurones distribués de manière isotrope. La plupart des données issues des explorations unitaires nous révèlent l'existence d'assemblées cellulaires, agrégées en ensembles structuraux topographiquement répartis et fonctionnellement identifiables. Les conceptions modulaires de l'organisation cérébrale [Mountcastle, 1978 ; Szentagothai, 1975] avec ses fondements embryologiques reconnus [Rakic, 1972] ont déjà inspiré d'intéressants modèles de réseaux de colonnes [Burnod, 1989] — et non plus seulement de

neurones — qui semblent offrir des perspectives nouvelles de formalisation des capacités adaptatives du cerveau.

On retiendra aussi, au niveau des relations inter-aréales cette fois, les modèles de réseaux interactifs suggérés par Mesulam [1981] pour l'architecture fonctionnelle des processus attentionnels ou encore l'identification neuroanatomique (dans les aires associatives corticales des primates) de structures distribuées en réseaux présentées comme les architectures présumées intervenir dans les traitements cognitifs [Goldman-Rakic, 1988]. Les données idéographiques récentes tendraient à confirmer, chez l'homme, la présence d'une activation parallèle de multiples aires corticales au cours des activités mentales, suggérant l'existence d'une succession d'états d'équilibre transitoire fluctuants et variables pour une même tâche chez le même sujet et d'un sujet à l'autre [Ingvar et Phillipson, 1977]. Constat qui serait sans doute susceptible de nous ramener à un niveau plus global d'observation, à une description de la dynamique des changements d'état des activités cérébrales à partir des données électro- ou magnéto-encéphalographiques [Basar, 1990 ; Gallez et Babloyantz, 1991].

On peut encore citer, dans une voie un peu différente, les approches dérivées de la théorie de la sélection des groupes neuronaux d'Edelman [1987], dont les développements futurs sont encore imprécis, mais qui suggèrent une organisation basée sur la sélection (en fonction de l'objectif visé) d'une combinatoire d'activités parmi un répertoire de performances possibles. L'idée du rôle d'un *générateur de variétés* dans un processus darwinien de choix des stratégies cognitives ou comportementales constitue également une voie d'exploration prometteuse d'ailleurs déjà suggérée par les psychologues eux-mêmes [Richelle, 1987].

4 / Notre dernière remarque enfin concernera le constat de convergence possible (et parfois même déjà concrétisée) des deux modèles théoriques que nous avons évoqués. Certains travaux récents [Kwan, Yeap, Jiang et Borrett, 1990 ; Borrett, Yeap et Kwan, 1992] suggèrent en effet que les approches dynamiques sont probablement susceptibles d'apporter des descripteurs précieux des activités globales des unités cachées des réseaux connexionnistes et par suite d'aider à la compréhension des logiques de fonctionnement de ces unités auto-organisantes. Pourrait-on, dès lors, espérer voir se réaliser le vieux rêve bertalanffien [Bertalanffy, 1969] d'une théorie générale des systèmes enfin dotée d'un formalisme unificateur ? Ne reconnaît-on pas également dans cette évocation de processus génératifs auto-organisants et de filiation de structures dans une dynamique évolutive et adaptative de stationnarités transitoires des activités nerveuses centrales, les perspectives visionnaires que nous donnait Jean Piaget [1967] de la genèse et de la dynamique des structures opératoires de l'intelligence humaine dans son articulation avec les logiques câblées des niveaux sensori-moteurs [Paillard, 1982c] ?

CONCLUSIONS

Nous avons vu comment le problème de l'intégration sensori-motrice vient, avec la prise en compte des contrôles idéo-moteurs, interroger les neurosciences modernes dans un contexte nouveau à la fois plus riche et plus complexe, mais aussi plus proche de la réalité des objets mentaux que tentent décerner, de leur côté, les approches contemporaines de la cognition.

Le modèle explicite de cette approche multidisciplinaire, désormais convergente, des rapports de la perception et de l'action peut se résumer ainsi : d'une part, un équipement

sensori-moteur élaboré qui entretient avec l'environnement des dialogues directs diversifiés et permanents : d'autre part, un appareil cognitif qui accumule dans ses mémoires représentatives tous les éléments de structuration d'un modèle interne de la réalité physique, et d'une connaissance approfondie des capacités de ses propres instruments sensori-moteurs.

