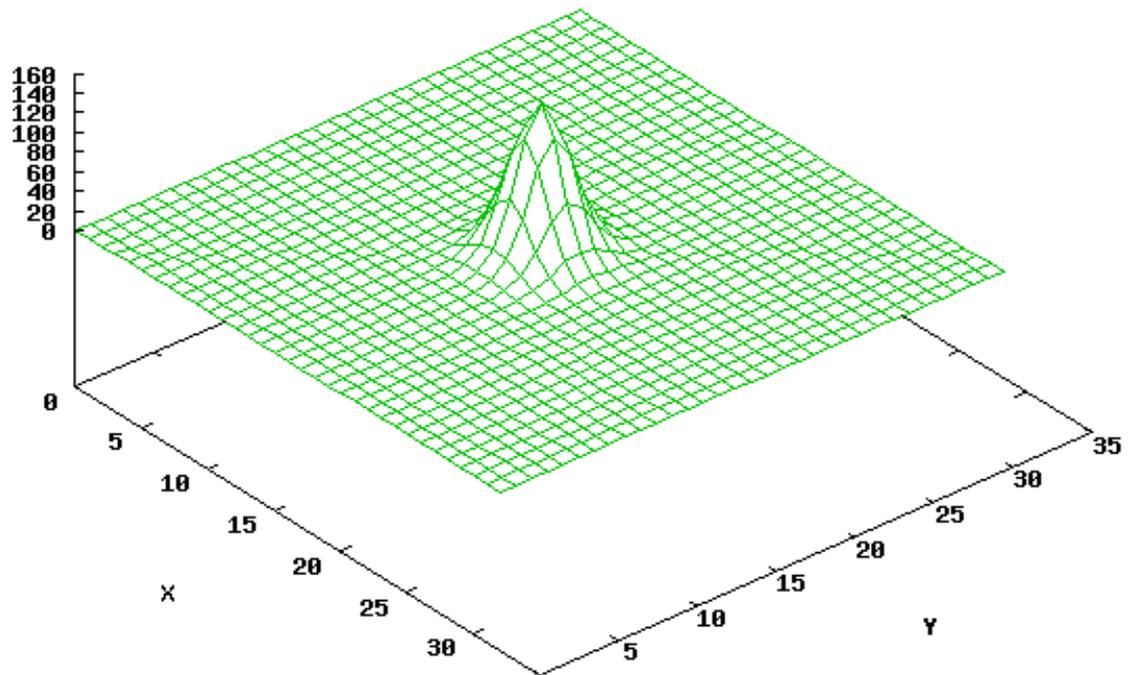




EPITA
14-16 rue Voltaire
94270 Kremlin-Bicêtre

SCIA PROMO 2005



PROJET LIBRE

MODÉLISATION DES SACCADÉS OCULAIRES

Septembre 2004

par:
BARGETON ALEXANDRE
DEVÈZE BENJAMIN

responsable: **AKLI ADJAOUTE**

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Berthoz pour son accueil chaleureux, le temps qu'il nous a consacré ainsi que pour sa confiance. Nous souhaitons également remercier Benoît Girard pour sa disponibilité, sa sympathie et sa passion communicative. Nous remercions enfin Akli Adjaoute pour nous avoir permis de nous lancer dans ce projet dont le thème est un peu en marge de celui des autres projets.

TABLE DES MATIÈRES

1	Introduction	1
2	Notre démarche de recherche de projet libre	2
3	Cadre du projet	3
3.1	En bref	3
3.2	Collège de France	3
3.2.1	Présentation	3
3.2.2	Laboratoire de physiologie de la perception et de l'action (LPPA)	4
3.3	Contacts	5
3.3.1	Alain Berthoz	5
3.3.2	Benoît Girard	5
4	Intérêts et applications	7
5	État de l'art du domaine	9
5.1	Commentaires liminaires	9
5.2	Saccades et mouvements des yeux	10
5.3	Méthodes d'analyse	11
5.4	Structures anatomiques mises en jeu	11
5.5	Les différents modèles et hypothèses existants	13
5.5.1	Le générateur de saccades	13
5.5.2	Le colliculus supérieur	15
5.5.3	Le cervelet	21
5.5.4	Les ganglions de la base	24
5.5.5	Le cortex	25
5.5.6	Conclusion	26
6	Le travail accompli	27
6.1	En bref	27
6.2	La modélisation biologique	28
6.2.1	Respect des grands principes	28
6.2.2	Respect des grandes étapes	28
6.2.3	Simulation de la simultanéité	28
6.3	Le modèle de Quia	28
6.3.1	Commentaire liminaire	28
6.3.2	Choix du modèle	29
6.3.3	Description du modèle	29

6.3.4	Résolution des équations différentielles	34
6.3.5	Simulations, exploitation des résultats	36
7	Bilan personnel	37
8	Perspectives	38
Annexes		
	Bibliographie	a
	Glossaire	a
	Table des Figures	b

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

Notre projet portera sur la modélisation computationnelle des structures nerveuses impliquées dans la génération de saccades oculaires. Les saccades oculaires correspondent à des mouvements très rapides, volontaires ou non des yeux. Il s'agira de modéliser par le biais de réseaux de neurones les différentes structures du cerveau qui rentrent en jeu dans le contrôle de ces mouvements. Le présent rapport servira de base aux autres rapports à venir qui l'étofferont au fur et à mesure de la progression du projet. Nous présenterons ici notre démarche de recherche de projet, nous décrirons succinctement le Collège de France qui sert de cadre à notre travail ainsi que ses interlocuteurs. Nous rentrerons alors dans le vif du sujet en abordant d'abord les intérêts tant personnels que collectifs que peut présenter un tel projet, nous dresserons par la suite l'état de l'art du domaine. Nous aborderons alors plus précisément le modèle de Quaia qui a fait l'objet de notre étude, nous décrirons le travail qui a été accompli et aborderons les perspectives d'avenir du projet.

CHAPITRE 2

NOTRE DÉMARCHE DE RECHERCHE DE PROJET LIBRE

Nous n'avions pas d'idées précises pour le sujet de notre projet libre. Nous savions simplement que nous voulions éviter de faire un projet stérile qui resterait enfermé dans le cadre de l'école. Étant tous les deux attirés par la recherche, lorsqu'elle s'attache aux débouchés industriels, nous avons convenu d'un commun accord qu'il serait édifiant de collaborer avec une équipe de scientifiques, dans le cadre d'un projet faisant appel à la biologie et à l'informatique.

Nous avons donc envoyé de nombreux emails dans différentes équipes de recherche de la région parisienne. Ayant reçu de nombreuses réponses encourageantes, nous avons visité une dizaine de laboratoires.

Notre choix s'est finalement arrêté sur le collège de France. Alain Berthoz, nous proposait en effet de collaborer avec Benoît Girard sur un projet de modélisation des saccades oculaires. Il était très avantageux pour nous de pouvoir travailler avec quelqu'un ayant une solide formation en informatique. D'autre part nous pourrions mettre en pratique nos connaissances sur les réseaux de neurones. Le projet offrait également des perspectives intéressantes d'applications pratiques, puisqu'il devrait être possible d'évaluer la pertinence de nos modèles en les implémentant directement sur un robot pourvu de deux caméras, lui faisant office d'yeux.

CHAPITRE 3

CADRE DU PROJET

Sommaire

3.1 En bref	3
3.2 Collège de France	3
3.2.1 Présentation	3
3.2.2 Laboratoire de physiologie de la perception et de l'action (LPPA)	4
3.3 Contacts	5
3.3.1 Alain Berthoz	5
3.3.2 Benoît Girard	5

3.1 En bref

Nous travaillerons pour ce projet en collaboration avec le Collège de France dans l'équipe d'Alain Berthoz qui dirige l'unité : Physiologie de la perception et de l'action. Nous serons en relation directe avec B. Girard qui a une formation d'ingénieur et d'informaticien.

3.2 Collège de France



3.2.1 Présentation

Institution singulière en France, sans équivalent à l'étranger, le Collège de France occupe une situation à part dans la recherche fondamentale et l'enseignement supérieur français. Il n'entre en concurrence avec nul autre établissement.

Le Collège de France n'est en effet ni une université, ni une grande école. Il ne transmet pas à des étudiants un savoir acquis à partir de programmes définis. Il ne prépare à aucun diplôme.

Le Collège de France doit aussi être distingué du Centre national de la recherche scientifique et autres instituts (CNRS, INSERM, INRA, ...). S'il est voué, comme ces derniers, à la recherche fondamentale, il a en outre l'obligation de diffuser les résultats de cette recherche dans le cadre d'un enseignement particulier. Les professeurs sont en effet tenus d'enseigner le savoir en train de se faire.

Les cours sont ouverts à tous, sans inscription préalable. Cet enseignement dispensé en priorité à Paris est également donné en province et à l'étranger.

Les 52 chaires de professeurs titulaires couvrent un vaste ensemble de disciplines : des mathématiques à l'étude des grandes civilisations, en passant par la physique, la chimie, la biologie et la médecine, la philosophie, la sociologie et l'économie, la préhistoire, l'archéologie et l'histoire, la linguistique. Un accueil tout particulier est réservé aux savants étrangers. Des professeurs titulaires étrangers font partie du corps professoral. Les titulaires de la chaire européenne et de la chaire internationale sont renouvelés chaque année.

Depuis sa fondation, en 1530 par François Ier, jusqu'à nos jours, deux dispositions essentielles ont maintenu et développé sans discontinuité la valeur créatrice de cette communauté savante :

- Lors de départs à la retraite, le renouvellement des chaires se fait en fonction des derniers développements de la science, l'intitulé de la chaire créée définissant la nouvelle thématique de recherche.
- Le libre choix par leurs pairs des professeurs appelés à occuper ces chaires suivant la seule considération de leurs travaux antérieurs, et non de leurs titres.

Par la souplesse et le dynamisme de cette structure, le Collège de France peut s'adapter en permanence à l'évolution des sciences et rester ainsi un pôle d'animation de la communauté scientifique.

3.2.2 Laboratoire de physiologie de la perception et de l'action (LPPA)

Le Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action (LPPA) est une Unité mixte Collège de France / CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). Il est issu du Laboratoire de Physiologie Neurosensorielle (LPN).

Ses préoccupations majeures consistent à comprendre les mécanismes grâce auxquels le cerveau construit les représentations de l'espace et du corps et utilise ces représentations pour la perception, ainsi que pour le contrôle du mouvement et le maintien de l'équilibre. Le thème général du laboratoire est donc l'étude des relations entre Perception et Action.

Ces recherches exigent une approche multidisciplinaire qui combine les théories et méthodes de la Psychologie, des Neurosciences, de la Physique, des Mathématiques

et des Sciences de l'Ingénieur ; d'où des études sur la vision, le système vestibulaire, la perception tactile, etc. Elles exigent aussi que les problèmes soient étudiés pour élucider les bases neurales des comportements. Enfin, l'étude des mécanismes implique des recherches sur les processus adaptatifs mis en jeu lors de lésions périphériques ou centrales, de la manipulation expérimentale de l'environnement ou de conditions extrêmes telles que la microgravité. C'est dans cette perspective que le laboratoire avec l'aide du CNES (Centre National d'Etudes Spatiales) a engagé des études sur les fonctions sensori-motrices à bord des vaisseaux spatiaux .

Son équipe n'a jamais oublié que sa vocation première était d'étudier les moyens d'utiliser les résultats des recherches fonctionnelles du système nerveux, et des applications à caractère ergonomique, pédagogique et de façon plus générale, industriel. Le programme de recherche du LPPA est inscrit dans le mouvement actuel des Sciences de la Cognition ; étude des fonctions supérieures du cerveau, grand défi qui suscite l'enthousiasme des jeunes.

