

Autonomia del soggetto dell'attività mentale: aspetti indotti.^a

Renzo Beltrame^b

Nello scorso numero dei WP [Beltrame, 2009b] ho cercato di delimitare al massimo le conseguenze di ordine metodologico sollevate da un'antitesi tra considerare il soggetto arbitro di eseguire o non eseguire una sua attività, e considerarne invece l'attività causata da altre attività. Il secondo approccio, come sottolineato, caratterizza la fisica moderna, nel senso che i cambiamenti di una cosa fisica sono sempre pensati causati da un'altra, diversa cosa fisica.¹

Qui vorrei discutere alcuni aspetti che a me sembrano indotti dalla compresenza dei due approcci nello studio dell'attività umana. Trattandosi di una compresenza con conseguenze assai ramificate e su cui vi è una letteratura vastissima, la discussione sarà limitata, come nello scorso intervento, ad alcune situazioni molto tecniche di attinenza allo studio del mentale.

L'accento sarà posto sull'opportunità di evitare alcune conseguenze di tale commistione la cui negatività diventa particolarmente evidente quando si passa da un approccio puramente descrittivo, dove ciò che si descrive è dato per accaduto, ad un approccio predittivo, dove il nodo centrale diventano le condizioni dell'accadere di qualcosa.

Mi avvarrò di alcuni spunti offerti da un recente numero tematico di *Current Opinion in Neurobiology* dedicato ai sistemi sensoriali [Vosshall and Carandini, 2009], utilizzando solo alcuni dei molti temi trattati.

Un primo tema di riflessione è suggerito dall'ipotesi della presenza di sinergie a livello muscolare nella realizzazione di comportamenti motori complessi.² Questa ipotesi, che può venir ricondotta ad un lavoro di Sherrington [Sherrington, 1910], viene attualmente formulata in termini di gruppi di muscoli che vengono attivati secondo mutui rapporti fissi. È poi uso distinguere tra sinergie nelle quali tutti i muscoli componenti sono attivati insieme, e sinergie nelle quali i muscoli componenti sono attivati secondo un determinato schema temporale.

Motivazioni e interpretazioni associate all'ipotesi di sinergie a livello muscolare³ si trovano impiegate all'interno di due problematiche concettualmente distinte.

A livello descrittivo la nozione di sinergia viene impiegata per ottenere una caratterizzazione ragionevolmente approssimata dei comportamenti motori utilizzando un numero di parametri notevolmente inferiore a quello richiesto da caratterizzazioni che mettano in gioco analiticamente il funzionamento delle decine di muscoli e migliaia di motoneuroni che vi sono coinvolti.

A sua volta, la possibilità di ottenere comportamenti motori complessi usando combinazioni di sinergie muscolari è stata esplorata impiegando modelli biomeccanici.⁴ Si viene così ad affrontare l'altra problematica: in quale misura la nozione di sinergia a livello muscolare sia adatta a descrivere, oltre che l'output motorio osservato, la dinamica della sua realizzazione nell'architettura biologica considerata⁵.

Anche un esempio molto schematico dà subito l'idea della distanza che può sussistere tra queste due problematiche, e quindi del fatto che esse non possono venir fuse semplicisticamente.

Nello studio della dinamica di un sistema, l'individuazione di direzioni principali, direzioni cioè per le quali gli effetti di un'azione si manifestano soltanto nella direzione in cui questa agisce, sono buone candidate per definire versori di un sistema di riferimento entro tale spazio.

È poi materia di esperimento stabilire in che misura sia soltanto locale la descrizione di una generica azione come combinazione lineare di sue componenti secondo le direzioni principali individuate: quanto sia, cioè, estendibile la linearizzazione proposta a situazioni diverse da quelle prese in esame per ricavarla.

Se, ad esempio, si propone una sinergia per il camminare resta poi da verificare in quale misu-

^aMethodologia Online [http://www.methodologia.it] - Working Papers - WP 233 - Febbraio 2010

^bNational Research Council of Italy - Pisa Research Area - Via Moruzzi 1, 56124 PISA - Italy

ra si espliciti identica quando camminiamo su terreno liscio oppure su terreni accidentati, in piano piuttosto che in salita, oppure in discesa, e così via.

L'approccio con un motore per direzione principale può risultare conveniente per realizzare protesi seguendo la filosofia prevalente nella tecnica attuale: privilegiando cioè un impianto concettuale ad organi dal funzionamento sempre uguale, e con un numero molto limitato di interazioni.

Va però sottolineato che, anche dove la linearizzazione è applicabile, i motori che realizzano la relativa dinamica in un'architettura fisica, e in particolare in un'architettura biologica, non hanno alcun dovere di essere soltanto uno per direzione principale, e disgiunti.

Questa considerazione, supportata dall'anatomia nel caso dei sistemi biologici, spiega perché in letteratura si trovino correzioni spesso profonde, o addirittura si abbandoni l'idea che le sinergie abbiano come controparte un'organizzazione rigida che ne comporti l'impiego su base on/off.

Ne esce però indebolita la portata teorica dell'idea di sinergie a livello muscolare per descrivere la maniera secondo la quale i comportamenti motori vengono realizzati nell'architettura biologica.

Anticipando un aspetto che la discussione metterà in luce, si vedrà che l'idea di sinergia tende a restare confinata ad una descrizione dei comportamenti motori per composizione di funzioni e a venire espunta dalle descrizioni dei funzionamenti che li realizzano.

Penso possa essere vista in questa direzione la diversa interpretazione, presente in letteratura, che le sinergie riflettano piuttosto vincoli a cui va soggetta la realizzazione del comportamento motorio in questione.⁶

L'interpretazione riflette un aspetto assai generale della dinamica di un sistema fisico su cui è interessante soffermarci; tuttavia in maniera estremamente sintetica, perché anche sulla dinamica dei sistemi fisici esiste una letteratura assai ricca e articolata.

Come più volte ricordato, il momento Galileo-Newton segna anche il passaggio, in meccanica, a una concezione secondo cui le forze cambiano processi.⁷ Esse cambiano cioè la successione nel tempo delle configurazioni attraversate dal sistema fisico rispetto a quella che esso seguirebbe se non fosse intervenuta l'azione in questione.

In assenza di azioni, il sistema è perciò pensato seguire un particolare tipo di processo: quello in cui la configurazione del sistema continua a variare allo stesso modo in rapidità, direzione di evoluzione e verso: matematicamente, con la stesso vettore velocità nello spazio delle configurazioni.⁸ Per estensione dalla meccanica, possiamo chiamare inerziali i processi di questo tipo.

Seguendo questo approccio un'architettura biologica considerata come sistema fisico va pensata esibire sempre un processo in atto. E i suoi stati vanno pensati come configurazioni che vengono attraversate con una certa velocità, e non come una sequenza di arresti e ripartenze.

Come si è ricordato all'inizio, vi è anche la decisione di considerare i cambiamenti di una cosa fisica causati sempre da un'altra cosa fisica, per cui diventa elementare l'interazione, e non l'azione. E la decisione porta ad escludere che il soggetto sia considerato arbitro del fare o non fare una propria azione.

