

Université de Montréal

**Adaptation de la phase de planification et d'initiation
du mouvement d'atteinte visuellement guidé à
différentes dissociations visuomotrices**

par

Stéphanie Durocher

Département de neurosciences

Faculté de Médecine

Mémoire présenté à la Faculté de Médecine

en vue de l'obtention du grade de Maître

En sciences neurologiques

Octobre 2014

© Stéphanie Durocher, 2014

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :

Adaptation de la phase de planification et d'initiation du mouvement d'atteinte
visuellement guidé à différentes dissociations visuomotrices.

Présenté par :
Stéphanie Durocher

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Elaine Chapman, Ph. D., président rapporteur
John F. Kalaska, Ph. D., directeur de recherche
Valeriya Gritsenko, Ph. D., codirectrice
Numa Dancause, Ph. D., membre du jury

Résumé

L'hypothèse générale de ce projet soutient que le système moteur doit performer des transformations sensorimotrices afin de convertir les entrées sensorielles, concernant la position de la cible à atteindre, en commande motrice, afin de produire un mouvement du bras et de la main vers la cible à atteindre. Ce type de conversion doit être fait autant au niveau de la planification du mouvement que pour une éventuelle correction d'erreur de planification ou d'un changement inopiné de la position de la cible.

La question de recherche du présent mémoire porte sur le ou les mécanismes, circuits neuronaux, impliqués dans ce type de transformation. Y a-t-il un seul circuit neuronal qui produit l'ensemble des transformations visuomotrices entre les entrées sensorielles et les sorties motrices, avant l'initiation du mouvement et la correction en temps réel du mouvement, lorsqu'une erreur ou un changement inattendu survient suite à l'initiation, ou sont-ils minimalement partiellement indépendants sur le plan fonctionnel?

L'hypothèse de travail suppose qu'il n'y ait qu'un seul circuit responsable des transformations sensorimotrices, alors l'analyse des résultats obtenus par les participants devrait démontrer des changements identiques dans la performance pendant la phase de planification du mouvement d'atteinte et la phase de correction en temps réel après l'adaptation à des dissociations sensorimotrices arbitraires.

L'approche expérimentale : Dans la perspective d'examiner cette question et vérifier notre hypothèse, nous avons jumelé deux paradigmes expérimentaux. En effet, les mouvements d'atteinte étaient soumis à une dissociation visuomotrice ainsi qu'à de rares essais composés de saut de cible. L'utilisation de dissociation visuomotrice permettait d'évaluer le degré d'adaptation des mécanismes impliqués dans le mouvement atteint. Les sauts de cible avaient l'avantage de permettre d'examiner la capacité d'adaptation à une dissociation visuomotrice des mécanismes impliqués dans la correction du mouvement (miroir : sur l'axe y, ou complète : inversion sur les axes x et y).

Les résultats obtenus lors des analyses effectuées dans ce mémoire portent exclusivement sur l'habileté des participants à s'adapter aux deux dissociations visuomotrices à la première phase de planification du mouvement. Les résultats suggèrent

que les mécanismes de planification du mouvement possèdent une grande capacité d'adaptation aux deux différentes dissociations visuomotrices.

Les conclusions liées aux analyses présentées dans ce mémoire suggèrent que les mécanismes impliqués dans la phase de planification et d'initiation du mouvement parviennent relativement bien à s'adapter aux dissociations visuomotrices, miroir et inverse. Bien que les résultats démontrent une certaine distinction, entre les deux groupes à l'étude, quant aux délais nécessaires à cette adaptation, ils illustrent aussi un taux d'adaptation finale relativement similaire. L'analyse des réponses aux sauts de cible pourra être comparée aux résultats présentés dans ce mémoire afin de répondre à l'hypothèse de travail proposée par l'objectif initial de l'étude.

Mots-clés : Dissociation visuomotrice, contrôle moteur, mécanismes de planification, correction en temps réel du mouvement

Abstract

The general hypothesis of this memoire is that the motor system must perform sensorimotor transformation to convert sensory input about a reach target location into motor commands to move the arm and hand to the target, both prior to the initiation of the reach and also to correct for movement errors or unexpected changes in the environment.

Our research question is whether there is only one neural circuit that performs the sensorimotor transformation between target input and motor output, for the initiation and online correction of the movement or are they at least partially and functionally different.

The research hypothesis suggest that If there is only one sensorimotor transformation circuit, then subjects should show identical changes in motor performances during reach planning and real-time error correction after adaptation to arbitrary visuomotor dissociation.

Our research approach was to recruit subjects and ask them to learn to make reaching movement to visual targets under one of two different visuomotor dissociations. A mirror-image dissociation in the X — Y plan across the mid-sagittal line, and a complete inversion in the X — Y plan. While they were learning to adapt to their planning process to initiate the movement, some unexpected target jumps were added as probe trials to assess the adaptation of the correction response.

The results of the analysis included in this memoire focused on the ability of subject to learn the two visuomotor dissociations equally. Our results suggest that even if some measures of adaptation are different in the beginning of the adaptation of the planning process, the 2 groups showed significant adaptation, since both groups learned to make appropriate reaching movements before the end of the first practice session.