3.3 Contacts

3.3.1 Alain Berthoz



FIG. 3.1: *Alain Berthoz*

Alain Berthoz, né le 18 février 1939, ingénieur civil des Mines et de la métallurgie (1963), docteur ès sciences (1973), chercheur au Centre national de la recherche scientifique (CNRS) (1966-1981), a créé et dirigé le laboratoire de Physiologie neurosensorielle du CNRS (1981-1993). Depuis 1993, il est professeur au Collège de France et dirige l'UMR CNRS/Collège de France Physiologie de la perception et de l'action. Il est également membre de l'académie des sciences.

Neurophysiologiste, Alain Berthoz est un des grands spécialistes de physiologie intégrative. Il a orienté ses recherches sur le contrôle multisensoriel du regard, de l'équilibre, de la locomotion et de la mémoire spatiale.

3.3.2 Benoît Girard

Benoît Girard est notre contact direct au Collège de France. Ingénieur de l'École Centrale de Nantes, il a mené à bien une thèse en informatique au sein du LIP6¹ de l'université Paris 6 dont le thème est le suivant : *Intégration de la navigation et de la sélection de l'action dans une architecture de contrôle inspirée des ganglions de la base*. Il est maintenant en post-doctorat au Collège de France où il travaille sur la modélisation

¹Laboration Informatique de Paris 6

des saccades oculaires dans l'équipe d'Alain Berthoz. Sa formation d'informaticien en fait pour nous un interlocuteur de choix dans le cadre du projet.

INTÉRÊTS ET APPLICATIONS

Les intérêts pour ce type de projet sont multiples. Tout d'abord, à titre personnel, ce projet nous permettra de mettre en pratique nos connaissances sur les réseaux de neurones et de les appliquer dans le domaine de la modélisation biologique, domaine qui présente des contraintes qu'il sera édifiant de surmonter.

Nombreuses sont les équipes scientifiques, qui, principalement depuis les années 1970, ont proposé différents modèles pour expliquer le fonctionnement des saccades oculaires et de toutes les structures biologiques du cerveau impliquées dans des processus aussi complexes que les saccades oculaires volontaires, involontaires, la gestion de mémoires à plus ou moins long terme... Ces modèles doivent également rendre compte du système d'inhibition permettant de choisir le mouvement oculaire le plus pertinent en fonction d'entrées diverses aussi bien auditives, visuelles, somatosensorielles que contextuelles... Toutefois les modèles actuels ne permettent pas de répondre de façon cohérente à l'ensemble des données expérimentales et anatomiques connues à ce jour.

Nous serons donc amenés à travailler sur un modèle relativement novateur et prenant le contre pied de la plupart des autres modèles : le modèle de Quaia que nous développerons plus dans un exposé à venir. Nous pourrons ainsi construire brique après brique une modélisation informatique des structures neuronales du cerveau mises en jeu lors des saccades oculaires et apporter peu à peu différentes fonctionnalités au système.

Ceci nous permettra donc peut-être d'apporter de nouvelles hypothèses, de découvrir des contradictions, de valider ou invalider les propositions de modèles existant.

Il nous sera également possible d'intégrer notre système à un robot dénommé Bouba, qui présente deux caméras mobiles à la place des yeux. Il est alors envisageable de le mettre dans des conditions réelles d'expériences et, ainsi, de voir s'il réagit de manière convenable aux différents stimuli.

Les principaux intérêts de ce genre de modélisation sont les suivants :

- faire avancer la recherche médicale, tenter de mieux comprendre les mécanismes biologiques des saccades oculaires, valider ou invalider les hypothèses existantes
- mieux comprendre ce qu'il se passe lors de lésions de certaines zones du cerveau

affectant les saccades oculaires

- pour ce qui est du monde industriel il est possible d'imaginer de concevoir des robots équipés de caméras faisant office d'yeux qui bougeraient de façon autonome et pertinente en fonction des données reçues de son environnement (par le biais de capteurs) ainsi que des données liées aux tâches et priorités que le robot se donne à accomplir.

ÉTAT DE L'ART DU DOMAINE

Sommaire

5.1 Commentaires liminaires	9
5.2 Saccades et mouvements des yeux	10
5.3 Méthodes d'analyse	11
5.4 Structures anatomiques mises en jeu	11
5.5 Les différents modèles et hypothèses existants	13
5.5.1 Le générateur de saccades	13
5.5.2 Le colliculus supérieur	15
5.5.3 Le cervelet	21
5.5.4 Les ganglions de la base	24
5.5.5 Le cortex	25
5.5.6 Conclusion	26

5.1 Commentaires liminaires

Comme nous allons le voir l'état de l'art est très riche dans le domaine et la littérature s'y rattachant foisonne depuis les années 1970. A ce sujet, le lecteur désirent creuser la question pourra trouver une bibliographie complète et pertinente en se référant à la bibliographie de l'article [Ber04a].

Il convient aussi de prévenir le lecteur que l'ensemble des modèles qui jalonnent cet état de l'art ne sont que des propositions, des suggestions de modélisation mais qu'il n'en existe encore aucun qui soit capable de rendre compte parfaitement de l'ensemble des fonctionnalités ou encore d'entrer en corrélation parfaite avec les données anatomiques connues à ce jour. Les connaissances dans le domaine évolue rapidement et peuvent bouleverser la pertinence des modèles existant. Le lecteur devra donc s'attacher à lire la suite du rapport avec une certaine prudence...

Nous tenterons de présenter les différents modèles dans un ordre chronologique et en les classant selon les structures anatomiques du cerveau qui sont abordées. Cette approche nous permettra de localiser, présenter et expliquer le rôle, connu ou supposé, de chacune de ces structures dans l'état actuel de nos connaissances. Il s'agira

également de les comparer et de discuter de leur pertinence.

Il convient aussi de prévenir le lecteur que nous essaierons de ne pas être trop technique mais la rigueur scientifique l'exigera parfois. C'est pourquoi il ne faudra pas se laisser impressionner par certains termes médicaux (Il est à ce sujet vivement conseillé de s'en reporter au glossaire) ou certains schémas d'apparence complexe.

Forts de ces commentaires, il est maintenant temps de rentrer dans le vif du sujet et d'essayer de pénétrer les secrets du cerveau...

5.2 Saccades et mouvements des yeux



Les mouvements des yeux constituent un mode d'accès privilégié au monde qui nous entoure. Ils permettent, en plaçant les objets d'intérêt dans la partie centrale du champ visuel, d'explorer les scènes visuelles, d'en identifier les informations nécessaires pour pouvoir agir sur eux (préhension, évitement...). De nombreuses étapes de traitement se succèdent entre l'arrivée des photons sur la rétine et la contraction des muscles oculaires.

Le regard possède un rôle essentiel dans nos interactions avec l'environnement : il permet de nous représenter notre environnement et notre position dans celui-ci, et est également nécessaire pour fixer un objet que l'on veut analyser correctement. Le regard, défini comme le point de fixation des deux yeux, se déplace grâce aux mouvements des yeux ou aux mouvements combinés des yeux et de la tête. Le point de fixation est fonctionnellement important du fait de l'organisation de la rétine. En effet, la majorité des récepteurs visuels est concentrée au centre de la rétine : la fovéa. Pour analyser un objet dans un but d'identification et d'action (le saisir, l'éviter...), il est nécessaire de placer cet objet sur la fovéa. Ainsi, les mouvements des yeux refléteraient indirectement le comportement et les intentions d'un individu.

Les mouvements oculaires ont pour objectifs complémentaires mais antagonistes de changer rapidement l'image sur la rétine, au moyen des saccades, et de stabiliser cette nouvelle image, par différents mouvements oculaires lents.

Il existe trois grandes catégories de mouvements oculaires, les mouvements lents, rapides et de vergence, qui sont contrôlés par des structures du cerveau différentes.

Les mouvements lents incluent notamment les mouvements de poursuite oculaire douce ou continue et le réflexe vestibulo-oculaire (RVO). La poursuite oculaire est un mouvement lent et conjugué des deux yeux pour suivre une cible ponctuelle ou large en déplacement. On distingue la poursuite saccadique, dans laquelle le mouvement des yeux est constitué par une suite de sauts et de pauses, et la poursuite continue dans laquelle l'oeil glisse à une vitesse voisine de celle de la cible. Le réflexe vestibulo-oculaire est un déplacement lent et coordonné des yeux et du corps en sens inverse

qui permet au sujet de bouger et de voir en même temps.

Le mouvement de vergence est un mouvement disjoint des yeux dont les axes se rapprochent (convergence) ou s'éloignent (divergence) par opposition aux mouvements conjugués ou version. Les mouvements de vergence permettent de fixer un point à une distance proche du corps avec une vision nette de cet objet.

Enfin dans les mouvements oculaires rapides on compte les saccades oculaires qui nous intéressent dans cette étude. Une saccade oculaire est un déplacement rapide et conjugué des deux yeux d'un point de l'espace à un autre. Ce sont des mouvements de faible amplitude (1 à 25 minutes d'arc), de très courte durée (0.01 à 0.05 seconde) et de fréquence variant entre 0.1 et 1 Hertz. Leur vitesse peut atteindre 500 m/s de telle sorte que la vision n'est pas altérée par ce déplacement. Les saccades oculaires peuvent être réflexes (en réponse à un stimulus auditif, somatosensoriel ou visuel, survenant brutalement dans le champs visuel périphérique) ou volontaires (déclenchées par le sujet quand il souhaite amener une partie précise de la scène visuelle sur la fovéa (par exemple, aller lire une inscription sur un objet).

Les yeux ont trois degrés de rotation et sont donc dirigés par trois paires de muscles.

5.3 Méthodes d'analyse

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour relier une localisation anatomique à une fonction comportementale. Deux méthodes sont principalement mises en oeuvre : l'électrophysiologie extracellulaire et les lésions.

Le principe de l'électrophysiologie extracellulaire est d'enregistrer l'activité électrique d'un neurone (potentiel d'action) en réponse à une stimulation visuelle ou à une action particulière.

Le principe des lésions est, quant à lui, d'évaluer les déficits comportementaux engendrés par la lésion d'une région précise.

L'imagerie cérébrale fonctionnelle est un outil d'analyse plus récent. Son principe repose sur le postulat simple, selon lequel, lorsqu'une partie du cerveau *travaille*, le débit sanguin local et la consommation de glucose augmente. Ces modifications locales du fonctionnement cérébral peuvent être visualisées lors de la réalisation de tâches utilisant une fonction à étudier. Ainsi par exemple, si l'on veut étudier l'influence de telle ou telle zone du cerveau lors d'une saccade volontaire, on pourra mettre un patient dans le noir et lui demander de faire des saccades. L'obscurité permettra d'éviter d'éventuelles perturbations involontaires liées à des stimuli visuels extérieurs.

5.4 Structures anatomiques mises en jeux

Il s'agit ici de donner un bref aperçu des différentes structures anatomiques mises en jeux dans les saccades oculaires et de les localiser dans le cerveau. Il faut en effet bien connaître ces zones clés du système pour pouvoir les modéliser et comprendre leurs interactions. Il pourra être utile de se référer au schéma suivant ainsi qu'au glossaire au cours de l'exposé.