A sua volta un'interazione elementare, nella sua forma paradigmatica, è definibile come un'interazione binaria, cioè tra due interagenti, che può avere diversa intensità, e per la quale vale il principio di azione/reazione.⁹

Dal principio di azione/reazione discende che il costituirsi di un'interazione comporta un modificarsi dei processi in atto per i due interagenti, cosicché entrambi seguono dopo l'interazione processi diversi da quelli che seguivano prima dell'interazione.¹⁰ Le diversità possono riguardare sia la rapidità con cui si susseguono le configurazioni attraversate, sia la successione di queste; di solito entrambe.

Quindi le interazioni che si considerano elementari possano essere anche pensate come vincoli rispetto a ciò che potrà succedere in seguito, perché ne modificano il contesto entro cui accade.

Se, come quasi sempre accade, il sistema contiene altri elementi, il verificarsi di un'interazione in un dato posto e momento influirà pure sulle interazioni successive entro il sistema.¹¹

Le sinergie a livello muscolare sono individuate distinguendo processi parziali nel processo cor-

rente, componendone catene, e considerando il resto del processo globale come contesto di queste.

Nel comporre queste catene si può decidere di dare loro estensione temporale e di privilegiare nelle interazioni elementari che le compongono una delle due direzioni. Con riferimento al sistema nervoso centrale, queste catene sono spesso organizzate anche secondo gerarchie top-down, e si parla di catene o vie afferenti, oppure bottom-up, e si parla di catene o vie efferenti.

Quando si hanno catene di interazioni elementari l'applicabilità alla catena dell'idea che le azioni fisiche possano essere pensate riflettere vincoli rispetto a ciò che potrà succedere in seguito, va verificata. Infatti, interazioni che intervengono successivamente potrebbero riportare elementi della catena, o l'intera catena, nella loro primitiva condizione. E per le sinergie, che sono pensate inserite in un anello, si parla giustamente di ipotesi.

In questo quadro, il proporre che le sinergie riflettano vincoli può venir legato al fatto che ogni processo studiato può mostrare effetti sinergici o inibenti su altri processi. In una descrizione per funzioni questo porta a pensare che una funzione si realizzi per l'effetto combinato dei suoi motori e dell'inibizione che il suo realizzarsi esercita su altre possibili funzioni.

Sistemi disomogenei, anisotropi, e aperti a scambi con il loro ambiente, come sono descritti i sistemi biologici agli usuali livelli di dettaglio, richiedono descrizioni assai ricche e articolate per precisare questi aspetti delle interazioni che vi occorrono. E la discussione generale svolta in precedenza, ci avverte dei rischi di non avere ben presente lo schema ad interazioni elementari.

Differenze nella realizzazione di uno stesso comportamento motorio sono proposte in letteratura anche come effetti di un controllo efficiente piuttosto che come errori, e si parla di ipotesi del minimo intervento.¹²

Sono inoltre proposti comportamenti motori che si spiegano male introducendo sinergie, e per i quali risulta preferibile uno schema in cui il contesto fa sì che il movimento si costituisca passo passo per attivazione dei singoli muscoli da parte del sistema nervoso centrale.¹³ E la cosa ha importanti risvolti metodologici, perché impedisce di usare la sinergia come se fosse un organo anatomico, riproponendo una concezione organicistica dell'architettura biologica con le ben note difficoltà a modellare l'apprendimento.

Sul piano metodologico resta comunque aperto il problema che l'idea di sinergia, e più in generale la nozione di comando, non venga usata per mascherare l'assenza di uno studio delle cause fisiche di un comportamento motorio intese come cause di determinati funzionamenti dell'architettura biologica pensata come sistema fisico.

L'arresto ad una causa di tipo psichico, ad esempio un'emozione o un sentimento nei confronti di qualcuno, oppure di tipo mentale, ad esempio un atto volontario, sono esempi di una semplificazione che va rimossa traducendoli in funzionamenti dell'architettura biologica. Il non rimuoverla equivale ad introdurre un soggetto autonomo di attività psichica e mentale, quindi arbitro del fare o non fare un'attività fisica.

L'uso della nozione di comando, di un muscolo o di una sinergia muscolare, mostra a sua volta un altro possibile modo di arrestare la catena delle cause: evitando di descrivere che cosa induce l'attività fisica corrispondente alla realizzazione di quel comando.

Si può infatti pensare sintetico quanto si vuole il processo fisico con cui si realizza una sinergia o un comando, ma questo non esime dalla necessità di descrivere quali processi lo promuovano e quali modifiche la sua occorrenza induca sui processi correnti. E l'arresto su una nozione di intervento ottimale può nascondere addirittura un anello di interazioni.

Questa esigenza è poi sistematicamente presente quando lo studio della dinamica di un sistema è appoggiato ad una descrizione per funzioni della sua attività. In questi casi occorre anche precisare, per ognuna delle funzioni invocate, in quale misura essa venga realizzata in un unico modo. Ma questo è di solito più laborioso che determinare le interazioni che ne inducono il relativo funzionamento.

La problematica è del resto ben esemplificata da una posizione che attraversa in diversa misura tutte le ipotesi presentate in precedenza. La richiamo nella forma (*Bernstein problem*) con cui viene spesso indicata.

«.. Bernstein [Bernstein, 1967] observed that a motor goal can be successfully reached although each attempt to reach this goal has unique, nonrepetitive characteristics. To succeed in this daunting control task, powerful mechanisms should be at work in brain circuits. Their properties should encompass the capacity: 1. to reach a goal with little error and small energy expenditure, i.e. to choose an appropriate set of motor commands among an infinite number of solutions (degrees-of-freedom problem); 2. to face deterministic (e.g. change in goal, force applied on the moving limb) and stochastic (e.g. noise in motor commands) perturbations (variability problem).»
[Guigon et al., 2008, p.57]

In questo tipo di approccio, il primo, e fondamentale, problema è posto dal termine *goal*, perché va precisato quali processi fisici in atto nell'architettura biologica, o quali loro parametri, caratterizzino un movimento per raggiungere uno scopo. Una caratterizzazione di cui gli esperimenti preciseranno di volta in volta il livello di generalità.

Tale caratterizzazione ha almeno tre aspetti essenziali. Il primo, più immediatamente evidente, è dato dai funzionamenti che realizzano l'attività mentale con cui il soggetto si anticipa il movimento. Il secondo è costituito dai funzionamenti che fanno passare dal movimento come pensato a quel movimento come attività fisica. Il terzo dai funzionamenti che mantengono attivo il fare quel movimento.

Del primo aspetto per il quale sembra di poter attingere a piene mani nei lavori della Scuola Operativa Italiana, si è visto che occorre spingere lo studio dei funzionamenti che lo realizzano sino a spiegare come e quando questi inducano i funzionamenti che realizzano quel movimento come attività fisica. Vi sono casi, infatti, in cui il movimento mentalmente anticipato entra a costituire un pensiero, senza che si passi a realizzarlo come attività fisica. E queste sono semplicemente alcune delle alternative possibili.