D'un côté, un ensemble de dispositifs prédisposés à réagir aux sollicitations diverses du milieu externe et qui fonctionne sur un mode réactif d'une manière relativement conforme à celle des modèles réflexologiques classiques. De l'autre, un appareil psychique complexe, doté de la capacité d'extraire de l'environnement les régularités, les invariances, les stabilités qui lui serviront à élaborer une représentation interne de son environnement le plus probable et le mieux prévisible. Cet appareil fonctionne essentiellement sur un mode prédictif en se référant à ses expériences antérieures, ce qui lui confère toutes les capacités requises pour élaborer des projets d'action autonomes et réfléchis.

Ici se mesure la distance qui sépare, d'une part, la liaison qui unit stimulus et réponse au niveau du réflexe et au niveau de la libération automatique de programmes inscrits dans les structures de la connectivité nerveuse et, d'autre part, la relation qui associe perception et action dans l'élaboration des conduites motrices intentionnellement déclenchées et contrôlées [Prinz, 1990]. De la même façon que *percevoir* les réalités du monde (et non pas simplement y être sensible) c'est, en fait, *reconnaître* dans notre expérience perceptive ce qui est conforme aux représentations internes que nous avons catégorisées dans nos mémoires et que nous avons le pouvoir d'évoquer consciemment, agir (et non pas simplement réagir), c'est d'abord *prévoir les conséquences* de nos projets d'actions futures sur la base de nos expériences passées, *concrétiser l'intention* dans un *plan d'action* et *prédisposer les instruments moteurs* à répondre aux *prescriptions d'un programme d'exécution autogénéré*. Agir, c'est aussi être capable de suspendre l'action projetée, d'inhiber la réaction à un stimulus externe ou à une motivation endogène.

On conçoit, dès lors, que poser le problème de l'intégration sensori-motrice et idéo-motrice revient à poser le problème plus général du fonctionnement cérébral dans toute sa complexité et dans le cadre d'un néodualisme désormais dépouillé de son ambiguïté séculaire ; les deux termes de l'équation psycho-sensori-motrice étant désormais également saisissables par les approches scientifiques conventionnelles.

Ambitieux défi qui, pour être efficacement relevé, sollicite aujourd'hui les efforts conjugués de la psychologie expérimentale et des neurosciences comportementales sans que l'on puisse encore préjuger de la contribution future que pourront apporter à notre intelligibilité de ces phénomènes, soit les modèles de description actuellement disponibles, dont nous avons souligné les faiblesses et les vertus, mais surtout l'évidente complémentarité, soit encore, pour paraphraser François Jacob [1970], quelque dissection entièrement nouvelle qui, demain peut-être, « *disloquera nos objets d'étude actuelle, pour les recomposer en un espace neuf* ».

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER G. E., DELONG M. R. et STRICK P. L. (1986), Parallel organisation of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex, *Annual Review of Neuroscience*, 9, 357-381.
- ALEXANDER G. E., DELONG M. R. et CRUTCHER M. D. (1992), Do cortical and basal ganglionic motor areas use « motor programs » to control movement ?, *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 656-665.