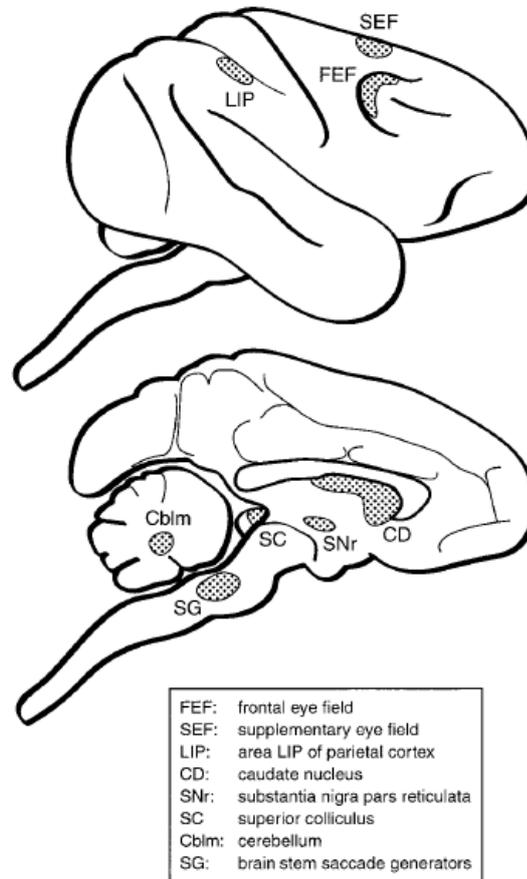


FIG. 5.1: Structures principales mises en jeu dans les saccades oculaires (cerveau du macaque)

De nombreuses régions du cerveau sont impliquées dans la génération des saccades. Le générateur de saccade (SG) est un ensemble de cellules du tronc cérébral qui contrôle directement les motoneurones des yeux¹. Leur fonction est de produire, à partir d'une instruction de déplacement des yeux provenant de structures neuronales de plus haut niveau, la commande appropriée qui permettra de générer la saccade de manière précise à l'endroit voulu. Sa précision est assurée par une boucle rétroactive efférente qui peut permettre de corriger ses commandes.

Le colliculus supérieur (SC) est, avec le champs oculaire frontal, la structure principale envoyant des ordres de saccades au SG. Le SC est une zone de convergence et d'intégration, il reçoit en effet des informations visuelles, auditives et somatosensorielles ainsi que des entrées corticales de plus haut niveau où ces informations sensorielles sont affectées par l'attention, la motivation et le contexte. Le SC participe à la conduite de l'orientation du corps tout entier : il ne contrôle pas la direction des yeux en fonction de la tête, mais la direction du regard en fonction de l'environnement. Ainsi il ne dirige pas seulement le SG mais également les muscles du cou.

Les commandes issues du SC sont sous l'influence de modulations adaptatives provenant du cervelet (CBLM). Le rôle précis du cervelet n'est pas encore précisé

¹ces motoneurones agissent directement sur les muscles des yeux pour les mettre en mouvement

établi, mais il semble qu'il fournisse au SG des informations supplémentaires durant les saccades. Ces informations ont majoritairement été interprétées comme 1) une modulation induite par un apprentissage à long terme qui permet de calibrer le système 2) une correction à la volée des saccades rendue nécessaire par la relative variabilité du reste du système.

L'activité de certaines régions du SC est conditionnée par une action inhibitrice, provenant d'un ensemble de noyaux sous corticaux nommés ganglions de la base (BG). Alors que les zones corticales produisent de nombreux ordres moteurs directement envoyés au SC, elles projettent également sur le BG qui sera chargé de choisir quels ordres exécutés. Ce choix dépend du contexte, de la motivation, des associations apprises et enfin de mémoires de travail à plus ou moins long terme.

Au dessus de toutes ces structures, de nombreuses zones corticales sont impliquées dans la génération des saccades, citons principalement le champs oculaire frontal (FEF) et supplémentaire (SEF). Elles fournissent des informations intéressantes pour le SC qui permettent la sélection de cibles par des processus cognitifs, influencés par la motivation, l'attention couplés avec l'utilisation possible de mémoires de travail et d'apprentissage de séquences.

Différents modèles computationnels existant pour ces zones du cerveau, jouant un rôle dans la génération de saccades vont être présentés dans la section suivante.

5.5 Les différents modèles et hypothèses existants

5.5.1 Le générateur de saccades

Le SG est divisé en deux circuits principaux, contrôlant respectivement les composants verticales et horizontales des saccades par le biais d'activations transmises directement aux motoneurons oculaires horizontaux et verticaux. L'activité de ces motoneurons est composée d'une décharge tonique proportionnelle à la position des yeux sur leurs axes, superposée à des salves de décharges durant les saccades, proportionnelles à l'amplitude de la saccade sur chaque axe.

En voici quelques modèles.

Robinson, 1975

Le modèle proposé par Robinson fut le premier à intégrer l'idée que les saccades ne sont pas des mouvements balistiques, mais qu'elles sont dirigées par une rapide boucle rétroactive permettant des corrections de trajectoire à la volée. Du fait de la vitesse des saccades, cette rétroaction ne peut pas être basée sur des informations visuelles. Robinson postulat donc qu'elle repose sur une copie éfferente du générateur de saccade lui-même.

Ce modèle rudimentaire est monodirectionnel et n'explique pas comment une des activations combinées peuvent interagir pour générer des saccades obliques réalistes. D'autre part le modèle prend en entrée la position d'une cible dans un repère cranio-centrique, ce qui semble inadapté puisque les structures afférentes du SG semblent

coder les positions dans un repère rétinocentrique.

Ce modèle a servi de source d'inspiration pour de nombreux modèles du SG qui l'ont étendu et modifié afin de pallier ces limitations.

Jürgens et al., 1981

Ils ont creusés cette idée de contrôle local par boucle de rétroaction dans le SG et ils ont montré que bien que la durée et la vitesse des saccades d'une amplitude donnée peut varier de 60%, leur précision est quasi constante. Ils ont également trouvé des arguments venant confirmer l'existence d'une telle boucle de rétroaction.

Ils ont modifié le modèle de Robinson pour le rendre plus réaliste et ont notamment proposé de coder l'entrée dans un repère rétinocentrique. L'entrée représente alors le déplacement désiré par rapport à la position courante plutôt qu'en position absolue.

van Gisbergen et al., 1985

Ils ont étudié les propriétés dynamiques des saccades obliques. Ils ont montré que 1) les mouvements étaient simultanés dans les composantes horizontales et verticales et que 2) le mouvement suivant la composante ayant le plus court déplacement à faire est allongé pour durer aussi longtemps que l'autre. Ceci permet de générer des trajectoires droites.

Tweed et Vilis, 1985

Ils se sont également penchés sur la modélisation d'un SG 2D et ont développé le modèle précédent.

Grossberg et Kuperstein, 1986

Ils ont étendu le modèle de Robinson et traite le problème du contrôle des muscles antagonistes des yeux dans un plan horizontal. Le modèle reste proche de celui de Robinson, il conserve le codage en repère craniocentrique ce qui n'est pas compatible avec les entrées du SC et FEF. Il est toutefois plus conformes aux données expérimentales.

Scudder, 1988

Des modèles précédents, Scudder a conservé le codage des entrées en coordonnées rétinocentriques ainsi que les approches de Grossberg. Il traite également le problème des saccades obliques directes. Cependant il n'est pas encore conforme avec certaines données expérimentales notamment en ce qui concerne l'amplitude et les intervalles de variation des saccades.

Moschovakis, 1994

Moschovakis s'est concentré sur le générateur de saccades verticales. Ce modèle utilise un réseau de neurones semblable à celui de Jürgen. Les résultats obtenus sont cohérents avec les données expérimentales que ce soit en terme de durée, d'amplitude

ou de vitesse maximum. De plus en combinant deux modèles on peut obtenir des saccades obliques directes.

Nichols et Sparks, 1995

L'amplitude d'une saccade provoquée par une stimulation du SC dépend de l'endroit où elle a eu lieu dans le SC. Cependant, quand la stimulation a lieu peu de temps après une saccade, cette amplitude varie en diminuant avec l'intervalle de temps séparant deux saccades. Le modèle de Nichols et Sparks rend compte de ce phénomène en reprenant le travail de Jürgens et al.

Quaia et Optican, 1997

Ce modèle propose une solution aux saccades obliques directes en se basant sur des données physiologiques. Les activations arrivant aux SG sont ici issues de quatre populations de neurones qui inhibent ou activent différentes directions. Ses résultats en ce qui concerne les saccades obliques sont réalistes.

Breznen et Gnadt, 1997

Ce modèle reprend et améliore ceux de Jürgen et Scudder. Il est le premier à introduire la notion d'adaptation synaptique afin d'être fidèle aux données expérimentales.

Gancarz et Grossberg, 1998

Il s'agit d'un modèle similaire à celui de Grossberg et Kuperstein qui utilise un codage rétinocentrique relatif à la position actuelle de l'oeil, plutôt que craniocentrique absolu.

Discussion

Nous sommes volontairement restés relativement évasifs, occultant un certain nombre de détails techniques peu utiles au lecteur. On remarque en substance que la plupart des modèles computationnels du SG sont guidés par l'idée d'une boucle rétroactive locale qui contrôle le bon fonctionnement de la saccade qui s'exécute. Il a également été rapidement établi qu'il fallait opérer en coordonnées rétinocentriques, et donc diriger le SG en utilisant des commandes spécifiant le déplacement relatif attendu par rapport à la position actuelle de l'oeil.

Les critères d'évaluation des modèles du SG se basent principalement sur les propriétés suivantes : génération de saccades obliques directes, reprise des saccades après une interruption, la cohérence avec les données physiologiques et expérimentales.

Il reste encore des questions à résoudre dans le domaine...

5.5.2 Le colliculus supérieur

Le colliculus supérieur (SC) est une structure multicouche. Sa couche superficielle est visuelle, elle reçoit des entrées provenant directement de la rétine. Elle représente une carte topographique de la rétine comme en témoigne cette figure.

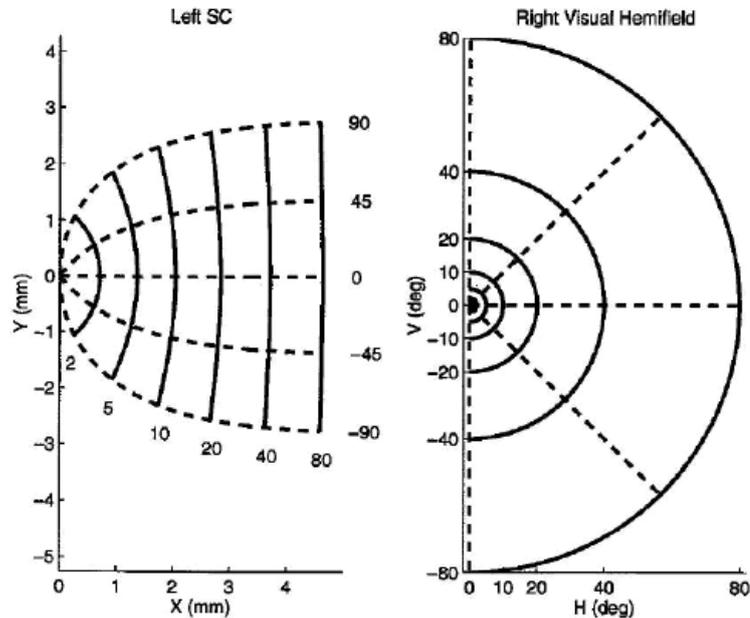


FIG. 5.2: Corrélation entre coordonnées polaires dans l'espace visuel et coordonnées cartésiennes dans le SC du primate. (Optican 1995)

Les neurones de cette couche déchargent donc pour des cibles situées dans une zone limitée du champs visuel (le champs visuel du neurone) et leur activité suit une gaussienne centrée autour d'un point spécifique.

Les couches plus profondes sont présaccadiques (dites également visuomotrices). Elles sont aussi organisées suivant une carte topographique, leurs neurones déchargent avant que les saccades soient exécutées dans une zone particulière du champs visuel (le champs de mouvement du neurone) qui est en correspondance avec les champs visuels des neurones situés au dessus.

Les neurones des couches intermédiaires et profondes peuvent être classés en quatre grandes catégories :

- les cellules de fixation (FX) qui présentent une augmentation de leur activité durant la fixation (que ce soit en présence de stimulus à fixer ou non). Ces cellules cessent de se décharger durant les saccades et montrent une activité continue lors des poursuites visuelles. Elles sont considérés comme inhibitrices des mouvements de saccades oculaires.

- les *burst cells* (BN) qui ont une faible activité durant la fixation et qui génère des pics immédiatement avant une saccade, si la cible est située dans leur champs de mouvement.