Come si è ripetutamente osservato, si vuole sistematicamente una catena di processi fisici, per cui non può venir introdotto un soggetto arbitro che decide di fare là dove non si sono individuati i necessari processi fisici.

In questa forma, infatti, la scorciatoia nasconde l'errore metodologico inverso di quello indicato come *fisicalismo* nei lavori della Scuola Operativa Italiana: far agire cioè il mentale sul fisico senza l'intermediazione dell'attività fisica con cui il mentale viene realizzato nell'architettura biologica.

In linea di principio l'approccio in termini di processi fisici non ha alcun carattere riduttivo rispetto alla ricchezza di comportamenti che ci propone la fenomenologia. Due elementi concorrono a ricostituire tale ricchezza: il numero, elevatissimo, di interazioni a cui è aperta l'architettura biologica dei mammiferi e dell'uomo in particolare, la quantità, forse ancora più elevata, di cambiamenti locali che i funzionamenti inducono al substrato materiale di tale architettura.

Un esempio in cui la catena di processi fisici è ragionevolmente conosciuta ci è offerto dai funzionamenti attraverso cui si realizza il comportamento adattivo che la chemiotassi assume in batteri come l'*E. coli* (si veda ad esempio [Alberts et al., 1994, pp.773-778], oppure la voce *Chemiotassi* su Wikipedia) Si tratta di un esempio semplice, perché si riferisce ad organismi monocellulari, e dove una catena di interazioni elementari corta porta ad un funzionamento qualitativamente stereotipo, ma adattivo per il variare di un aspetto quantitativo. Pur nella sua semplicità, l'esempio contiene molti degli ingredienti funzionali che permettono di immaginare sistemi con comportamenti di varia ricchezza.¹⁴

Una conferma dell'approccio qui delineato viene da un secondo tema di riflessione, suggerito da una rassegna di studi che confrontano l'attività di una stessa popolazione di neuroni in presenza di stimoli esterni e in totale assenza degli stessi [Ringach, 2009]. Un'attività, in questo secondo caso, qualificata come spontanea.

La popolazione di neuroni a cui si fa più spesso riferimento è quella che interviene nello strato V1 della corteccia visiva quando si presentano all'animale, tipicamente un macaco, griglie sinusoidali diversamente orientate [Ringach, 2009, p.441].

Un primo aspetto di interesse è il carattere non caotico, ma strutturato nello spazio e nel tempo,

dell'attività di queste regioni sia in presenza che in assenza di stimoli specifici.¹⁵ Un'ipotesi esplicativa avanzata in letteratura è che le attività in questione riflettano la connettività, anatomica e funzionale, della rete neuronale dello strato corticale coinvolto.¹⁶

I caratteri strutturali dell'attività comuni ai due casi sono poi ricondotti all'ipotesi che la stimolazione esterna interagisca con l'attività in corso suscitando un'attività che porta ad una situazione stazionaria.¹⁷ La somiglianza tra le due attività è quindi ricondotta al fatto che, dal punto di vista della dinamica del sistema, entrambe descrivano situazioni stazionarie.

Le due ipotesi possono venire a mio avviso unificate quando si tenga presente l'approccio della fisica delineato in precedenza.

I processi a cui va soggetta la popolazione di neuroni in assenza di stimoli visivi possono essere pensati abbastanza vicini a processi inerziali.

In senso stretto non lo sono, non fosse altro perché sulla terra agisce con continuità una sensibile forza gravitazionale; e dei suoi effetti bisogna tenere conto. I risultati sperimentali proposti fanno tuttavia pensare che i processi in questione approssimino processi inerziali. Tendono infatti a variare poco tra una stimolazione e l'altra: a comportarsi, cioè, come processi stazionari. E tendono a riflettere la situazione in cui li ha lasciati la stimolazione, cioè l'interazione appena cessata. Due caratteri tipici dei processi inerziali

La variabilità riscontrata al ripetersi di una medesima stimolazione¹⁷ è a sua volta riconducibile al fatto che la stimolazione fa cambiare un'attività corrente che può essere di volta in volta diversa, per cui sono anche diversi i processi che il sistema segue a fine interazione. Vi sono poi effetti di memoria di medio/lungo periodo che sono caratteristici del materiale biologico.¹⁸

Vi è inoltre l'osservazione che l'attività spontanea corrente influisce su successivi compiti legati a una stimolazione visiva di questa popolazione di neuroni.¹⁹

Anche questi aspetti sono riconducibili all'approccio discusso in precedenza secondo cui le interazioni sono pensate modificare il processo corrente. A fine interazione il processo modificato diventa il nuovo processo, inerziale, corrente, che è anche il contesto entro cui opererà una successiva interazione. Non si ha quindi un semplice cambiamento di stato, ma un cambiamento della successione di stati che il sistema tenderà a seguire: quindi un cambiamento di direzione nell'evoluzione del sistema considerato.

Rientra in questo schema pure il dato sperimentale che stimolazioni di diversa intensità inducano funzionamenti molto diversi.²⁰ Un'interazione molto forte può infatti indurre un notevole cambiamento nella direzione di evoluzione, e indurre quindi processi qualitativamente molto diversi.

Lo schema interpretativo proposto trova immediata evidenza fenomenologica dove sono trascurabili le interazioni tra un elemento e i suoi vicini: quindi in architetture molto rade, in materiali poco densi. Quando, come nelle architetture biologiche, questo non è vero occorre sovrapporre al quadro delineato in precedenza gli effetti delle interazioni tra i vari elementi dell'architettura biologica considerata.

Tuttavia, l'effetto di queste interazioni, che insorgono già in presenza di gradienti, di velocità, di concentrazione, etc., è quello di ridurre la durata dei processi inerziali tra un'interazione e l'altra: globalmente, una minore probabilità di incontrare processi stazionari di una certa durata.

Concluderei questa nota sottolineando l'opportunità che i caratteri del sistema su cui si fonda la sua dinamica vengano considerati per programma costitutivi. Nel continuo questo è indotto dalla stessità implicita nella nozione di continuo che porta ad attribuire gli stessi caratteri ad ogni punto e momento, e a descrivere le diversità tramite differenze quantitative, assegnando cioè valori diversi alle grandezze fisiche che individuano tali caratteri. Nel discreto va fatto programmaticamente, altrimenti le deduzioni e gli esperimenti tendono ad originare una miriade di casi diversi.

Ma il ragionare per caratteri costitutivi, per processi e loro cambiamenti, e quindi anche per direzioni di evoluzione e loro cambiamenti, porta a privilegiare tecniche sperimentali che registrino il variare nel tempo delle grandezze misurate. Diventa quindi più facile riconsiderare secondo questo approccio esperimenti, come quelli che stanno alla base delle rassegne prese in esame, che utilizzano

in maniera massiccia questo tipo di tecniche.