- ALLEN G. I. et TSUKAHARA N. (1974) Cerebellar communication Systems, *Physiological Review*, 54, 957-1006.
- ALSTERMARK B., LINDSTRÖM S., LUNDBERG S. et SYBIRSKA E. (1981), Integration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat, 8 : Ascending projection to the lateral reticular nucleus from C3-C4 propriospinal neurones also projecting to forelimb motoneurons, *Experimental Brain Research*, 42, 282-298.
- ANASTASIO T. J. et ROBINSON D. A. (1989), The distributed representation of vestibulo-ocular signals by brain-stem neurons, *Biological Cybernetics*, 61, 79-98.
- ASANUMA H. (1989), *The motor cortex*, New York, Raven Press.
- ATLAN H. (1972), *L'organisation biologique et la théorie de l'information*, Paris, Hermann.
- BASAR E. (1990), *Chaos in Brain Function*, Berlin, Springer.
- BEAUBATON D. (1983), *Contrôles proactif et rétroactif de la motricité*, thèse de doctorat es Sciences. Université d'Aix-Marseille II, Faculté des Sciences de Luminy.
- BEAUBATON D. TROUCHE E., AMATO G. et LEGALLET E. (1981), Perturbation des déclenchements et de l'exécution d'un mouvement visuellement guidé chez le Babouin, au cours du refroidissement ou après lésion du segment interne du Globus Pallidus, *Journal de physiologie (Paris)*, 77, 107-118.
- BEEK P. J. et BEEK W. J. (1988), Tools for constructing dynamic models of rhythmic movement. *Human Movement Science*, 7, 301-342.
- BERKINBLIT M. B., FELDMAN A. G. et FUKSON O. I. (1986), Adaptability of innate motor patterns and motor control mechanism, *Behavioral and Brain Sciences*, 9, 585-638.
- BERNSTEIN N. (1967), *The coordination and reputation of movements*, London, Pergamon Press.
- BERTALANFFY L. (von) (1969), *General System Theory*, New York, George Braziller.
- BONNARD M. et PAILHOUS J. (1993), Intentionality in human gait control : Modifying then frequency/amplitude relationships, *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 13, 429-443.
- BONNET M. (1983), Anticipatory changes of long-latency stretch responses during preparation for directionnal hand movements, *Brain Research*, 280, 51-62.
- BONNET M., REQUIN J. et STELMACH G. E. (1982), Specification of direction and extent in motor programming, *Bulletin of the Psychonomic Society*, 19, 31-34.
- BORRETT D. S., YEAP T. H. et KWAN H. C. (1992), The nonlinear dynamics of connectionist networks : The basis of motor control, *Behavioral Brain Sciences*, 15, 712-714.
- BRIDGEMAN B. KIRCH M. et SPERLING A. (1981), Segregation of cognitive and motor aspects of visual function using induced motion, *Perception and Psychophysics*, 29, 336-342.
- BUCHANAN J. (1812), *The philosophy of human nature*, Richmond Kent, Grimes.
- BULLOCK D. et CONTRERAS-VIDAL J.-L. (1992), Adaptive behavioral phenotypes enabled by spinal interneuron circuits : Making sense the Darwinian way, *Behavioral Brain Sciences*, 15, 717-720
- BURNOD Y. (1939). *An adaptive neural network : The cerebral cortex*, Paris, Masson.
- BUYTENDICK P. J. J. (1957), *Attitudes et Mouvements : Etude fonctionnelle du mouvement humain*, Bruges, Desclée de Brouwer.
- CHANGEUX J.-P. (1983), *L'homme neuronal*, Paris, Fayard.
- CRAIK K. J. W. (1943), *The nature of explanation*, Cambridge, Cambridge University Press.
- CRICK F. (1989), The recent excitement about neural networks, *Nature*, 327, 129-132.
- CRUSE H., DEAN J., HEUER H. et SCHMIDT R. A. (1990), Utilization of sensory information for motor control, in O. NEUMANN et W. PRINZ (eds), *Relationships between perception and action* (p. 43-79), Berlin, Heidelberg, Springer Verlag.
- DAMASIO A. R. (1989), Time-locked multiregional retroactivation : A Systems level proposal for the neural substrate of recall and recognition, *Cognition*, 33, 25-62.
- DAMASIO A. R. et VAN HOESEN G. W. (1980), Structure and function of the supplementary motor areas. *Neurology*, 30, 359.
- DAMASIO A. R., VAN HOESEN G. W. et VILENSKY J. (1981), Limbic-motor pathways in the primates. A mean for emotion to influence behavior, *Neurology*, 31, 60.
- DECETY J., SJOHOLM H., RYDING E., STENBERG G., et INGVAR D. (1990), The cerebellum participates in cognitive activity : Tomographic measurements of regional cerebral blood flow, *Brain Research*, 535, 313-317.
- DECETY J., JEANNEROD M., GERMAIN M. et PASTENE J. (1991), Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort, *Behavioural Brain Research*, 42, 1-5
- DENIS M. (1989), *Image et cognition*, Paris, PUF.
- DROULEZ J., BERTHOZ A. et VIDAL P. P. (1985), Use and limits of visual vestibular interaction in the control of posture. Are there two modes of sensori-motor control ? in M. IRAGASHI et F. O. BLACK (eds), *Vestibular and visual control on posture and locomotor equilibrium* (p. 14-21), 7th International Symposium of Posturography, Basel, Karger.
- DUFOSSE M. et MASSION J. (1992), Posturokinetic interactions : Modeling and modes of control, in G. E. STELMACH et J. REQUIN (eds), *Tutorial in motor behavior II*, Amsterdam, Elsevier Science Publishers.
- ECKMILLER E. (1987), Neural control of pursuit eye movement, *Physiological Review*, 67, 797-857
- EDELMAN G. M. (1987), *Neural darwinism. The theory of group selection*, New York, Basic Books.
- EVARTS E. V. et TANJI J. (1974), Gating of motor reflexes by prior instruction, *Brain Research*, 71, 479-494.