- les *build up cells* (BUN) qui ont également une faible activité durant la fixation, mais commencent à décharger dès la présentation de la cible et dont l'activité augmente progressivement jusqu'à la saccade. Les champs de mouvement des BUN sont différents

de ceux des BN : ils ne sont pas centrés autour d'une position, mais commencent à un point donné et s'étendent à n importe quelle position avec une plus grande amplitude.

- les cellules quasi-visuelles qui ne sont ni des cellules visuelles ni des cellules motrices. Elles répondent à des stimuli visuels dans leur champs visuel, comme des cellules visuelles, même si aucune saccade vers ce stimulus n'est déclenchée. Elles peuvent, contrairement aux cellules visuelles, continuer à décharger un moment après la suppression d'un stimulus, avec des temps de décharge plus long si le stimulus a déclenché une saccade. Elles peuvent aussi décharger sans aucun stimulus si une saccade vers une zone de leur champs de réception est sur le point d'être effectuée. Le rôle précis de ces cellules n'est pas encore clairement défini, Bozis et Moschovakis ont proposé à ce sujet qu'elles pourraient servir de mémoire spatiale dynamique des positions des stimuli.

Les modèles du SC s'attachent à décrire la corrélation spatiale entre champs visuel du SC superficiel et métriques des saccades du SC interne. Les réseaux de neurone permettent d'étudier les interactions internes qui ont cours dans le SC.

Ottes et al., 1986

En 1986, Ottes et al. proposèrent un modèle dans lequel le lien entre la position du stimulus sur la rétine et la position des cellules activées dans le SC est basé sur une fonction logarithmique et celui entre cette position et la vecteur de saccade correspondant est défini comme la fonction inverse. Le profil d'activité généré sur le SC par un stimulus est défini comme une gaussienne en 2D.

van Gisbergen et al., 1987

Van Gisbergen et al. ont modélisé les structures codant le mouvement dans le colliculus. Ils ont utilisé le modèle de Ottes et al. et ont testé l'hypothèse suivant laquelle le vecteur saccade résultant est la somme de tous les vecteurs saccades élémentaires associés à chaque cellule visuomotrice du SC, pondérée par l'activité de chacune.

Ce choix a plusieurs implications. Tout d'abord des lésions limitées du SC n'empêche pas les saccades correspondantes, car la stimulation est plus large que la lésion.

Une autre conséquence est que cela limite l'amplitude maximale des saccades car les stimulations gaussiennes sont tronquées près des limites du SC.

van Opstal et van Gisbergen, 1989

L'équipe de van Gisbergen a développé une version améliorée intégrant notamment des taux d'activation non linéaire des cellules du SC ainsi que des inhibitions latérales à l'intérieur du SC. Cela permet entre autre d'obtenir des résultats plus viables dans le cas de doubles saccades.

Tweed et Vilis, 1990

Une proposition théorique intéressante fut faite par Tweed et Vilis en 1990 : ils considèrent le codage des rotations oculaires par des *quaternions*². Cette idée présente l'avantage d'expliquer pourquoi l'amplitude d'une saccade est affectée par la position de la stimulation dans le SC³. L'hypothèse des quaternions, bien qu'offrant des propriétés intéressantes, n'a pas été reprise dans des modèles plus récents.

Droulez et Berthoz, 1991, 1992

Droulez et Berthoz ont proposé un modèle de mémoire spatiale dynamique, qui bien que ne décrivant pas spécifiquement le SC, offre une théorie expliquant comment sont mémorisées les positions des cibles et comment ces positions sont mises à jour selon le mouvement qui est effectué.

La mémoire spatiale dynamique est une carte 2D de la rétine, composée de neurones interconnectés. Chaque entrée représentant la position d'une cible est stockée sous forme d'une colline d'activation centrée autour du neurone qui représente ce point. La position de ces collines évolue alors dynamiquement en fonction des mouvements effectués, comme en témoigne ce schéma :

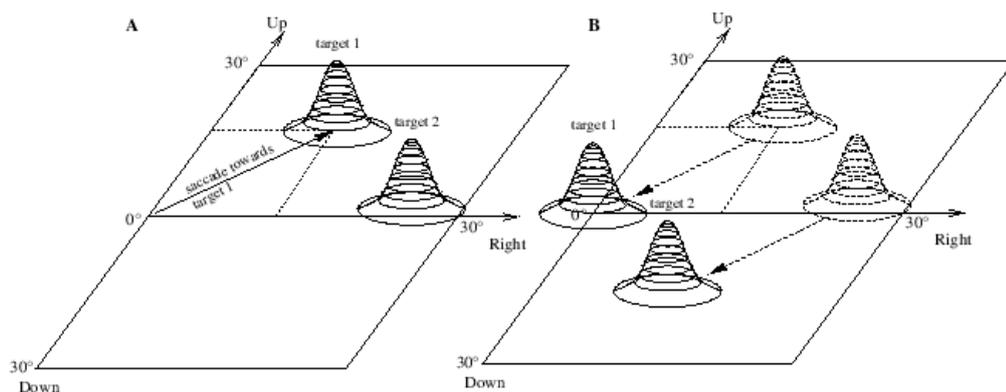


FIG. 5.3: Illustration du principe des collines mouvantes

Ce mécanisme permet également de toujours suivre la position courante de la cible même durant l'exécution des saccades. Cette idée a été reprise dans de nombreux modèles.

Waitzman et al., 1991

Ce modèle propose d'intégrer le SC dans la boucle de rétroaction qui permet de corriger les erreurs du SG. Il reprend les grands traits de celui de Jürgens et al. Sa dynamique est différente de celle des collines mouvantes, et pourrait plutôt être décrite comme des collines stationnaires décroissantes. Toutefois nos connaissances anatomiques ne nous mènent pas à penser que le SC se trouve dans cette boucle de

²Les *quaternions* sont des extensions des nombres complexes à quatre composantes et sont utiles pour représenter les rotations et leurs compositions

³la fréquence de la stimulation n'affecte pas la métrique de la saccade résultante

rétroaction, d'autre part Moschovakis et d'autres ont réussi à reproduire les données expérimentales sans ce procédé. Cette idée est donc contestée.

Dominey et Arbib, 1992

En 1992 Dominey et Arbib développèrent un modèle incluant de nombreuses structures du cerveau (SG, SC, BG, FEF...). Nous décrivons ici la partie SC puisque les autres seront vues dans leur rubrique respective.

Ce modèle du SC est composé de 4 couches. La première représente la couche superficielle du SC, elle reçoit des informations directement de la rétine. La seconde est composée de QV qui agissent comme la mémoire dynamique spatiale proposée par Berthoz et Droulez. La troisième reçoit des données excitatrices provenant du FEF qui contient des informations sur les cibles visuelles et mémorisées. La dernière reçoit des entrées excitatrices des trois couches précédentes, elle est sous le contrôle de l'action inhibitrice des BG. La cible effective de la prochaine saccade est sélectionnée par un mécanisme de type WTA⁴.

Ce modèle du SC est le premier à inclure les QV et l'influence des BG sur le SC⁵. Des théories plus récentes montrent cependant que le mécanisme de WTA est inutile.

Lefèvre et Galiana, 1992

Lefèvre et Galiana ont creusé l'idée selon laquelle le SC pourrait être inclus dans la boucle du SG et ils ont proposé un modèle centré sur le SC utilisant le concept des collines mouvantes vu précédemment. Ce modèle fut également le premier à inclure les mouvements des yeux combinés aux mouvements de la tête.

Krommenhoek et al., 1993, 1996, 1998

Krommenhoek et al. ont également considéré que le SC est inclus dans la boucle de rétroaction du SG, ils ont proposé deux réseaux neuronaux feedforward entraîné par back-propagation. Ces réseaux sont alors capables de calculer l'erreur courante (en coordonnées rétinocentriques) sous la forme d'une colline d'activation sur une carte 2D. Pour se faire ils utilisent l'erreur rétinienne initiale et la position initiale et courante de l'oeil dans un repère craniocentrique.

Arai et al. 1994, Das et al., 1995, Arai et al., 1999

La principale originalité de ce modèle réside dans son utilisation d'un algorithme d'apprentissage supervisé qui permet de calculer le poids des connections en utilisant des données d'apprentissage issus de neurones réels. Les performances de ce modèle sont globalement bonnes.

Optican, 1994

Ce modèle conserve l'idée du SC intégré dans la boucle de rétroaction du SG. Les modèles avec le SC hors de la boucle produisent un signal correspondant au

⁴Winner Takes All

⁵Une inhibition tonique avec une désinhibition sélective de zones restreintes du SC

déplacement désiré alors que les autres génèrent l'erreur de déplacement. Optican suggéra que le SC produit à la fois des signaux de déplacement désiré et des signaux de déplacement effectif. Ces fonctions sont réalisées par deux couches différentes composées de BUN pour la première et de BN pour la seconde. Il a d'autre part l'avantage de proposer une différence fonctionnelle entre les BN et les BUN.

van Opstal et Hepp, 1995

Construit sur des résultats expérimentaux montrant que l'activité des neurones des couches profondes du SC est modulé par la position initiale de l'oeil, ce modèle permet d'obtenir de façon très simple des rotations oculaires tridimensionnelles.

Grossberg et al., 1997

Comme le SC est un intégrateur mutisensoriel, Grossberg et al. ont proposé le modèle SACCART dédié spécifiquement à cet aspect du SC. Ce modèle, comme en témoigne la figure suivante, se compose d'une couche de BN (collines stationnaires décroissantes) et d'une couche de BUN (collines mouvantes).

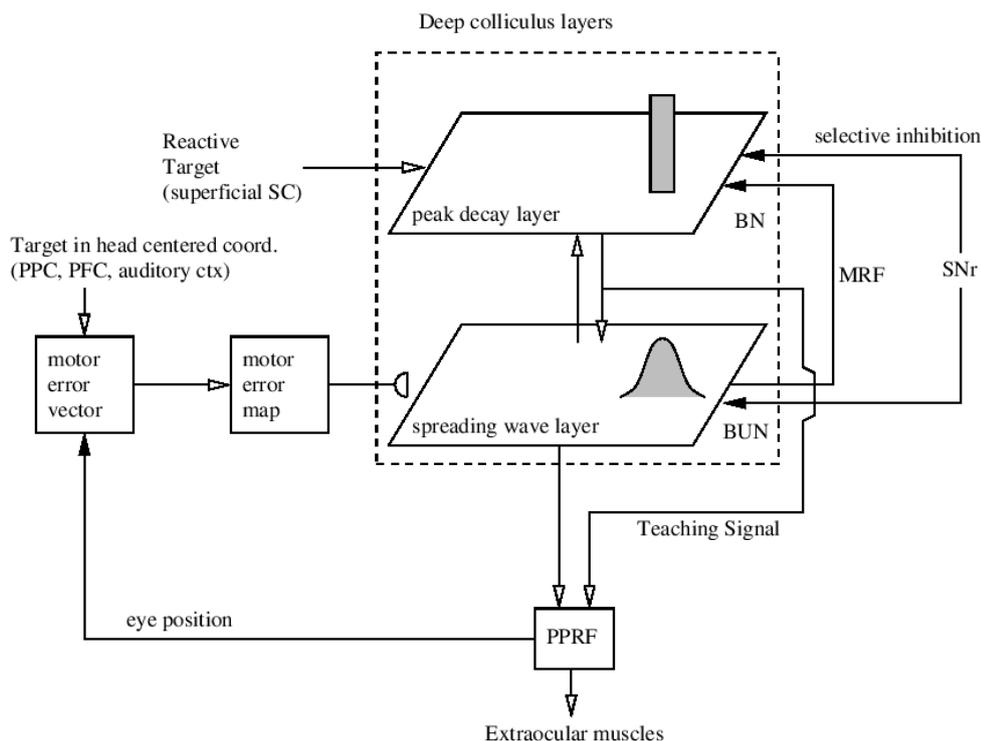


FIG. 5.4: Modèle SACCART d'une intégration multisensorielle du SC

La couche de BN reçoit des informations venant directement de la rétine par le biais des couches superficielles du SC et elle est capable de déclencher une saccade visuelle toute seule. Un retour visuel est disponible à la fin de la saccade visuelle, il permet d'en évaluer la précision.