Da questo punto di vista le rassegne citate mostrano un quadro abbastanza variegato, dove permangono descrizioni che mescolano funzioni e funzionamenti, soprattutto a livello di cause moventi, sino ad indulgere ad un soggetto pensato arbitro del fare o non fare le sue attività. Vanno però facendosi strada, e in modo abbastanza pervasivo, descrizioni e dinamiche che mettono in gioco soltanto funzionamenti, e che impiegano sempre più estesamente l'approccio mutuato dalla fisica di cui si è discusso, con riferimento al mentale, in diversi precedenti interventi [Beltrame, 1999, 2005, 2007a,b, 2008a,b, 2009a].

Note

¹ Come ricordato in precedenti interventi, la scelta è presente in maniera molto esplicita a partire da Eulero: «*Corpus absolute quiescens perpetuo in quiete perseverare debet, nisi a causa externa ad motum sollicitetur*» [Euler, 1763]. E nel testo di fisica del Feynman è detto esplicitamente che su un corpo fisico « ... *the force is equal to zero unless some physical body is present.*» [Feynman et al., 1963, Vol. I.1, p.12-1].

² A clear, concise characterization of muscle synergies is:

«*Dating at least back to the work of Sherrington, several researchers have proposed that the CNS produces movement by combining small groups of muscles [Sherrington, 1910; Grillner, 1985; Ting and McKay, 2007; Ting, 2007; Lee, 1984; Giszter et al., 2007; Tresch et al., 2002; Bizzi et al., 2002; Gentner and Classen, 2006; McCrea and Rybak, 2008]. This hypothesis has been formulated in several different ways, but has been most recently expressed in terms of a group of muscles, also referred to as a muscle synergy, activated in a fixed balance. In this hypothesis, behavior results from the simple (usually linear in current formulations) combination of these synergies. In addition, these synergies come in a few different flavors [d'Avella and Bizzi, 2005]. In 'synchronous synergies', no temporal delay is allowed between different muscles — if a synergy is activated at a given time, all muscles within that synergy are active. In 'timevarying synergies', there is both a spatial component — the balance of activations across the muscles — and a temporal component. Each muscle in a timevarying synergy has a fixed temporal profile which allows for delays between muscles within the same synergy.*» [Tresch and Jarc, 2009, p.1]

³ Motivations and interpretation given for the muscle synergies hypothesis are well summarized by this long citation.

«*Commonly, muscle synergies are suggested as a solution to the degrees of freedom problem faced in motor control: instead of having to control many thousands of motor units or dozens of muscles, using muscle synergies the CNS can produce behavior by the control of a much smaller number of variables [Tresch et al., 1999; Ting and McKay, 2007; d'Avella et al., 2003; Bizzi et al., 2002]. Related to this interpretation, others have suggested that muscle synergies provide a way for the CNS to bootstrap complex problems of optimal control; by identifying a task relevant subspace of control variables, the potentially difficult problems of optimization would be minimized [Giszter et al., 2007; Chhabra and Jacobs, 2006; Sanger, 1994]. Another interpretation of muscle synergies is that they provide a translation between task level goals (e.g. stabilizing the center of mass) and execution level commands (e.g. activation of individual muscles) that are necessary to accomplish those goals [Ting and McKay, 2007]. In this interpretation, synergies identify the relevant muscle groupings that, when activated together, allow for simplified control of particular biomechanical features of the limb (such as the global limb angle or orientation). This interpretation places muscle synergies as part of a hierarchical control strategy [Loeb et al., 1999; Lockhart and Ting, 2007], providing a means of organizing both complex motor control variables and sensory feedback so that they can be controlled and interpreted in a task relevant manner. Finally, a different explanation for muscle synergies is that they reflect a relatively primitive solution to motor coordination implemented by phylogenetically 'older' neural systems, such as those in the spinal cord [Giszter et al., 2007; Hart and Giszter, 2004; Tresch et al., 2002]. These solutions might be re-expressed when these systems are isolated (e.g. following stroke [Dipietro et al., 2007; Cruz and Dhaher, 2008]) or when the behavioral demands faced by the intact CNS are directly addressed by these more primitive solutions. In other cases the CNS might work to suppress these more primitive solutions, breaking apart their coordinative structures or bypassing them in order to express more precisely adaptive behaviors [Hart and Giszter, 2004; Drew et al., 2008; Tresch et al., 2002].*» [Tresch and Jarc, 2009, p.1]

In the discussion, we will use the term dynamics to mean a process description that also includes its motors. Instead we will use the term kinetics to mean a description that does not include the process motors. A predictive approach clearly requires dynamics.

⁴ The Tresch's review cites recent studies that have addressed the predictive aspect of the problem: that is, how complex motor behaviors could be produced by using combinations of muscle synergies.

«*Three recent studies [Berniker et al., 2009; Neptune et al., 2009; Kargo et al., 2009] have addressed the efficacy of motor control based on muscle synergies. These studies used biomechanical models to demonstrate that complex behaviors could be produced effectively using combinations of muscle synergies. The first study [Neptune et al., 2009] initially identified muscle synergies from humans during normal locomotion using the statistical methods described previously, and then used these synergies to activate the muscles in a complex biomechanical model of human walking. They demonstrated that these experimentally identified synergies were able to produce realistic locomotion in their biomechanical model, suggesting that synergies could be used effectively for control. A similar conclusion was reached in another recent study [Berniker et al., 2009]. This study postulated that muscle synergies should be chosen as those that are most effective at controlling the significant task relevant dynamics of the limb. Using this principle, a set of muscle synergies was identified and it was found that these synergies could then be used to produce effective motor control, albeit for a relatively simple task.*» [Tresch and Jarc, 2009, pp.3-4]

When we project prostheses, the minimum number of joints and motors that realize a class of movements is technically an

optimal solution. However, it is only matter of experiment to conclude that a biological architecture shows such a kind of solution. And other experiments, that the review will cite, really question the general validity of this thesis.

⁵ Seguendo una consuetudine invalsa in fisica classica, dinamica è intesa qui come la descrizione di un processo che comprenda anche i suoi motori. Una descrizione dello svolgersi di un processo che prescindendo dai suoi motori sarà indicata cinetica.

⁶ The experiments supporting the muscle synergy hypothesis also admit as different interpretation that they reflect task constraints.

« Other studies have used a more direct examination of muscle activations to identify and analyze muscle synergies, thereby avoiding the more indirect statistical analyses [Kargo and Giszter, 2000; Krouchev et al., 2006]. Key to this approach is examining EMGs recorded under a rich enough range of behavioral conditions: the wider the range of behavioral conditions that can be explained by muscle synergies, the more support there is for such an explanation. In fact, one of the main critiques of experiments supporting the muscle synergy hypothesis is that they reflect task constraints rather than reflecting a neural control strategy [Kutch et al., 2008; Kurtzer et al., 2006; Valero-Cuevas et al., 2009]. In this critique, the ability of muscle synergies to explain a behavior reflects the fact that there are only a few ways that a task can be successfully performed, once all the task constraints are fully accounted for.» [Tresch and Jarc, 2009, p.2]

Here, we meet a general aspect of the dynamics of a physical system. In modern physics, an elementary action is thought to change the current inertial process, and to leave the system in a different inertial process. A next action therefore acts in a context that depends on the previous actions, and these actions can be thought to induce constraints on the current one. When we describe the effects of a chain of interactions, we can apply this point of view freely. When we instead predict these effects, we have to check that no further interaction interrupts our chain. Furthermore, the Newton's law of reciprocal actions states that interaction is elementary, and we can distinguish an action only as a part of an interaction. The previous conclusions thus apply to both the interacting elements, and we must remember this fact when we consider a chain of interactions.