- EWERT J.-P. et WERNER H. (1991), *Models of brain function and artificial neuronal nets*, Kassel, GhK University edition.
- FABRE M. et BUSER P. (1980), Structures involved in acquisition and performance of visually guided movement in the cat, *Acta Neurobiologica*, 40, 95-116
- FEARING (1970), *Reflex Action: A study in the history of physiological psychology*, Cambridge, Mass., MIT Press.
- FERRANDEZ A. M. et PAILHOUS J. (1986), From stepping to adaptive walking : Modulations of an automatism, in H. T. A. WHITING et M. G. WADE (eds), *Themes in motor development* (p. 265-278), Dordrecht, Martinus Nijhoff.
- FETZ E. E. (1992), Are movement parameters recognizably coded in the activity of single neurons ?, *behavioral and Brain Sciences*, 15, 679-690.
- FLOWERS K. A. (1976), Visual « closed loop » and « open loop » characteristic of voluntary movement with parkinsonism and intention tremor, *Brain*, 99, 269-310.
- FLOWERS K. A. (1978), Lack of prediction in the motor behavior of parkinsonism, *Brain*, 101, 35-52.
- FOWLER C. A. et TURVEY M. T. (1978), Skill acquisition : An event approach of The optimum of a function of severable variables, in G. E. STELMACH (ed.), *Information processing in motor control and learning* (p. 2-40), New York, Academic Press .
- GALLEZ D. et BABLOYANTZ A. (1991), Predictability of human EEG : A dynamical approach. *Biological Cybernetics*, 64, 381-391.
- GANDEVIA S. C. et BURKE D. (1992), Does the nervous System depend on kinesthetic information to control natural limb movements?, *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 614-632.
- GEMBA H. et SASAKI K. (1984), Distribution of potentials preceding visually initiated and self-paced hand movements in various cortical areas of The monkey, *Brain Research*, 306, 207-214 .
- GERARD R. W. (1960) Neurophysiology : An integration (molecules, neurons and behavior), in J. FIELD, H. W. MAGOUN et V. E. HALL (eds), *handbook of Physiology*, Section 1 : *Neurophysiology*, vol. III, Chapter 81 (p. 1919-1965), Washington, DC, American Physiological Society.
- GLEICK J. (1988), *Chaos : Making a new science*, London, William Heinemann.
- GLICKSTEIN M. et MAY J. G. (1982), Visual control of movement : The circuits which link visual to motor areas of the brain with special reference to the visual input to the pons and cerebellum, in W. D. WOLF (ed), *Contribution to Sensory Physiology* , (p.103-145), London, Academic Press.
- GOLDBERG G. (1984), Response and projection : A reinterpretation of the premotor concept, in E. A. ROY (ed), *Neuropsychology of apraxia and related disorders*, Part 2 (p. 251-266), Amsterdam, Elsevier, North Holland.
- GOLDBERG G. (1985), Supplementary motor area structure and function : Review and hypotheses, *Behavioral and Brain Sciences*, 8, 567-616.
- GOLDBERG D. E. (1989), *Genetic algorithms*, Wesley, Addison.
- GOLDMAN-RAKIC P. S. (1988), Topography and cognition : Parallel distributed networks in primate association cortex, *Animal Review of Neuroscience*, 11, 137-156
- GOODALE M. A. (1982), Vision as a sensori-motor system, in T. E. Robinson (ed), *Behavioral approach to Brain Research* (p. 41-61), New York, Oxford University Press.
- GRAYBIEL A. M. (1990), The basal ganglia and the initiation of movement, *Revue neurologique*, 146, 570-574.
- GREENE P. H. (1972), Problems of organizing motor systems, in R. ROSEN et F. M. SNELL (eds), *Progress in theoretical biology*, vol. 2 (p. 303-338), New York, Academic Press.
- GROSSBERG S. et KUPFERSTEIN M. (1989), *Neural dynamics of adaptive sensori-motor control*, New York, Pergamon Press.
- GUITTON D., BUCHTEL H.A. et DOUGLAS, R. M. (1985), Frontal lobe lesions in man cause difficulties in suppressing reflexive glances and in generating goal directed saccades, *Experimental Brain Research*, 58, 455-472.
- GUITTON D., KEARNEY R. E., WERELEY N. et PETERSON B. W. (1986), Visual, vestibular and voluntary contributions to human head stabilization. *Experimental Brain Research*, 64, 59-69.
- HAKEN H. (1983), *Synergetics : An introduction*, Berlin, Springer-Verlag.
- HALLETT P. E. (1978), Primary and secondary saccades to goal defined by instructions, *Vision Research*, 18, 1279-1296.
- HEAD H. et HOLMES G. (1911-1912), Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 34, 102-245.
- HESS W. R. (1957), *The fonctionnal organization of the diencephalon*, New York, Grune & Stratton.
- HEUER H., KLEINBECK U. et SCHMIDT K.-M. (eds) (1985), *Motor behavior : Programming, control and acquisition*, Berlin, Springer.
- HIKOSAKA O. (1991), Basal ganglia-possible role in motor coordination and learning, *Current Opinion in Neurobiology*, 1, 638-643.
- HORE J. MEYER-LOHMANN J. et BROOKS V. B. (1977), Basal ganglia cooling disables learned arm movements of monkey in the absence of visual guidance, *Science*, 195, 584-586.
- HOUK J. C. (1991), Outline for a theory of motor learning, in G. E. STELMACH et J. REQUIN (eds), *Tutorial in Motor Behavior*, NATO ASI (p. 237-253), Klüver.
- HUGON M., MASSION J. et WIESENDANGER M. (1982), Anticipatory postural changes induced by active unloading and comparison with passive unloading in man, *Pflügers Archives*, 393, 292-296.
- IBERALL A. (1972), *Toward a general science of viable systems*, New York, McGraw-Hill.
- IBERALL A. et CARDON S. (1964), Control in biological systems : A physical review, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 117, 445.