La couche de BUN intègre l'information pour les saccades non visuelles. Ces informations diverses proviennent du PPC (système attentionnel capable de stocker une position), du PFC (mémoire de travail permettant de stocker des séquences de saccades) ainsi que du cortex auditif (saccades auditives). On pense que la position des cibles dans ces zones est codée dans un repère craniocentrique et que la transformation en coordonnées retinocentriques se fait par des poids spécifiques des BUN obtenus par apprentissage. Ces saccades non visuelles n'ont pas nécessairement de retour visuel disponible à l'issue du mouvement.

Ce modèle est le premier à rendre compte du caractère multimodal du SC et des problèmes de calibration associés. Il propose également une interprétation intéressante du rôle respectif des BUN et des BN.

Bozis et Moschovakis, 1998

Dans ce modèle le SC n'est pas inclus dans la boucle rétroactive qui contrôle l'amplitude de la saccade. Il est composé de deux couches. La première est très proche du modèle de Dominey et Arbib. La seconde couche est composée des cellules visuelles du SC superficiel ainsi que des QV du SC interne. Ce réseau fonctionne comme une mémoire spatiale. Suite à un déplacement de l'oeil, un message en retour du SG est capable de faire glisser les collines d'activité de cette mémoire afin de mettre à jour les positions des cibles. Le choix des cibles se fait sous le contrôle des SNr (cellules de la substance noire) dont l'activité baisse lors de l'apparition d'une cible et qui ensuite retrouve leur activité tonique inhibitrice.

Trappenberg et al., 2001

Ce modèle, proche des précédents, gère également les stimulations exogènes (stimulations visuelles) et endogènes (motivation, contexte, ...). Il propose une étude détaillée des interactions entre connexions du SC et temps de réponse des saccades.

Discussion

La modélisation de l'organisation topologique du SC n'est plus sujette à controverse. L'intégration du SC dans la boucle de rétroaction du SG reste encore débattue ainsi que le rôle des BN et des BUN. Les derniers modèles conduisent vers des solutions hybrides où BN et BUN ont un rôle complémentaire. L'existence d'un retour du SG vers le SC n'implique pas nécessairement qu'il soit utilisé pour contrôler dynamiquement les saccades, il se peut qu'il soit simplement utilisé pour mettre à jour les multiples cibles potentielles des couches du SC.

5.5.3 Le cervelet

L'architecture du cervelet est très régulière et bien connue. On pense que cette structure permet au cervelet d'assurer un rôle de supervision d'apprentissage. De nombreuses expériences permettent de penser que le cervelet a un rôle dans la génération des saccades.

Les modèles de saccade incluant le cervelet se divisent grossièrement en deux grandes familles : ceux qui proposent un apprentissage supervisé du cervelet, qui proposent un rôle de calibration à long terme, et ceux qui s'intéressent à l'action régulatrice du cervelet, qui pourrait affecter à la volée des saccades individuelles pour compenser la variabilité du reste du système.

Dean, 1995

Les modèles du SG sont souvent évalués par leur capacité à reproduire des saccades concordantes avec celles enregistrées sur les primates. Ces modèles négligent toutefois le fait que l'activité des motoneurones durant les saccades ne sont pas seulement le fait du SG, mais qu'elle est aussi influencée par le cervelet. Ainsi, des dommages ou l'inactivation de zones afférentes du cervelet provoquent des troubles dans la précision des saccades, qui deviennent moins précises, avec une tendance à l'hypermétrie et à une grande variabilité d'amplitude.

Dean a étudié l'influence du cervelet sur la génération des saccades. Il a induit des perturbations dans le modèle de Jurgens et al. provoquant des hypermétries des saccades qui sont corrigées par le modèle.

Lefèvre et al., 1998, Quiaia et al., 1999, Optican et Quiaia, 2002

Les modèles du SC n'expliquent pas pourquoi des lésions du SC ne provoquent pas des dérèglements permanents de précision, alors qu'il est établi que des lésions du cervelet provoquent de telles perturbations (variabilité d'amplitude et de direction des saccades). Quiaia, Lefèvre et Optican ont donc émis l'hypothèse suivante : le cervelet contribue aux saccades à la volée pour compenser la variabilité du reste du système.

Selon eux deux circuits parallèles contrôlent les saccades :

1. le SC envoie un signal de déclenchement et une commande d'orientation en fonction de la position de la colline d'activité sur le SC.
2. Le cervelet (CBLM) apporte un contrôle supplémentaire, surveille la progression des saccades permettant des ajustements de trajectoires à la volée, et finalement arrête la saccade au moment opportun.

Certains aspects de ce modèle sont semblables au modèle de Dean. Cependant la principale différence entre les deux vient du fait qu'ici l'intégration est complètement supprimée du SG et s'effectue par le biais du CBLM. Ce modèle propose donc une vue complètement nouvelle des rôles respectifs du SG, du SC et CBLM.

Gancarz et Grossberg, 1999

L'apprentissage dans les systèmes saccadiques comprend au moins deux types : l'apprentissage de gain qui permet de calibrer le générateur de saccade en utilisant les retours visuels à la fin d'une saccade, l'apprentissage spatial qui permet des transformations précises entre systèmes de coordonnées. Gancarz et Grossberg ont proposé un modèle incluant les deux, le premier apprentissage dépendant du cervelet et le

second du cortex.

Les saccades peuvent dériver de plusieurs sources : les saccades réactives issues des projections rétiniennes sur le SC, les saccades auditives, les saccades attentives qui résultent de l'intégration d'entrées sensorielles dans le cortex, les saccades mémorisées, les séquences de saccades qui font appel au cortex préfrontal, etc.

Les expériences dans ce domaine ont révélé que l'adaptation est spécifique à un champs de mouvement, une adaptation pour une saccade d'une métrique donnée n'influence pas une saccade d'une autre amplitude ou direction. L'adaptation n'est pas nécessairement transférée d'un genre de saccade à un autre.

Le modèle est construit autour de celui de Grossberg et al. de 1997. Il inclut les différentes sources de saccades selon le schéma suivant :

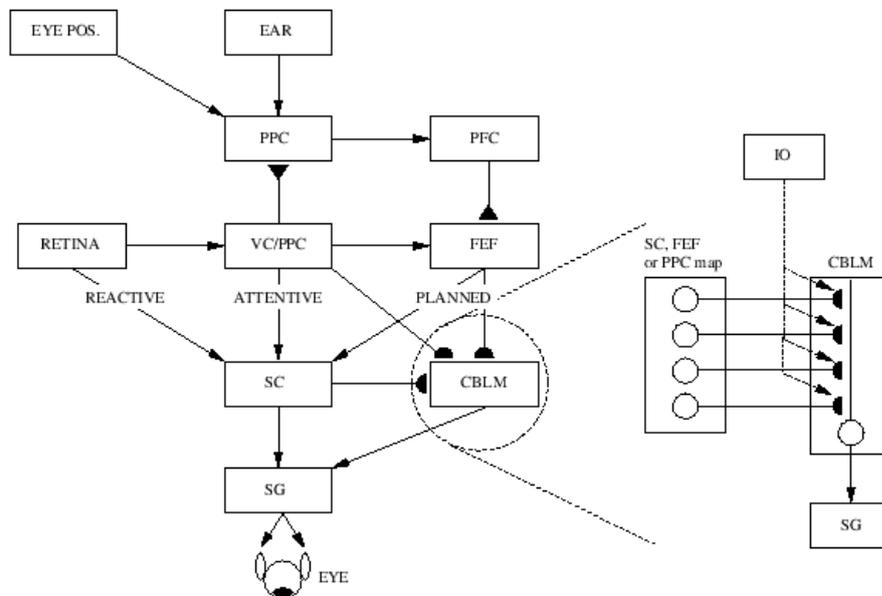


FIG. 5.5: Modèle de Gancarz et Grossberg 1999

La contribution du cervelet à l'activité du SG s'adapte de façon spécifique selon l'origine de la saccade et la position de la cible. Les résultats obtenus sont en accord avec les observations expérimentales. Le rôle du cervelet proposé ici est donc très différent de celui des modèles précédents. Le cervelet permet une adaptation de long terme qui peut être utile pour calibrer le système durant le développement ainsi que pour compenser les effets liés à l'altération des propriétés élastiques de l'oeil (qui déclinent notamment avec l'âge).

Ebadzadeh et Darlot, 2003

Ebadzadeh et Darlot ont récemment proposé un modèle plus proche de l'organisation cellulaire du CBLM que ceux présentés avant. Le modèle fut entraîné pour reproduire un ensemble fini de saccades et les tests révélèrent qu'il était capable de produire des saccades précises quelque soit l'amplitude. Ce modèle a la particularité

d'avoir été déduit à partir de considérations fonctionnelles, de façon descendante, et il reste cependant compatible avec nos connaissances anatomiques et physiologiques.

Discussion

La littérature traitant de la modélisation du cervelet est abondante. Les deux rôles du cervelet qui ont été abordés dans les modèles vus ne sont pas incompatibles et peuvent être combinés.

5.5.4 Les ganglions de la base

Le BG ont majoritairement un rôle de sélection. Cette sélection se fait par le biais d'une désinhibition : les cellules du BG restent en constante activation ce qui inhibe les structures sous-jacentes, lorsque le BG cessent d'être actives sur certaines zones l'inhibition est levée.

Les deux modèles qui suivent explore leur rôle dans la sélection de cibles sur le SC et dans la mémorisation de cibles potentielles.

Dominey et Arbib, 1992

Dans ce modèle deux boucles parallèles sont distinguées dans le BG : une première se projette sur le SC, elle permet la sélection de cibles, et la seconde se projette sur le FEF, elle permet la mémorisation de cibles potentielles.

Le circuit de sélection reçoit des entrées des couches visuelles et des couches de mémoire du FEF. Les poids appris de ces entrées, induisent l'inhibition sélective du SNr qui à son tour désinhibe des zones spécifiques du SC, permettant alors l'exécution de la saccade choisie (voir le schéma qui suit).

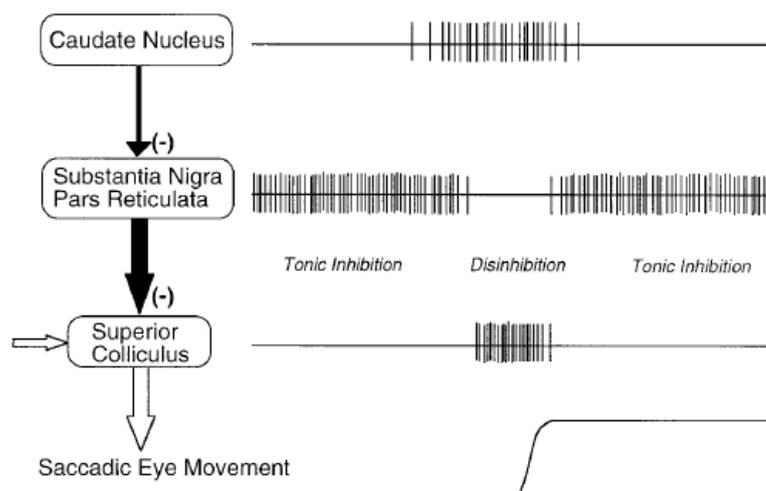


FIG. 5.6: La désinhibition, un mécanisme clé du contrôle du BG sur les saccades. (Hikosaka)

Le circuit de mémorisation reçoit des entrées provenant du FEF et il projette sur le thalamus.

Ce modèle est le plus complet à ce jour en terme de structures intégrées et ces résultats sont comparables aux données électrophysiologiques.