⁷ Le forze vengono infatti considerate indurre accelerazioni e, più in generale, cambiamenti della quantità di moto.

⁸ Il fatto che il sistema rimanga nella stessa configurazione non è quindi pensato come assenza di processo, ma come il particolare processo in cui si ha una successione nel tempo di uguali configurazioni.

⁹ Può risultare infatti illuminante collegare l'idea di interazione elementare al principio di azione/reazione. Tale principio ha un fondamento intuitivo di esperienza quotidiana nell'azione a contatto: quando si spinge un oggetto fermo rispetto a noi si esercita la forza che questo è in grado di assorbire stando fermo, poi ci si muove con lui. La presenza della gravità e gli attriti col terreno che intervengono nella situazione descritta, hanno fatto però preferire come paradigmatica una situazione più semplice. Infatti, se si compie la medesima operazione in orbita extraterrestre, noi e l'oggetto ci si trova a muoversi in direzioni opposte con velocità inversamente proporzionali alle rispettive masse, e il distacco pone termine alla possibilità di esercitare la forza. Ed è questo il tipo di situazioni che induce a definire l'interazione elementare con i caratteri proposti nel testo. In particolare è immediato che l'interazione elementare risulti non interrompibile, per cui un suo ripresentarsi, anche identica, dopo un'interruzione, è considerato iterazione e non ripresa.

¹⁰ Le interazioni sono pensate modificare in maniera context-free il processo in atto là dove sono pensate agire. Le configurazioni attraversate successivamente dal sistema cambiano poi in una maniera che dipende dall'interazione e dal processo corrente: quindi in maniera context-dependent.

¹¹ Un'illustrazione abbastanza semplice di questo fatto ci è offerta dall'esempio, usato in una delle note precedenti, dello spingere un oggetto fermo rispetto a noi in orbita extraterrestre. Noi e l'oggetto muovendoci in direzioni opposte possiamo andare ad urtare altri oggetti, originando nuove interazioni. Spesso si presenta la cosa come propagazione di un'interazione, ma la terminologia non rende esplicito che l'unico effetto indotto da un'interazione è il modificare i processi, nel caso più semplice inerziali, cui erano soggetti gli interagenti, lasciandoli di nuovo in processi inerziali differenti. Tutto il resto è cosa che dipende dall'ambiente in cui si trovano gli interagenti: nell'esempio se, dove, e chi vanno ad urtare. Pertanto non è corretto proporre banalmente un unico modo di propagarsi dell'interazione. Si tenga poi presente che l'applicazione del principio di azione/reazione all'interazione a distanza ingenera paradossi, per cui occorre impiegare schemi più complessi: le teorie quantistiche del campo.

¹² The minimum intervention hypothesis interprets the variability in task performance as reflecting efficient control.

«One recent trend in studies in motor control has been a re-examination of noise and variability in task performance [Todorov and Jordan, 2002; Latash et al., 2007; Scholz and Shoner, 1999; Liu and Todorov, 2007]. Rather than treat this variability as reflecting 'errors' because of poor planning or control, these more recent studies consider this variability as reflecting efficient control, with the CNS only correcting for variability which prevents the accomplishment of task goals. ... This hypothesis, referred to as the 'uncontrolled manifold' [Scholz and Shoner, 1999] or 'minimum intervention' hypothesis [Valero-Cuevas et al., 2009] and closely related to optimal feedback control [Todorov and Jordan, 2002], in some ways stands in contrast to the muscle synergy hypothesis. In the uncontrolled manifold hypothesis, the problem for the CNS is not in reducing the degrees of freedom, but in identifying those degrees of freedom which are task relevant and those which are not. Having excess degrees of freedom implies that the CNS is more likely to be able to use degrees of freedom which align well with the task demands than if the degrees of freedom were restricted: that is redundancy allows for flexibility.» [Tresch and Jarc, 2009, p.1]

The hypothesis poses a general problem. All the chain of moving causes has to be described by physical processes, and mental or psychological facts may be used only as shortcuts for the physical processes which realize them in a particular context. Otherwise we would propose a scheme in which non-physical fact are motors of physical changes: a way of reintroducing animism in physics. For instance, when a function is proposed as moving cause, we must know how to substitute it with the physical processes that induces the effect in the particular biological architecture to which we are referring the function. And the task may be very difficult in the case of a voluntary movement to reach a goal. In humanities, furthermore, subject is often considered to be arbiter of executing a voluntary movement and a great part of his cognitive activity. Psychology partially inherits this point of view, and we will introduce two contradictory viewpoints in a scheme that uses it together with the viewpoint of physics to describe the functioning of the biological architecture. A subject arbiter usually becomes an arrest in the chain of moving causes, and it may easy cover our ignorance about the functioning of the biological architecture in the particular case we are discussing.

¹³Recent experiments demonstrate that the control of individual muscles best explains the patterns of variability observed during some tasks:

«One recent study examined this minimum intervention hypothesis directly at the level of individual muscles and compared it to the muscle synergy hypothesis [Valero-Cuevas et al., 2009]. This study examined the structure of the within trial variability of finger motor control in humans during a force regulation task. The elegance of this study is that the experimenters were able to record from nearly every muscle which contributed to index finger force, thereby characterizing an accurate mapping between muscle activation and task performance. In support of the minimum intervention hypothesis, they demonstrated that people allowed for more variability in task irrelevant dimensions than in task relevant dimensions, providing a clear demonstration of the minimum intervention principle at the level of physiological variables. Further, they demonstrated using either PCA or ICA that it was unlikely that the muscle coordination patterns could be well explained as muscle synergies. ... Another recent paper also examined the variability in human finger control during force production tasks [Kutch et al., 2008]. Using a clever analysis, they effectively demonstrated that the patterns of variability observed during this task were best explained as reflecting the control of individual muscles, rather than muscle synergies. This was shown both experimentally and in computational analyses.» [Tresch and Jarc, 2009, p.3]

These experiments do not allow to treat synergies like anatomical organs, although they are thought to be constituted functionally, through learning processes.