- INGYAR D. et PHILLIPSON L. (1977), Distribution of the cerebral blood flow in the dominant hemisphere during motor ideation and motor performance, *Annals of Neurology*, 2, 230-237.
- JACKSON H. (1932), *Selected writings*. vol.2 (ed. J. Taylor), London, Hodder & Stoughton.
- JACOB F. (1981), *Le jeu des possibles. Essai sur la diversité du vivant*. Paris. A. Fayard.
- JAMES W. (1890), *Principles of psychology*, New York. Holl.
- JEAGER D. (1992), Toward an integration of neurophysiology : Performance analysis, connectionism and comportmental modeling. *Behavioral and Brain Sciences*. 15. 763-764.
- JEANNEROD M. (1988), *The neural and behavioural organization of goal-directed movements*. Oxford, Clarendon Press.
- JEANNEROD M. (1994), The representing brain, neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences* (sous presse),
- KAWATO M., FURUKAWA K. et SUSUKI R. (1987), A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement, *Biological Cybernetics*, 57, 169-185.
- KELSO J. A. S. (1982), *Human motor behavior. An introduction*. Hillsdale, NJ, Lawrence Erlbaum.
- KELSO J. A. S. et SCHÖNER G. (1988), Self-organization of coordinative movement patterns, *Human Movement Science*, 7, 27-46.
- KEMP J. M. et POWELL T. P. S. (1971), The connections of the striatum and globus pallidus : Synthesis and speculation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (London B)*, 262, 441-457.
- KIMBLE G. A. et PERLMUTER L. C. (1970), The problem of volition. *Psychological Review*, 77, 361-384.
- KLATZKY R. L., McCLOSKEY B. DOHERTY S. PELLEGRINO J. et SMITH T. (1987), Knowledge about hand shaping and knowledge about objects. *Journal of Motor Behaviour*, 19, 187-213.
- KOESTLER A. (1967), *The ghost in the machine*. London, Hutchinson.
- KUGLER P. N. et TURVEY M. T. (1987), *Information, natural law and the self-assembly of rhythmic movements*, London, Lawrence Erlbaum Ass. Pub.
- KWAN H. C., YEAP T. H., JIANG B. C. et BORETT D. S. (1990), Neural network control of simple limb movement. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 69, 126-130.
- LIEPMAN H. (1900), Das Krankheit der Apraxia (motorischen Asymbolie) auf Grund eines Falles von einseitiger Apraxie, *Monatschrift für Psychiatrie and Neurologie*, 8, 15-44, 102-132, 188-197.
- MAGILL R. A. (1983), *Memory and control of action*. Amsterdam, Elsevier.
- MASSION J. (1984), Postural change accompanying voluntary movements. Normal and pathological aspects, *Human Neurobiology*, 2, 261-267.
- MASSION J. et VIALLET F. (1990), Posture, coordination, mouvement. *Revue neurologique*, 146, 536-542.
- MATURANA H. et VARELA F. (1980), Autopoiesis and cognition : The realization of the living. in R. S COHEN et M. W. WARTORFSKY (eds), *Boston studies in the philosophy of science*, vol. 12, Holland, D. Reidel Publishing Co.
- MCCULLOCH W. et PITTS W. (1943), A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity, *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5, 115-133.
- MELVIL-JONES G. BERTHOZ A. et SEGAL B. (1984), Adaptive modification of the vestibulo-ocular reflex by mental effort in darkness. *Experimental Brain Research*, 56, 149-153.
- MERLEAU-PONTY M. (1953), *La structure du comportement*, 3^e é d., Paris. PUF.
- MESULAM H.-M. (1981), A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Annals of Neurology*, 10, 309-325
- MISHKIN M. et PETRI H. L. (1984), Memories and habits, in L. R. SQUIRE et N. BUTTERS (eds), *Neuropsychology of memory*, chap 28 (p. 287-296), London, The Guilford Press.
- MOLL L. et KUYPERS H. G. J. M. (1977), Premotor cortical ablations in monkeys ; contralateral changes in visually guided behavior, *Science*, 198, 317-319.
- MOUNTCASTLE V. B. (1978), An organizing principle for cerebral function : The unit module and the distributed System, in G. M. EDELMAN et V. MOUNTCASTLE (eds), *The mindful brain* (p. 7-50), Cambridge, Mass., MIT Press.
- OAKLEY D. A. (1985), Cognition and imagery in animals, in D.A. OAKLEY (ed.), *Brain and mind* (p. 99-131), London, Methuen.
- OKANO K. et TANJI J. (1987), Neuronal activities in the primate motor fields of the agranular frontal cortex preceding visually triggered and self-paced movement. *Experimental Brain Research*, 66, 155-166.
- PAILLARD J. (1960), The patterning of skilled movements. in J. FIELD, H. W. MAGOUN et V. E. HALL (eds), *Handbook of physiology*, Section I : *Neurophysiology*, vol. 3, chap. 67 (p. 1679-1708), Washington, DC, American Physiological Society.
- PAILLARD J. (1977), La machine organisée et la machine organisante. *Revue de l'éducation physique Belge*, 27, 19-48.
- PAILLARD J. (1982a), Le corps et ses langages d'espace, in E. JEDDY (ed), *Le corps en psychiatrie* (p. 53-69), Paris, Masson.
- PAILLARD J. (1982b), Apraxia and the neurophysiology of motor control, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, B 298, 11-134.
- PAILLARD J. (1982c), La psychophysiologie et l'œuvre de Jean Piaget, *Archives de Psychologie*, 50, 75-86
- PAILLARD J. (1985), Les niveaux sensori-moteur et cognitif du contrôle de l'action, in M. LAURENT et P. THERME (eds), *Recherches en activités physiques et sportives I* (p. 147-163), Marseille, Edition UEREPS, Université d'Aix-Marseille II.
- PAILLARD J. (1986), *Itinéraire pour une psychophysiologie de l'action*, Paris, Editions Actio.