Brown et al., 2000

Avec l'accumulation de nouvelles données expérimentales sur le BG des dix dernières années, Brown et al. ont proposé un nouveau modèle dans lequel le BG a un double rôle de sélection de la cible et de choix de la métrique de la cible.

Ce modèle a été testé sur différents types de saccades et se comporte très bien. Il est beaucoup plus à jour que le modèle précédent, mais précédent encore quelques points sombres et des divergences avec certaines données anatomiques.

Discussion

Le rôle du BG dans le circuit général de génération des saccades n'a pas encore été beaucoup étudié. Le BG est clairement un sélecteur ayant une influence sur le SC. Sa participation dans la mémorisation des cibles pourra, d'autre part, être modélisée à l'avenir.

5.5.5 Le cortex

De nombreuses zones du cortex sont plus ou moins impliquées dans l'activité prémotrice des saccades. Le cortex pariétal postérieur (PPC) participe aux tâches attentionnelles. Le cortex préfrontal dorsolatéral (DLPFC) joue le rôle de mémoire temporaire et permet une organisation temporelle des saccades (délais, prédictions...) voir même une inhibition des saccades. Le SEF est impliqué dans l'apprentissage de séquences de saccades. Le FEF reçoit des entrées convergentes du PPC, SEF et DLPFC, il opère le choix final de la cible en interagissant avec le BG et envoie la commande motrice au SC et au SG.

Dominey et Arbib, 1992

Le PPC est composé de deux couches. La première (visuelle) reçoit des entrées visuelles qui signalent la position mais pas la nature de cibles potentielles présentes dans le champ visuel. La seconde, de type quasi-visuelle, est capable de mémoriser des cibles. Elle est également capable de mettre à jour la position des cibles mémorisées en fonction des mouvements des yeux.

Le FEF est composé de quatre couches. Les deux premières servent globalement d'intermédiaires entre le PPC et le FEF. La mémoire du PPC stocke tous les positions des cibles perçues alors que la mémoire du FEF effectue une sélection en fonction d'un apprentissage. L'interaction entre le FEF et le PPC permet d'alterner les tâches d'attention et de mouvement en mémorisant les cibles intéressantes.

Gancarz et Grossberg, 1999

Le modèle ne génère des saccades que dans une direction et ne prend qu'une cible visible à la fois. Les transformations d'un repère craniocentrique vers un repère

rétinocentrique ne sont alors que de simples soustractions de positions. Il reste un peu trop simpliste.

Brown et al., 2000

La principale différence de ces modèle par rapport aux autres est qu'il ne génère pas de saccades basées uniquement sur la position du stimulus, mais il peut aussi apprendre à générer des saccades arbitraires selon la nature de ce qui lui est présenté.

Deneve et al., 1999, 2001

Deneve et al. ont abordé le problème générique du codage de population de neurones avec des entrées bruitées⁶. Ils ont montré entre autre comment des modèles peuvent être interconnectés afin de produire des fonctions d'approximation et d'intégration. Ce modèle se comporte de manière optimale sur des entrées bruitées.

Discussion

Les problèmes concernant la modulation d'attention dans le PPC, les opérations de mémorisation du DLPFC, l'apprentissage de programmes, leur restitution, et les tâches liées à la motivation ainsi que la synthèse de toutes ces fonctions ont été étudiées superficiellement ou pas du tout, ils représentent des pistes de recherche pour les modèles à venir.

5.5.6 Conclusion

Le savoir s'est accumulé depuis le modèle de Dominey et Arbib de 1992 et beaucoup de ses choix de modélisation ne sont plus conformes aux dernières données scientifiques connues. Une version révisée de ce modèle, qui rappelons le est le plus complet existant, permettrait sans doute de comprendre mieux les interactions entre ces différentes régions qui ont souvent été modélisées indépendamment les unes des autres. Il est temps de mettre à jour ces modèles et de les réunir pour faire de nouvelles découvertes dans le domaine.

⁶il s'agit d'un problème général non spécifique aux saccades

LE TRAVAIL ACCOMPLI

Sommaire

6.1 En bref	27
6.2 La modélisation biologique	28
6.2.1 Respect des grands principes	28
6.2.2 Respect des grandes étapes	28
6.2.3 Simulation de la simultanéité	28
6.3 Le modèle de Quaia	28
6.3.1 Commentaire liminaire	28
6.3.2 Choix du modèle	29
6.3.3 Description du modèle	29
6.3.4 Résolution des équations différentielles	34
6.3.5 Simulations, exploitation des résultats	36

Maintenant que nous avons une vision plus générale de l'état de l'art du domaine, de l'évolution des différents modèles et des questions qui restent en suspens il convient d'aborder le travail qui a été accompli.

Toute la problématique de la modélisation des saccades consistent, comme nous l'avons vu, à produire un modèle complet, pièce après pièce. Ce modèle doit être en adéquation avec les données anatomiques, électrophysiologiques et expérimentales connues.

6.1 En bref

Une partie importante du travail accompli, réside dans la lecture de nombreux articles et documents sur le domaine. Cette lecture était évidemment nécessaire pour pouvoir aborder l'implémentation, pour comprendre le rôle de certaines zones du cerveau et pour prendre du recul sur les apports des différents modèles qui ont été présentés dans l'état de l'art.

Nous avons également effectué de nombreuses visites au Collège de France afin d'en savoir plus sur la question et d'effectuer un suivi de notre travail.

Nous avons enfin implémenter le modèle de Quaia en C++. Le choix du langage s'est fait d'un commun accord avec Benoît Girard dans un souci de performance. Nous avons également attaché un soin tout particulier à la documentation du code afin qu'il puisse être compris et exploiter dans de bonnes conditions.

6.2 La modélisation biologique

Avant d'entrer plus en avant dans le vif du sujet, nous pensons qu'il est de bon ton de faire un lien entre la modélisation biologique et la simulation. Après tout la modélisation biologique est une forme de simulation.

6.2.1 Respect des grands principes

Cela peut paraître évident, un modèle biologique respecte les principes de causalité et de déterminisme. Le futur ne peut influencer le passé, l'état du système biologique à un état T est indépendant de T' postérieur à T . Le futur proche du système peut être déterminé à partir de son état présent et de son état passé, comme nous le verrons.

6.2.2 Respect des grandes étapes

La simulation, ainsi que la modélisation biologique peuvent se résumer en 4 grandes étapes :

- Analyse du système réel, identification des caractéristiques pertinentes (cette étape en ce qui nous concerne a été effectuée par des médecins, des neurophysiologistes...)
- Représentation du modèle sous forme d'un programme de simulation (nous intervenons dans cette phase et dans les phases ultérieures en implémentant le modèle)
- Expérimentation, interprétation
- Analyse des résultats

6.2.3 Simulation de la simultanéité

Nous avons, bien évidemment, été amené à simuler la simultanéité dans le cadre de notre modélisation. Nous fixons un cycle qui correspond à un pas de temps fixe de 1ms, puis nous faisons tous les calculs pour un cycle à partir des données du cycle passé.

6.3 Le modèle de Quaia

6.3.1 Commentaire liminaire

Nous appellerons ainsi durant tout le rapport, le modèle que nous avons étudié, il s'agit toutefois d'un modèle qui a été développé par plusieurs médecins, neurophysiologistes : Philippe Lefèvre, Christian Quaia, Lance M. Optican, Hiroshi Aizawa, Robert H. Wurtz.

6.3.2 Choix du modèle

Benoît Girard nous a lancé sur l'implémentation du modèle de Quaia, quels sont les éléments qui en font un choix intéressant ?

Tout d'abord il s'agit d'un modèle récent (1999). D'autre part il est un peu à part puisqu'il prend le contre pied des autres modèles. Les modèles passés, en effet, sont majoritairement colliculocentriques, ils sont centrés autour du colliculus, qui joue seul un rôle important dans la correction à la volée des trajectoires des saccades. Or, en pratique une lésion du colliculus n'entraîne qu'une imprécision faible et localisée des saccades, imprécision qui, de plus, se corrige relativement vite. Une lésion du cervelet provoque, en outre, de graves dysfonctionnements des saccades qui deviennent plus lentes et imprécises. Les modèles passés semblent donc en désaccord partiel avec les données expérimentales. Le modèle de Quaia, qui est le premier à donner un rôle majeur au cervelet dans le cadre de la correction dynamique des saccades, est donc d'un grand intérêt.

6.3.3 Description du modèle

Aperçu

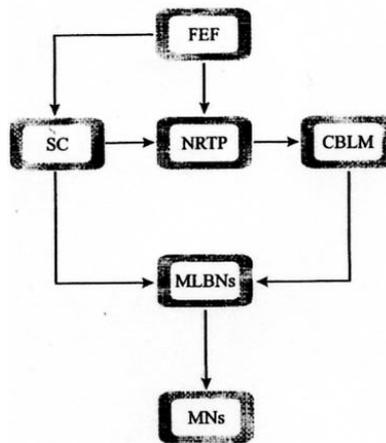


FIG. 6.1: Différentes structures mises en jeux dans le modèle

Le chemin principal (colliculus) débute dans les cellules du FEF, où est encodé le déplacement de l'oeil désiré, il inclut les couches intermédiaires du SC qui projette sur les motoneurones par le biais des MLBN. L'autre chemin (cervelet) prend sa source dans le FEF et dans le SC passe par le NRTP et active le cervelet, qui à son tour contrôle les MLBN.

L'activité dans ces 2 chemins est instantanément influencée par la copie efférente du signal que les MLBN envoient aux motoneurones. Comme nous l'avons dit le fait que le cervelet soit dans cette boucle de rétroaction locale est la grande nouveauté du modèle.

Les constituants les plus importants du modèle sont le FEF, le SC, les NRTP, le CBLM et le SG. Avant d'analyser chacun de ces éléments en détail, il est important de rappeler leur contribution à l'exécution des saccades. Comme nous l'avons dit, dans ce modèle le FEF envoie le signal de déplacement désiré directement au SC et indirectement par le biais des NRTP au CBLM. Il est établi que ce signal ΔE est encodé dans le cortex, ainsi que dans le SC et les NRTP, en coordonnées spatiales (c'est à dire que différents déplacements sont associés à différents neurones, et non pas à une différence de niveau d'activation pour un même groupe de neurones). Dans ce modèle on suppose qu'il en est de même dans le CBLM. Dans ces conditions, de simples projections topographiques permettent de projeter le signal d'une couche à l'autre.

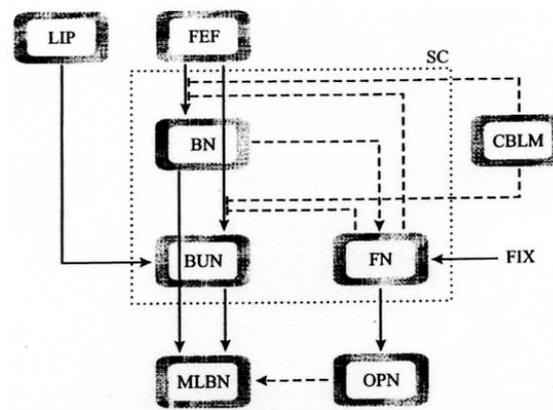


FIG. 6.2: Organisation des connexions (trait plein : excitateur, trait hachuré : inhibiteur)

Les cellules du FEF projettent sur deux classes de neurones dans le SC, les BN et les BUN, qui à leur tour excitent les MLBN. En plus de ce signal les BUN reçoivent une autre entrée provenant du LIP. Cette entrée sert à indiquer quelle saccade devra être effectuée par la suite. Cette seconde entrée est active bien avant la saccade et à une plus faible influence sur les BUN que l'entrée provenant du FEF. Il y a deux autres différences majeures entre ces entrées corticales : l'entrée du FEF est nécessaire pour produire une saccade, tandis que l'entrée du LIP n'est ni nécessaire ni suffisante ; la distribution spatiale de l'entrée provenant du LIP change durant la saccade provoquant une sorte de déplacement d'activité dans les BUN (des neurones encodant des grands déplacements, vers ceux encodant des petits déplacements), au contraire l'entrée provenant du FEF est à peu près constante durant la saccade (que ce soit dans le temps ou l'espace).