¹⁴ The bacterium propels itself with the aid of flagella, and a typical trajectory has many characteristics of a random walk. The bacterium moves forward for a certain distance, then the course is abruptly altered by a process called tumbling. The average change of direction is about 60°. The chemical gradient is detected by a temporal sensing mechanism keeping track of concentration through time. When the chemical gradient of an attractant like a food source (sugar) decreases, or the chemical gradient of a repellent such as a toxin increases, a the tumbling frequency increases (tumbling, negative chemotaxis) and the bacterium motion changes direction more frequently. When, instead, the chemical gradient of an attractant increases, or the chemical gradient of a repellent decreases, a the tumbling frequency decreases (running, positive chemotaxis) and the bacterium motion changes direction less frequently. *E. coli* cells have several flagella (4-10 per cell typically). The counter-clockwise rotation of the flagella aligns them into a single rotating bundle, causing the bacterium to swim in a straight line. Clockwise rotation breaks the flagella bundle apart such that each flagellum points in a different direction, causing the bacterium to tumble in place. Finally, rotational diffusion does not allow the bacterium to swim in a straight line for more than a few seconds, and it is a further cause of periodic change of the swimming direction.

¹⁵ The thesis of an activity that is structured in space and time is supported by:

«.. a number of important properties of spontaneous activity in cortical populations: correlated neural activity can be observed across millimeters of cortex [Arieli et al., 1995; Ts'o et al., 1986] and across different time scales [Smith and Kohn, 2008; Kohn and Smith, 2005], the firing of individual cells can be related to the patterns of ongoing activity in its neighborhood [Tsodyks et al., 1999; Nauhaus et al., 2009], and the size of the fluctuations observed in the spontaneous population activity are of similar magnitude to those of the mean response to a high-contrast stimulus [Arieli et al., 1995; Chen et al., 2006].» [Ringach, 2009, p.439]

¹⁶ The following data are proposed to support the:

«... working hypothesis that the structure of spontaneous activity reflects the connectivity of the cortical network, and the rules by which neurons at different cortical location and with different preferences for stimulus attributes connect to each other [Ringach, 2003; Goldberg et al., 2004; Sporns and Kotter, 2004; Blumenfeld et al., 2006]. The presence of functional maps in primary visual cortex provides an ideal model to test this idea. It has been observed that when the spikes of a cell tuned to a particular orientation are used to trigger the averaging of the VSDI signal in its neighborhood, a pattern emerges highlighting cortical columns matching the orientation preference of the cell [Kohn and Smith, 2005]. This result is expected from a similar bias in lateral connectivity inferred from anatomical and spike crosscorrelation data [Ts'o et al., 1986; Bosking et al., 1997]. Interestingly, such patterns also emerge in the total absence of an external visual stimulus [Carandini and Ringach, 1997], as if the cortex were to be spontaneously 'hallucinating' a physical stimulus with a particular orientation [Ringach, 2003]. Theoretical studies have demonstrated that this behavior is expected from an underlying connectivity scheme where nearby cells with similar orientation preferences excite each other, while those with different orientation preferences inhibit each other

[Blumenfeld et al., 2006; Goldberg et al., 2004; Carandini and Ringach, 1997]. Similar connectivity analyses are now being attempted across cortical areas using BOLD signals [Vincent et al., 2007].» [Ringach, 2009, pp.439-440]

¹⁷ The following indications support the hypothesis that external stimulation interacts with ongoing activity.

«First, it has been shown that the variability of responses to repeated presentations of the same stimulus can be largely accounted by the ongoing activity present just before the onset of the stimulus [Arieli et al., 1996]. ... Second, external stimulation can lead to response patterns across the cortical population that are similar to those observed in the spontaneous regime, as if thalamic input were to trigger a set of stereotyped response patterns [MacLean et al., 2005; Cossart et al., 2003; Ikegaya et al., 2004]. Consistent with this notion of attractors, the cortical responses evoked by natural stimulation appear to be very similar to those observed spontaneously [Luczak et al., 2009; Fiser et al., 2004; Singh et al., 2008].» [Ringach, 2009, p.440]

The two hypotheses can be unified if we consider that these processes approximate inertial processes.

¹⁸ The following data show memory effects in this dynamics.

«.. the repetitive presentation of natural image sequences leads to activation patterns that are seen to repeat during spontaneous activity [Yao et al., 2007; Han et al., 2008], therefore leaving a memory trace in the network. The statistics of natural images may thus contribute to shape the local network interactions which, in turn, govern the intrinsic dynamics of cortical responses.» [Ringach, 2009, p.440]

According to the approach of physics, these memory phenomena are described as configuration changes on the biological architecture.

¹⁹ The following results may support a schema in which action changes the outgoing process and this process describes the local context in which the action occurs.

«Some studies have asked directly if spontaneous activity has a demonstrable perceptual consequence for the processing of external stimuli. In one such case, Super et al. presented monkeys with a difficult figure/ground detection task [Super et al., 2003]. In this task the same physical stimulus may be detected in some trials, but not perceived in others. They discovered that the likelihood of the animal detecting the stimulus correlated with the spontaneous level of activity in V1 before the stimulus presentation. In other words, the ability of the animal to detect the stimulus depended critically on the state of the cortex at the time of the presentation. In another study, monkeys' decisions in a motion detection task were correlated with the spontaneous activity of neurons in area LIP at the time of stimulus onset, and this correlation was present even in cases where the stimulus had no net motion [Shadlen and Newsome, 2001]. Direct contribution of spontaneous activity to intertrial variability in human behavior has also been shown by means of fMRI [Fox et al., 2007].» [Ringach, 2009, pp.440-442]

We can interpret also these data according to the idea that an interaction changes the current inertial process which the interacting elements undergo, and that the new inertial process becomes part of the context of a further interaction.

²⁰ The results of experiments which explore the effects of the stimulation strength are interpreted as showing that the interaction between the input and the ongoing cortical state depends on the strength of the feed-forward thalamic signals.

«The interaction between the input and the ongoing cortical state depends on the strength of the feed-forward thalamic signals [Smith and Kohn, 2008; Nauhaus et al., 2009; Lampl et al., 1999; Polat et al., 1998]. Strong sensory stimulation drives the cells in the network to de-correlate and respond largely to their local thalamic input. When the stimulus is weak, lateral interactions in the cortex have a substantial influence on the cortical responses [Nauhaus et al., 2009]. Cortical computation operates in a feed-forward regime for strong stimuli, relies on feedback and topdown signals for weak stimuli, and adopts an intermediate regime for moderate inputs [Nauhaus et al., 2009; Douglas and Martin, 2007]. Such adaptations occur locally at each retinotopic location, so that areas of the image with high contrast are processed in a feed-forward fashion, while areas of low-contrast rely more on contextual influences (driven by lateral interactions) and top-down predictions. The fact that large areas of natural images contain low-contrast signals [Chirimuuta et al., 2003] suggests that vast areas of primary visual cortex may rely on contextual information to generate an accurate representation of the sensory input.» [Ringach, 2009, p.440]

We again can interpret these results according to the idea that interaction changes the inertial process which the interacting things undergo: mathematically, the vector which describes the inertial process direction and speed into the configuration space. Usually, strong stimuli will cause strong changes in the direction on which the system is going as well. Clearly, experiments in which time sequences of the values of the observables are recorded, can be easier reinterpreted in this way.