- PAILLARD J. (1987a), Vers une psychobiologie de l'intentionnalité, in M. LAURENT et P. THERME (eds), *Recherches en activités physiques et sportives 2* (p. 163-194), Marseille, Edition UEREPS, Université d'Aix-Marseille II.
- PAILLARD J. (1987b), Système nerveux et fonctions d'organisation, in J. PIAGET, J.-P. BRONCKART et P. MOUNOUD (eds), *La psychologie* (p. 1378-1441), Encyclopédie de la Pléiade, Paris, Gallimard.
- PAILLARD J. (1987c), La main fabricatrice et le cer-veau parlant; Aspects neurophysiologiques des fonctions d'utilisation du milieu, in J. PIAGET, P. MOUNOUD et J.-P. BRONCKART (eds), *La psychologie* (p. 1623-1650), Encyclopédie de la Pléiade, Paris, Gallimard.
- PAILLARD J. (1987d), L'ordinateur et le cerveau : un contraste saisissant, *Bulletin de l'AFCEP, Interfaces*, 57, 4-9.
- PAILLARD J. (1990), Réactif et Prédicatif: deux modes de gestion de la motricité, in V. NOUGIER et J.-P. BIANQUI (eds), *Pratiques sportives et modélisation du geste* (p.13-56), Grenoble, Sciences, Université Joseph-Fourier.
- PAILLARD J. (1991), The cognitive penetrability of sensorimotor mechanisms : A key problem in sport research, *International Journal of Sport Psychology*, 22, 244-250.
- PAILLARD J. et BEAUBATON D. (1978), De la coordination visuomotrice à l'organisation de la saisie manuelle, in H. HECAEN et M. JEANNEROD (eds), *Du contrôle moteur à l'organisation du geste* (p. 244-260), Paris, Masson.
- PAIVIO A. (1986), *Mental representations : A dual coding approach*, Oxford, Clarendon Press.
- PIAGET J. (1967), *Biologie et Connaissance*, Paris, NRF, Gallimard.
- POSNER M. I. (1978), *Chronometric explorations of mind*, Hillsdale, NJ, Erlbaum.
- POULTON E. C. (1981), Human manual control, in J. M. BROOKHART, V. B. MOUNTCASTLE, V. B. BROOKS et S. R. GEIGER (eds), *Handbook of physiology*. Section I: *The nervous system*, vol. 2 : *Motor control*, Part 2, Washington, American Physiological Society.
- PRIGOGINE I. (1967), *Introduction à la thermodynamique des phénomènes irréversibles*, 3^e éd., Paris, Dunod.
- PRINZ W. (1990), A common coding approach to perception and action, in O. NEUMANN et W. PRINZ (eds), *Relationships between perception and action* (p. 167-201), Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag.
- PYLYSHYN Z. W. (1981), The imagery debate : Analogue media versus tacite knowledge, *Psychological Review*, 88, 16-45.
- RAKIC P. (1972), Mode of cell migration to the superficial layers of field monkey neocortex, *Journal of Comparative Neurology*, 145, 61-84.
- REQUIN J. (ed.) (1980a), *Anticipation et comportement*, Paris, Editions du CNRS.