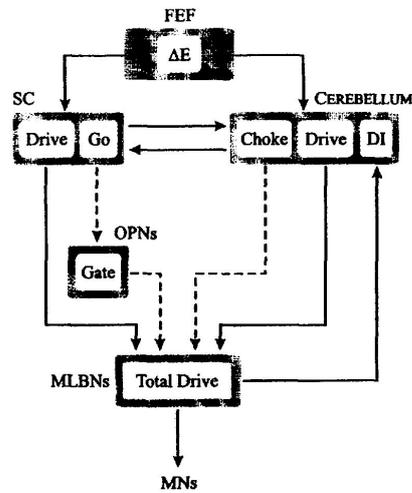


FIG. 6.3: *Intéraction des différents composants*

En plus des BN et des BUN, le modèle propose une troisième classe de neurones du SC : les neurones de fixation (FN). Ces neurones reçoivent un signal cortical de fixation (il représente un ordre de maintien de fixation du regard) et partagent des connexions inhibitrices réciproques avec les BN. Durant les phases de fixation, les FN sont actifs, empêchant les BN d'entrer en action, mais laissant les BUN s'activer en réponse à une entrée du LIP. Cependant, lorsque le FEF envoie une commande de déplacement ΔE au couple BN/BUN, et que la commande de fixation est retirée, l'équilibre est renversé : les FN sont silencieux alors que les BN et les BUN sont actifs. Le silence des FN a pour effet de supprimer l'excitation vers les OPN, qui inhibe les MLBN entre les saccades. On peut dire que le SC envoie un signal GO, qui dépend de ΔE , des entrées corticales de fixation et de la dynamique du réseau.

Une fois que les OPN sont éteints, les MLBN commencent à s'activer, provoquant une activité dans les motoneurons qui entraîne un déplacement de l'œil vers la cible. En même temps, le cervelet intervient dans le cadre d'un contrôle supplémentaire, qui participe à l'accélération de la saccade. Donc, au début de la saccade à la fois le SC et le CBLM conduisent l'œil vers la cible. Lorsque l'œil commence à bouger, le CBLM commence à recevoir une copie efférente du signal que les MLBN envoient aux MN ; le modèle propose que le CBLM intègre ce signal pour conserver une trace du déplacement de l'œil depuis le début de la saccade. Cette intégration est supposée être non pas spatiale mais temporelle (i.e. le déplacement est encodé par un changement dans la distribution spatiale de l'activité, et non par un changement monotone de l'activité de certains neurones).

Lors de la progression de la saccade, le CBLM envoie, directement ou non, un signal inhibiteur au SC, ce signal ralentit l'activité des BN/BUN comme une fonction de l'erreur résiduelle. Enfin, lorsque les yeux approchent de leur cible, le CBLM commence à diriger les MLBN dans le sens contraire du mouvement, afin d'interrompre le déplacement. Cependant, l'arrêt du mouvement n'est pas produit en activant les muscles antagonistes, mais en activant les MLBN inhibiteurs de sens contraire, qui agissent ensuite sur les motoneurons. Ce procédé semble suffisant car l'inertie du globe oculaire est beaucoup plus faible que les forces initiales impliquées dans le

mouvement. L'oeil s'arrête alors bien que l'excitation des MBLN sur les MN soit toujours active. Cependant comme le signal d'arrêt du cervelet est temporaire, les OPN doivent être réactivés pour assurer la stabilité du système.

Le cortex

Le FEF est modélisé par un réseau de 33 neurones sur 33, couvrant le déplacement désiré entre -40° et $+40^\circ$ horizontalement et verticalement avec une distribution uniforme. Toutes les autres zones du modèle (LIP, SC, NRTP, CBLM) sont organisées de la même façon. C'est bien évidemment une simplification de l'organisation réelle. Cependant, cette représentation n'affecte pas le fonctionnement du modèle.

La couche du FEF, qui encode le déplacement désiré ΔE , projette de façon topographique sur le SC et les NRTP, et contribue à l'activité observée dans ces zones. L'activité dans cette couche ($x_{FEF}(i, j, t)$) est représentée sous la forme d'une gaussienne centrée autour de la cellule $(i_{\Delta E}, j_{\Delta E})$ qui encode le déplacement désiré :

$$x_{FEF}(i, j, t) = I(t) \times \exp\left(-\frac{(i-i_{\Delta E})^2 + (j-j_{\Delta E})^2}{\sigma^2}\right)$$

Pour respecter les données expérimentales, on prend $\sigma^2 = 5$, $I(t)$ devient actif durant la simulation, il est maintenu constant (150 spikes/s) jusqu'à la fin de la saccade, il doit être supprimé environ 50 ms après la fin de la saccade, sinon cela pourrait induire une seconde saccade (ces chiffres sont compatibles avec les données expérimentales).

Ci-dessous voici un exemple de sortie de notre modèle pour une saccade déclenchée en (2, 1) :

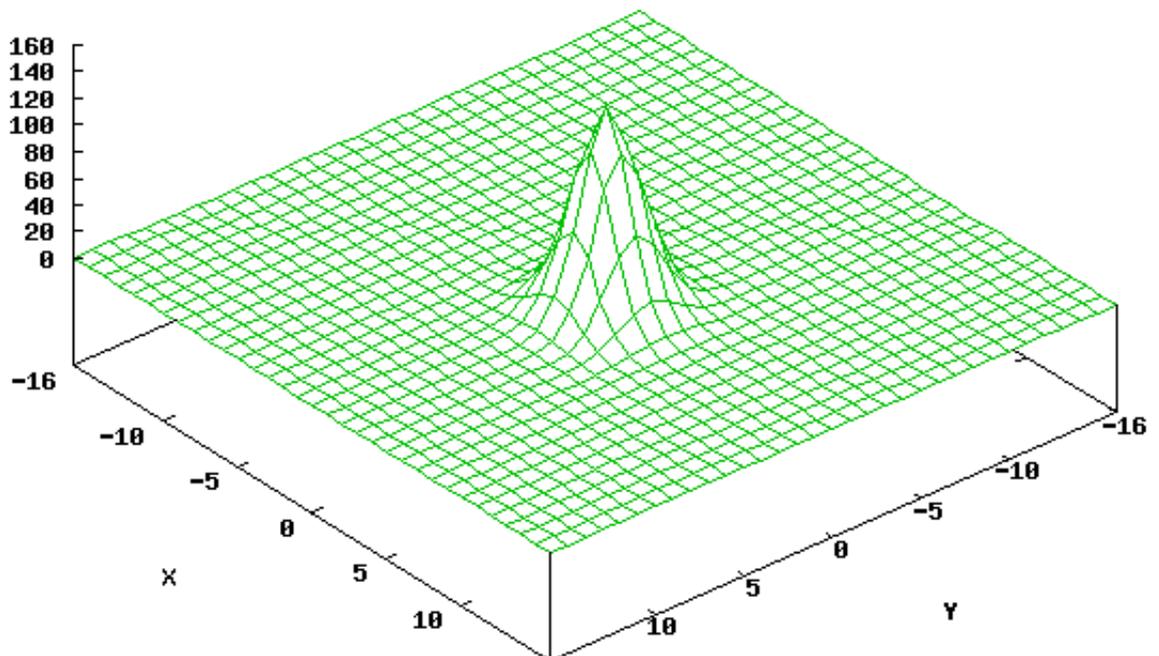


FIG. 6.4: FEF, saccade en (2, 1)

Le modèle inclut une autre zone corticale : le LIP. Le LIP projette ici vers les BUN du SC, il est responsable de leur activation précoce, ainsi que de l'extension d'activité à travers la couche des BUN. Cette extension d'activité est prédictive. Elle peut jouer un rôle dans la préparation des saccades et affecter l'équilibre entre BN et FN.

Pour simuler le long prélude d'activité dans les BUN, tout en gardant le temps de simulation court, le LIP est actif dès le début de la simulation. Lorsque l'activité du FEF commence, l'activité du LIP s'étend vers des cellules qui encodent des mouvements plus petit dans la même direction. Nous n'entrerons pas ici dans le détail des équations qui régissent chaque couche. Signalons simplement que le déplacement d'activité se modélise en pratique par des convolutions de matrices avec des filtres bien choisis qui dépendent du déplacement. Le comportement de la couche du LIP et des autres couche est régi par des équations différentielles. Nous avons utilisé la méthode d'Euler pour les résoudre, comme nous l'expliquons dans la section suivante du présent rapport. En pratique on sauvegarde la couche ancienne, et la couche courante, on se sert de la couche ancienne pour déterminer les valeurs de la couche récente. Comme nous simulons la simultanéité à un cycle T donné il faut bien faire attention d'utiliser les valeurs des couches passées et non celles qui ont déjà été mises à jour. Pour respecter les données expérimentales certaines valeurs sont normalisées.

Le Colliculus Supérieur

Comme nous l'avons déjà dit, nous avons modélisé 3 classes de cellules du colliculus : les BN, les BUN et les FN. Les BN reçoivent une entrée excitatrice provenant du FEF juste avant et durant la saccade, une entrée inhibitrice du CBLM qui augmente durant la saccade (fonction approximative de l'erreur résiduelle), et une entrée inhibitrice des FN. Pour éviter d'avoir besoin de différentes connexions pour les BN et les BUN, l'hypothèse est faite que les signaux inhibiteurs agissent en coupant les sorties dendritiques du FEF.

Les FN reçoivent différentes entrées : ils sont inhibés par les BN, ils reçoivent un ordre de fixation FIX, enfin ils reçoivent une entrée excitatrice des régions oculomotrices.

Cervelet

Le but premier est de modéliser le schéma d'activation observé dans les neurones FOR durant les saccades. Un circuit a donc été construit pour générer des pics d'activités synchronisés avec les saccades dans les FOR (dans le sens contraires des saccades pour l'horizontale et dans le même sens pour la verticale). La durée de cette activité doit être corrélée avec la durée du mouvement. Ceci se traduit par un déplacement de l'activité suivant une vitesse proportionnelle à la vitesse des yeux.

Pour générer le pic initial, on connecte les NRTP aux FOR. Les cellules FOR qui sont modélisées comme un filtre passe bas sont connectées entre elles, et la force de ces projections est modulée linéairement par la copie efférente du message envoyé aux motoneurones.

Comme cette intégration se fait de façon spatiale, le lieu initial d'activation des FOR joue un rôle majeur pour déterminer l'amplitude du mouvement. Cependant, on peut noter que la région centrale est atteinte lorsque les yeux sont encore à quelques degrés de la fovea. Donc, si l'on produit un mouvement d'amplitude x en imposant l'activation à y cellules du centre, pour obtenir un mouvement d'amplitude $2x$ on ne peut simplement imposer une activation à $2y$ cellules du centre. On effectue donc une correction des cibles.

Tronc cérébral

Les deux chemins parallèles du SC et du CBLM convergent au niveau du tronc cérébral (MLBN) et fournissent une entrée aux motoneurones excitateurs et inhibiteurs (EBN et IBN). On simule l'activité de 8 neurones, un excitateur (EBN) et un inhibiteur (IBN) pour chacun des quatre points cardinaux : droite, gauche, haut, bas. Nous allons décrire ici l'activité des EBN et IBN agissant sur la droite. Les six autres neurones fonctionnent de même.

Toutes les cellules MLBN ont une constante de temps de 1ms, leur décharge est positive et saturée à 1000 spikes/s. Les EBN et IBN droits reçoivent 4 entrées : BN, BUN, FOR, OPN. Les entrées provenant du SC sont telles que les neurones qui sont actifs avant une saccade vers la droite, excitent les MLBN droits ; de même les neurones qui sont actifs avant une saccade vers le haut excite les MLBN hauts. La poids des projections du colliculus vers les MLBN sont fonction de la position des cellules du SC, les cellules encodant des mouvement plus grands ayant des poids plus forts.