Riferimenti

- B. Alberts, D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and J. Watson. *Molecular Biology of the Cell*. Garland Publishing, Inc., New York, third edition, 1994.
- A. Arieli, D. Shoham, R. Hildesheim, and A. Grinvald. Coherent spatiotemporal patterns of ongoing activity revealed by real-time optical imaging coupled with single-unit recording in the cat visual cortex. *J Neurophysiol*, 73(5):2072--93, 1995.
- A. Arieli, A. Sterkin, A. Grinvald, and A. Aertsen. Dynamics of ongoing activity: explanation of the large variability in evoked cortical responses. *Science*, 273(5283):1868--71, 1996.
- R. Beltrame. Integrating neurosciences and cognitive sciences. Methodological aspects. In *Scritti in memoria di Silvio Ceccato*, volume 7 of *Quaderni di Methodologia*, pages 61--120. 3S - Divisione Cultura e Scienze, Roma, 1999. ISBN 88-8313-021-9.
- R. Beltrame. Sull'apprendimento. *Methodologia Online - WP*, 177, April 2005. ISSN 1120-3854.
- R. Beltrame. Sulla memoria. Funzioni e operazioni. *Methodologia Online - WP*, 199, February 2007a. ISSN 1120-3854.
- R. Beltrame. Sulla dinamica dell'attività mentale. *Methodologia Online - WP*, 201, April 2007b. ISSN 1120-3854.
- R. Beltrame. Il modello proposto dalla Scuola Operativa Italiana e la realizzazione del mentale. *Methodologia Online - WP*, 217, October 2008a. ISSN 1120-3854.
- R. Beltrame. Sull'attenzione nel modello proposto dalla Scuola Operativa Italiana per l'attività mentale. *Methodologia Online - WP*, 218, November 2008b. ISSN 1120-3854.
- R. Beltrame. Aspetti contingenti nel modello proposto dalla Scuola Operativa Italiana per l'attività mentale. *Methodologia Online - WP*, 221, January 2009a. ISSN 1120-3854.
- R. Beltrame. Autonomia del soggetto dell'attività mentale: conseguenze metodologiche. *Methodologia Online - WP*, 230, November 2009b. ISSN 1120-3854.
- M. Berniker, A. Jarc, E. Bizzi, and M. C. Tresch. Simplified and effective motor control based on muscle synergies to exploit musculoskeletal dynamics. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 106(18):7601--6, 2009.
- N. Bernstein. *The coordination and regulation of movements*. Pergamon, London, 1967.
- E. Bizzi, A. D'Avella, P. Saltiel, and M. Tresch. Modular organization of spinal motor systems. *Neuroscientist*, 8(5):437--42, 2002.
- B. Blumenfeld, D. Bibitchkov, and M. Tsodyks. Neural network model of the primary visual cortex: from functional architecture to lateral connectivity and back. *J Comput Neurosci*, 20(2):219--41, 2006.
- W. H. Bosking, Y. Zhang, B. Schofield, and D. Fitzpatrick. Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex. *J Neurosci*, 17(6):2112--27, 1997.
- M. Carandini and D. L. Ringach. Predictions of a recurrent model of orientation selectivity. *Vision Res*, 37(21):3061--71, 1997.
- Y. Chen, W. S. Geisler, and E. Seidemann. Optimal decoding of correlated neural population responses in the primate visual cortex. *Nat Neurosci*, 9(11):1412--20, 2006.
- M. Chhabra and R. A. Jacobs. Properties of synergies arising from a theory of optimal motor behavior. *Neural Comput*, 18(10):2320--42, 2006.
- M. Chirimuuta, P. L. Clatworthy, and D. J. Tolhurst. Coding of the contrasts in natural images by visual cortex (V1) neurons: a Bayesian approach. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 20(7):1253--60, 2003.
- R. Cossart, D. Aronov, and R. Yuste. Attractor dynamics of network UP states in the neocortex. *Nature*, 423(6937):283--8, 2003.
- T. H. Cruz and Y. Y. Dhaher. Evidence of abnormal lower-limb torque coupling after stroke: an isometric study. *Stroke*, 39(1):139--47, 2008.
- A. d'Avella and E. Bizzi. Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 102(8):3076--81, 2005.
- A. d'Avella, P. Saltiel, and E. Bizzi. Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci*, 6(3):300--8, 2003.

- L. Dipietro, H. I. Krebs, S. E. Fasoli, B. T. Volpe, J. Stein, C. Bever, and N. Hogan. Changing motor synergies in chronic stroke. *J Neurophysiol*, 98(2):757--68, 2007.
- R. J. Douglas and K. A. Martin. Recurrent neuronal circuits in the neocortex. *Curr Biol*, 17(13):R496--500, 2007.
- T. Drew, J. Kalaska, and N. Krouchev. Muscle synergies during locomotion in the cat: a model for motor cortex control. *J Physiol*, 586(5):1239--45, 2008.
- L. Euler. *Mechanica sive motus scientia analytice exposita*. Staeckel ed., Leipzig, 1922 edition, 1763.
- R. Feynman, R. Leighton, and M. Sands. *The Feynman lectures on Physics*. Addison-Wesley, California, 1963.
- J. Fiser, C. Chiu, and M. Weliky. Small modulation of ongoing cortical dynamics by sensory input during natural vision. *Nature*, 431(7008):573--8, 2004.
- M. D. Fox, A. Z. Snyder, J. L. Vincent, and M. E. Raichle. Intrinsic fluctuations within cortical systems account for intertrial variability in human behavior. *Neuron*, 56(1):171--84, 2007.
- R. Gentner and J. Classen. Modular organization of finger movements by the human central nervous system. *Neuron*, 52(4):731--42, 2006.
- S. Giszter, V. Patil, and C. Hart. Primitives, premotor drives, and pattern generation: a combined computational and neuroethological perspective. *Prog Brain Res*, 165:323--46, 2007.
- J. A. Goldberg, U. Rokni, and H. Sompolinsky. Patterns of ongoing activity and the functional architecture of the primary visual cortex. *Neuron*, 42(3):489--500, 2004.
- S. Grillner. Neurobiological bases of rhythmic motor acts in vertebrates. *Science*, 228(4696):143--9, 1985.
- E. Guigon, P. Baraduc, and M. Desmurget. Optimality, stochasticity, and variability in motor behavior. *J Comput Neurosci*, 24(1):57--68, 2008.
- F. Han, N. Caporale, and Y. Dan. Reverberation of recent visual experience in spontaneous cortical waves. *Neuron*, 60(2):321--7, 2008.
- C. B. Hart and S. F. Giszter. Modular premotor drives and unit bursts as primitives for frog motor behaviors. *J Neurosci*, 24(22):5269--82, 2004.
- Y. Ikegaya, G. Aaron, R. Cossart, D. Aronov, I. Lampl, D. Ferster, and R. Yuste. Synfire chains and cortical songs: temporal modules of cortical activity. *Science*, 304(5670):559--64, 2004.
- W. J. Kargo and S. F. Giszter. Rapid correction of aimed movements by summation of force-field primitives. *J Neurosci*, 20(1):409--26, 2000.
- W. J. Kargo, A. Ramakrishnan, C. B. Hart, L. C. Rome, and S. F. Giszter. A simple experimentally-based model using proprioceptive regulation of motor primitives captures adjusted trajectory formation in spinal frogs. *J Neurophysiol*, 2009.
- A. Kohn and M. A. Smith. Stimulus dependence of neuronal correlation in primary visual cortex of the macaque. *J Neurosci*, 25(14):3661--73, 2005.
- N. Krouchev, J. F. Kalaska, and T. Drew. Sequential activation of muscle synergies during locomotion in the intact cat as revealed by cluster analysis and direct decomposition. *J Neurophysiol*, 96(4):1991--2010, 2006.
- I. Kurtzer, J. A. Pruszynski, T. M. Herter, and S. H. Scott. Primate upper limb muscles exhibit activity patterns that differ from their anatomical action during a postural task. *J Neurophysiol*, 95(1):493--504, 2006.
- J. J. Kutch, A. D. Kuo, A. M. Bloch, and W. Z. Rymer. Endpoint force fluctuations reveal flexible rather than synergistic patterns of muscle cooperation. *J Neurophysiol*, 100(5):2455--71, 2008.
- I. Lampl, I. Reichova, and D. Ferster. Synchronous membrane potential fluctuations in neurons of the cat visual cortex. *Neuron*, 22(2):361--74, 1999.
- M. L. Latash, J. P. Scholz, and G. Schoner. Toward a new theory of motor synergies. *Motor Control*, 11(3):276--308, 2007.
- W. A. Lee. Neuromotor synergies as a basis for coordinated intentional action. *J Mot Behav*, 16(2):135--70, 1984.
- D. Liu and E. Todorov. Evidence for the flexible sensorimotor strategies predicted by optimal feedback control. *J Neurosci*, 27(35):9354--68, 2007.