- REQUIN J. (1980b), Toward a psychobiology of preparation for action, in G. E. STELMACH et J. REQUIN (eds), *Tutorials in motor behavior*, Amsterdam, Elsevier (chap. 22, p. 373-398).
- REQUIN J. (1992) From action representation to motor control, in G. E. STELMACH et J. REQUIN (eds), *Tutorials in motor behavior II*, p. 159-176, Amsterdam, Elsevier.
- RIEHLE A. et REQUIN J. (1989), Monkey primary motor and premotor cortex : Single-cell activity related to prior information about direction and extent of an intended movement, *Journal of Neurophysiology*, 6, 534-549.
- RICHELLE M. (1987), *Milieu physique et milieu culturel. Les fonctions d'utilisation du milieu*, in J. PIAGET, P. MOUNOUD et J.-P. BRONCKART (eds), *La psychologie* (p. 1104-1129), Encyclopédie de la Pléiade, Paris, Gallimard.
- ROBINSON D. A. (1992), Implications of neural networks for how we think about brain function, *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 644-655.
- ROLAND P. E., LARSEN B., LASSEN N. A. et SKINQJ E. (1980), Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man, *Journal of Neurophysiology*, 43, 118-136.
- ROMO R. et SCHULTZ W. (1987), Neuronal activity preceding self-initiated or externally timed arm movements in area 6 of monkey cortex, *Experimental Brain Research*, 67, 656-662.
- ROTHWELL J. C., TRAUB M. M. et MARSDEN C. D. (1980), Influence of voluntary intent on the human long-latency stretch reflex, *Nature*, London, 286, 486-498.
- ROSENBAUM D. A. (1985), Motor programming : A review and scheduling theory, in H. HEUER, U. KLEINBECK et K.-M. SCHMIDT (eds) (1985), *Motor behavior : Programming, control and acquisition*, Berlin, Springer-Verlag.
- ROSENBAUM D. A. (1991), *Human motor control*, London, Academic Press.
- RUELLE D. (1991), *Hasard et Chaos*, Paris, Odile Jacob.
- RUMELHART D. E., McCLELLAND J. L. et The PDP Research Group (1986), *Parallel distributed processing. Explorations in the microstructure of cognition*, vol. 1 et 2, Cambridge, Mass., MIT Press.
- RUMELHART D. E., HINTON G. E. et WILLIAMS R. J. (1986), Learning representations by back-propagating errors, *Nature*, London, 323, 523-536.
- SANIDES F. (1964), The cyto-myeloarchitecture of the human frontal lobe and its relations to phylogenetic differentiation of the cerebral cortex, *Journal für Hirnforschung*, 6, 269-282.
- SCHMIDT K. M. (eds), *Motor behavior : Programming, control, and acquisition*, Berlin, Springer-Verlag.
- SCHMIDT R. A. (1975), A schema theory of discrete motor skill learning, *Psychological Review*, 86, 225-260.