Les projections venant des OPN sont inhibitrices. Les poids dépendent également de la position de chaque cellule. Par exemple, les FOR de gauche excitent les MLBN droits, et les poids des projections sont plus forts pour les cellules les plus excentrées. Cependant, dans ce cas les poids vers les IBN sont 5 fois plus forts que ceux vers les EBN.

Le modèle n'introduit pas d'éléments dynamiques pour modéliser les OPN ; leur sortie est la somme des entrées, elle ne peut être négative et sature à 300 spikes/s. Ils reçoivent 2 entrées excitatrices : un biais constant et une entrée provenant des FN. Ils reçoivent également 3 entrées inhibitrices : la somme de l'activité des BN et des BUN pondérée par 0.05 ainsi que la somme de l'activité de tous les EBN.

L'oeil a été modélisé comme un système d'ordre 2. L'entrée de l'oeil, correspond à la sortie des MLBN définie comme la différence entre les EBN dans le sens du mouvement et les IBN de sens contraire. Ce signal représente une bonne approximation de la vitesse de l'oeil, et il est utilisé dans la boucle locale de rétroaction vers le cervelet.

6.3.4 Résolution des équations différentielles

De nombreuses couches de notre modèle sont régies par des équations différentielles. Nous allons donc expliciter rapidement comment nous avons décidé de les résoudre dans le cadre de notre modélisation.

Le problème

Il s'agit de résoudre des équations de la forme :

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y)$$

Dans notre cas x représente le temps, il s'agit à partir de l'état du système à un temps donné T de déterminer l'état du système au temps $T + 1$.

Méthode d'Euler

A partir de la connaissance de la valeur de $y = y_0$, pour une valeur de $x = x_0$, on peut calculer la valeur de $\frac{dy}{dx}$ en ce point. La valeur estimée de y pour $x = x_0 + dX$ sera prise égale à $y_0 + dY = y_0 + \left(\frac{dy}{dx}\right)dx$.

Il s'agit d'une méthode itérative. La valeur y_{i+1} est déterminée en ajoutant Δy_i à la valeur y_i .

$$y_{i+1} = y_i + \Delta y_i = y_i + \Delta x \times f(x_i, y_i)$$

Si on note h le pas de discrétisation en x , la méthode d'Euler définit deux suites :

- Une première qui définit les valeurs de x : terme initial x_0 , relation de récurrence :
 $x_{i+1} = x_i + h$
- Une deuxième qui permet d'évaluer les valeurs de y : terme initial y_0 , relation de récurrence : $y_{i+1} = y_i + h \times f(x_i, y_i)$

Comme le montre le schéma ci-dessous, cette méthode est très simple et intuitive, on se dit que, connaissant un point x et $f(x)$, pour connaître la valeur de $f(x + h)$, il suffit de suivre la pente de la tangente à la courbe au point x . On remarque que, plus le pas h est petit, plus l'erreur commise est faible et l'approximation satisfaisante.

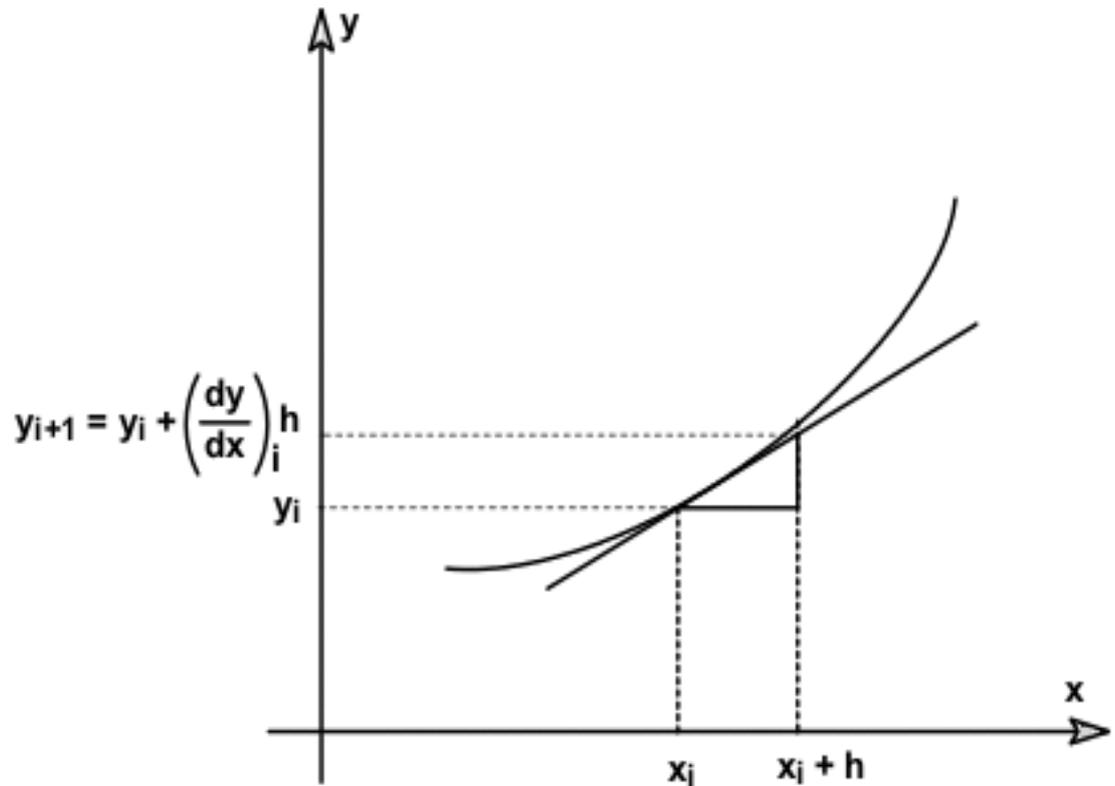


FIG. 6.5: Illustration de la méthode d'Euler

Nous avons décidé d'utiliser la méthode d'Euler, qui, bien que très simple, s'avère efficace en terme de temps de calcul, tout en restant suffisamment précise, compte tenu de notre pas de temps très court de 1ms.

Autres méthodes

Il existe bien d'autres méthodes pour résoudre des équations différentielles sur un ordinateur, on peut penser à Runger-Kutta (ordre 2, ordre 4) qui est similaire à Euler, mais un petit peu plus précise, car elle utilise des points en plus. Toutefois, la méthode d'Euler suffit pour notre problème.

6.3.5 Simulations, exploitation des résultats

A venir...

CHAPITRE 7

BILAN PERSONNEL

À titre personnel ce fut une expérience très enrichissante qui nous a permis d'entrer en contact avec de nombreux laboratoires. Nous avons pu assister de l'intérieur au travail d'une équipe de scientifiques et y collaborer.

Nous avons pu développer nos connaissances dans des domaines variés : biologie, anatomie, médecine et élargir notre culture scientifique.

Il nous a été permis de mettre en pratique des connaissances informatiques dans le domaine de la biologie, ce qui nous a montré comment notre domaine de spécialité pouvait s'articuler avec d'autres disciplines pour collaborer de façon fructueuse.

Il est intéressant de voir qu'il est possible de faire des découvertes dans le domaine biologique par une analyse raisonnée des modèles, et ce sans forcément posséder un savoir important sur la question.

CHAPITRE 8

PERSPECTIVES

Il est maintenant temps d'aborder le travail qu'il reste à accomplir et les perspectives pour de futurs développements de notre modèle.

Il nous faut tout d'abord finaliser l'implémentation du modèle. Une fois le modèle fini, nous pourrons effectuer diverses expérimentations afin de vérifier s'il se comporte de façon convenable. Ceci nous permettra d'analyser les résultats obtenus et d'en faire la critique.

Une fois le modèle validé nous pourrons peu à peu y ajouter diverses fonctionnalités. Il sera par exemple possible d'ajouter un module ganglions de la base pour permettre la sélection de cibles, ou encore d'ajouter des modules de mémorisation de cibles à plus ou moins long terme.

Comme nous l'avons vu, le cervelet, dans le modèle de Quaia, corrige à la volée les saccades et participe à la compensation de la variabilité générale du système. L'un des autres rôles attribués au cervelet, est un rôle de calibration à long terme du système qui vise à corriger les imprécisions de trajectoire dues au vieillissement (changement de la viscosité de l'oeil...). Il pourrait donc être intéressant de modéliser cet apprentissage à long terme dans notre système, afin de vérifier si le cervelet peut jouer ce double rôle et si oui comment.

Il serait intéressant d'implémenter un modèle unifiant et mettant à jour les modèles passés. Il s'agirait d'un modèle qui implémenterait toutes les connaissances retenues à ce jour et qui garderait le meilleur de tous les modèles passés.

Nous pourrons également tester notre modèle sur un robot prévu à cet effet, il est en effet toujours intéressant de voir comment il pourrait se comporter en pratique.

Annexes

BIBLIOGRAPHIE

- [Arb92] P.F. Dominey M.A. Arbib. A cortico-subcortical model for generation of spatially accurate sequential saccades. 1992.
- [Ber04a] B. Girard A. Berthoz. Review of computational models of saccade generation. 2004.
- [Ber04b] C. Wardak JR Duhamel MH Grosbras E. Lobel A. Berthoz. Contrôle du mouvement du regard. *Médecine / Sciences*, 2004.
- [Kaw00] O. Hikosaka Y. Takikawa R. Kawagoe. Role of the basal ganglia in the control of purposive saccadic eye movements. 2000.
- [Mos93] A. K. Moschovakis. Neural network simulations of the primate oculomotor system. 1993.
- [Opt98] C. Quaia P.Lefèvre L.M. Optican. Distributed model of control of saccades by superior colliculus and cerebellum. 1998.
- [Opt99] C. Quaia P.Lefèvre L.M. Optican. Model of the control of saccades by superior colliculus and cerebellum. 1999.
- [Wur98] C. Quaia H. Aizawa L.M. Optican R. H. Wurtz. Reversible inactivation of monkey superior colliculus. 1998.

GLOSSAIRE

- BG** Ganglions de la base
- BN** Burst cells
- BUN** Build up cells
- CBLM** Cervelet
- DLPFC** Cortex préfrontal dorsolateral
- EBN** Excitatory Burst Neurons
- FEF** Champs oculaire frontal
- FOR** Fastigial nucleus Oculomotor Region
- FX, FN** Cellules de fixation
- IBN** Inhibitory Burst Neurons
- IO** Olive inférieure
- LIP** Lateral Intraparietal Area
- MLBN** Medium Lead Burst Neurons
- OPN** Omnipause Neurons
- NRTP** Nucleus Reticularis Tegmenti Pontis
- PFC** Cortex prefrontal
- PPC** Cortex parietal postérieur
- QV** Cellules quasi-visuelles
- SC** Colliculus Supérieur
- SEF** Champs oculaire supplémentaire
- SG** Générateur de saccade
- SNr** Substance noire
- RVO** Réflexe vestibulo-oculaire
- VC** Cortex visuel

TABLE DES FIGURES

3.1	Alain Berthoz	5
5.1	Structures principales mises en jeu dans les saccades oculaires (cerveau du macaque)	12
5.2	Corrélation entre coordonnées polaires dans l'espace visuel et coordonnées cartésiennes dans le SC du primate. (Optican 1995)	16
5.3	Illustration du principe des collines mouvantes	18
5.4	Modèle SACCART d'une intégration multisensorielle du SC	20
5.5	Modèle de Gancarz et Grossberg 1999	23
5.6	La désinhibition, un mécanisme clé du contrôle du BG sur les saccades. (Hikosaka)	24
6.1	Différentes structures mises en jeu dans le modèle	29
6.2	Organisation des connexions (trait plein : excitateur, trait hachuré : inhibiteur)	30
6.3	Intéraction des différents composants	31
6.4	FEF, saccade en (2, 1)	32
6.5	Illustration de la méthode d'Euler	36