- D. B. Lockhart and L. H. Ting. Optimal sensorimotor transformations for balance. *Nat Neurosci*, 10(10):1329--36, 2007.
- G. E. Loeb, I. E. Brown, and E. J. Cheng. A hierarchical foundation for models of sensorimotor control. *Exp Brain Res*, 126(1):1--18, 1999.
- A. Luczak, P. Bartho, and K. D. Harris. Spontaneous events outline the realm of possible sensory responses in neocortical populations. *Neuron*, 62(3):413--25, 2009.
- J. N. MacLean, B. O. Watson, G. B. Aaron, and R. Yuste. Internal dynamics determine the cortical response to thalamic stimulation. *Neuron*, 48(5):811--23, 2005.
- D. A. McCrea and I. A. Rybak. Organization of mammalian locomotor rhythm and pattern generation. *Brain Res Rev*, 57(1):134--46, 2008.
- I. Nauhaus, L. Busse, M. Carandini, and D. L. Ringach. Stimulus contrast modulates functional connectivity in visual cortex. *Nat Neurosci*, 12(1):70--6, 2009.
- R. R. Neptune, D. J. Clark, and S. A. Kautz. Modular control of human walking: a simulation study. *J Biomech*, 42(9):1282--7, 2009.
- U. Polat, K. Mizobe, M. W. Pettet, T. Kasamatsu, and A. M. Norcia. Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature*, 391(6667):580--4, 1998.
- D. L. Ringach. Neuroscience: states of mind. *Nature*, 425(6961):912--3, 2003.
- D. L. Ringach. Spontaneous and driven cortical activity: implications for computation. *Curr Opin Neurobiol*, 19(4):439--44, 2009.
- T. D. Sanger. Optimal unsupervised motor learning for dimensionality reduction of nonlinear control systems. *IEEE Trans Neural Netw*, 5(6):965--73, 1994.
- J. P. Scholz and G. Schoner. The uncontrolled manifold concept: identifying control variables for a functional task. *Exp Brain Res*, 126(3):289--306, 1999.
- M. N. Shadlen and W. T. Newsome. Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area LIP) of the rhesus monkey. *J Neurophysiol*, 86(4):1916--36, 2001.
- C. S. Sherrington. Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. *J Physiol*, 40(1-2):28--121, 1910.
- G. Singh, F. Memoli, T. Ishkhanov, G. Sapiro, G. Carlsson, and D. L. Ringach. Topological analysis of population activity in visual cortex. *J Vis*, 8(8):11.1--18, 2008.
- M. A. Smith and A. Kohn. Spatial and temporal scales of neuronal correlation in primary visual cortex. *J Neurosci*, 28(48):12591--603, 2008.
- O. Sporns and R. Kotter. Motifs in brain networks. *PLoS Biol*, 2(11):e369, 2004.
- H. Super, C. van der Togt, H. Spekreijse, and V. A. Lamme. Internal state of monkey primary visual cortex (V1) predicts figure-ground perception. *J Neurosci*, 23(8):3407--14, 2003.
- L. H. Ting. Dimensional reduction in sensorimotor systems: a framework for understanding muscle coordination of posture. *Prog Brain Res*, 165:299--321, 2007.
- L. H. Ting and J. L. McKay. Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr Opin Neurobiol*, 17(6):622--8, 2007.
- E. Todorov and M. I. Jordan. Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat Neurosci*, 5(11):1226--35, 2002.
- M. C. Tresch and A. Jarc. The case for and against muscle synergies. *Curr Opin Neurobiol*, 2009.
- M. C. Tresch, P. Saltiel, and E. Bizzi. The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci*, 2(2):162--7, 1999.
- M. C. Tresch, P. Saltiel, A. d'Avella, and E. Bizzi. Coordination and localization in spinal motor systems. *Brain Res Brain Res Rev*, 40(1-3):66--79, 2002.
- D. Y. Ts'o, C. D. Gilbert, and T. N. Wiesel. Relationships between horizontal interactions and functional architecture in cat striate cortex as revealed by cross-correlation analysis. *J Neurosci*, 6(4):1160--70, 1986.

- M. Tsodyks, T. Kenet, A. Grinvald, and A. Arieli. Linking spontaneous activity of single cortical neurons and the underlying functional architecture. *Science*, 286(5446):1943--6, 1999.
- F. J. Valero-Cuevas, M. Venkadesan, and E. Todorov. Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *J Neurophysiol*, 102(1):59--68, 2009.
- J. L. Vincent, G. H. Patel, M. D. Fox, A. Z. Snyder, J. T. Baker, D. C. Van Essen, J. M. Zempel, L. H. Snyder, M. Corbetta, and M. E. Raichle. Intrinsic functional architecture in the anaesthetized monkey brain. *Nature*, 447(7140):83--6, 2007.
- L. B. Vosshall and M. Carandini. Sensory systems. *Curr Opin Neurobiol*, 19(4):343--4, 2009.
- H. Yao, L. Shi, F. Han, H. Gao, and Y. Dan. Rapid learning in cortical coding of visual scenes. *Nat Neurosci*, 10(6):772--8, 2007.