- SEMJEN A. (1994), Qu'y a-t-il de programmé dans les activités motrices? Les avatars du programme moteur, *Science et motricité*.
- SHERRINGTON C. S. (1906), *The integrative action of the nervous system*, New York, Scribner's.
- SHIK M. L., SEVERIN F. V. et ORLOVSKY G. N. (1966), Control of walking and running by means of electrical stimulation of the midbrain, *Biophysics*, 11, 756-765.
- SIEGEL J. M. (1979), Behavioral functions of the reticular formation. *Brain Research*, 1, 69-105.
- SIGNORET J.-L. et NORTH P. (1979), *Les apraxies. gestuelles*, Rapport de neurologie, Paris, Masson.
- SMYTH M. M. et WING A. M. (eds) (1984), *The psychology of human movement*, London, Academic Press Inc.
- STARK L., LIDA M. et WILLIS P. A. (1961), Dynamic characteristics of the motor coordination system in man, *Biophysical Journal*, 1, 279-300.
- STEIN J. F. (1992), The representation of ego-centric space in the posterior parietal cortex, *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 691-700.
- STELMACH G. E. (ed.) (1976), *Motor control. Issues and trends*, New York, Academic Press.
- STELMACH G. E. (ed.) (1978), *Information processing in motor control and learning*, New York, Academic Press.
- STELMACH G. E. et REQUIN J. (eds) (1980), *Tutorials in motor behavior*, Amsterdam, North Holland Pub.
- STRUPPLER A., GERILOVSKY L. et JAKOB C. (1993), Self-generated rapid taps directed to the opposite forearm in man : Anticipatory reduction in the muscle activity of the target arm, *Neurosciences Letters*, 159, 115-118.
- SWENSON R. et TURVEY M. T. (1991), Thermodynamic reasons for perception-action cycles, *Ecological Psychology*, 3/4, 317-348.
- TEASDALE N., BARD C., LARUE J. et FLEURY M. (1993), On the cognitive penetrability of postural control, *Experimental Aging Research*, 19, 1-13.
- THOM R. (1972), *Stabilité structurelle et morphogénèse*, Reading, MA, W. A. Benjamin.
- THOMAS G. J. (1984), Memory : Time binding in organisms, in L. R. SQUIRE et N. BUTTERS (eds), *Neuropsychology of memory* (p. 374-384), London, The Guilford Press.
- UTTLEY A. M. (1970), The informon : A network for adaptive pattern recognition. *Journal of Theoretical Biology*, 27, 31-67.
- VIALLET F., MASSION J., MASSARINO R. et KHALIL R. (1992), Coordination between posture and movement in a bimanual lifting task : putative role of a medial frontal region including the supplementary motor area, *Experimental Brain Research*, 88, 674-684.
- WADE M. G. et WHITING H. T. A. (1986), *Motor development in children. Aspects of coordination and control*, NATO ASI series, Dordrecht, Martinus Nijhoff.
- WADINGTON C. H. (1968), The basic ideas of biology, in C. H. WADINGTON (ed), *Toward a theoretical biology* (p. 132), Edinburgh, Edinburgh University Press.
- WEISS P. (1961), Self-differentiation of basic patterns of coordination, *Comparative Psychological Monographs*, 17, 1-96.
- WISE S. P. (1985), The primate motor cortex : Past, present and preparatory, *Annual Review of Neurosciences*, 8, 1-19.
- ZANONE P.-G. et HAUERT C.-L. (1987), Cognition and motricity, *Cahiers de psychologie cognitive*, 7, 109-129.
- ZIPSER D. et ANDERSEN R. A. (1988), A back propagation programmed network that stimulates the response properties of a subset of posterior parietal neurons, *Nature*, 331, 679-684.