The conclusions of the analysis presented in this mémoire suggest that the mechanism implied in the plan and initiation phase of movement adapt relatively well to the visuomotor dissociation, mirror or inverse. Results have shown some distinction between the two studied groups, considering the adaptation delays, they also illustrated that the final adaptation was relatively similar. The analysis of the adaptation of the mechanisms that correct the movement when the target jumped will be compared to the results presented in this mémoire in order to accept or reject the working hypothesis of the present study.

Keywords: Visuomotor dissociation, Motor control, Initiation mechanism, Rapid online correction mechanism.

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures.....	viii
Remerciements.....	xiii
Introduction générale.....	1
Chapitre 1 – Considérations théoriques.....	3
Contrôle et cinématique du mouvement.....	4
Plasticité du mécanisme de correction à courte latence.....	10
Objectif de l'étude.....	15
Chapitre 2 – Matériel et cadre méthodologique.....	24
Participants.....	24
Appareillage expérimental.....	24
Enregistrement des données.....	24
Tâches.....	25
Séquence d'un essai sans saut de cible.....	25
Séquence d'un essai avec saut de cible.....	26
Dissociations visuomotrices.....	27
Procédure de l'ensemble de l'expérimentation.....	28
Analyse des données.....	29
Calcul du début et de la fin du mouvement.....	29
Temps de réaction et durée du mouvement.....	30
Analyse de la variabilité des trajectoires.....	30
Erreur directionnelle initiale.....	31
Analyses statistiques.....	31
Chapitre 3 — Présentation et analyse des résultats.....	37
Phase contrôle.....	37

Cinématique du mouvement	37
Performances.....	39
Adaptation et désadaptation : les tendances générales de performance.....	40
Adaptation.....	41
Séance de désadaptation	49
Récapitulation.....	51
Chapitre 4 – Discussion.....	78
Le mouvement d’atteinte en deux phases : initiation et précision finale.....	80
Adaptation de l’initiation du mouvement dans un contexte de dissociation visuomotrice	81
Adaptation en phase de précision finale du mouvement dans un contexte de dissociation visuomotrice	82
Corrélat neuronal de la correction en temps réel du mouvement d’atteinte guidé visuellement	85
Revue historique de l’implication du CPP dans le mouvement.....	85
Implication du CPP dans la planification du mouvement.....	89
L’implication du CPP dans les transformations sensorimotrices : circuit pariéto-frontal.....	94
CPP et contrôle en temps réel du mouvement	98
Retour sur les voies partiellement séparées	102
Faiblesses du projet.....	104
Futur : Analyse de la correction du mouvement.....	105
Conclusion générale	106
Bibliographie	107

Liste des tableaux

Tableau 3.1 Analyse des moyennes : Test-t

Tableau 3.2 Analyse des moyennes : Test d'échantillon dépendant

Liste des figures

Figure 1.1 Schéma du mouvement volontaire sous forme de fonction de transfert

Figure 1.2 Schémas représentant les étapes de la production du mouvement volontaire

Figure 1.3 Modèle de contrôle en temps réel du mouvement volontaire

Figure 1.4 Représentation des tâches ainsi que la disposition des participants dans le projet de Day & Lyon (2000).

Figure 1.5 Tracés obtenus pour un participant dans les deux conditions pour les deux tâches.

Figure 1.6 Vitesse latérale moyenne du mouvement du doigt

Figure 1.7 Moyenne des performances des participants

Figure 2.1 Représentation de la disposition de la tâche ainsi que la position du participant

Figure 2.2 Représentation du déroulement d'un essai avec et sans saut

Figure 2.3 Représentation spatiale des sauts de cible.

Figure 2.4 Représentation des différentes conditions. expérimentales

Figure 3.1 Variabilité des trajectoires en fonction de la direction du mouvement au cours de la séance contrôle

Figure 3.2 Variabilité moyenne le long des trajectoires pour le groupe miroir complet (n = 10) ainsi qu'un participant (n° 1) représentatif : Séance contrôle

Figure 3.3 Variabilité moyenne le long des trajectoires pour le groupe inverse complet (n = 10) ainsi qu'un participant (n° 10) représentatif : Séance contrôle

Figure 3.4 Comparaison de la performance entre les groupes au cours de la séance contrôle

Figure 3.5 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant typique (n° 1) du groupe miroir

Figure 3.6 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant typique (n° 10) du groupe inverse

Figure 3.7 Courbe d'adaptation en fonction de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1 (n=10 par groupe)

Figure 3.8 Courbe de tendance moyenne glissante à 3 périodes de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1 pour chaque groupe (n=10 par groupe)

Figure 3.9 Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la première séance pratique pour le participant typique (n° 1) du groupe miroir

Figure 3.10 Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la première séance pratique pour le participant typique (n° 10) du groupe inverse

Figure 3.11 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées Participant miroir (n° 1)

Figure 3.12 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées participant inverse (n° 10)

Figure 3.13 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées Groupe miroir (n=10)

Figure 3.14 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées Groupe inverse (n=10)

Figure 3.15 Comparaison entre les groupes sur la variabilité des trajectoires au cours de la séance pratique 1 divisée en trois segments de 120 essais

Figure 3.16 Courbe d'adaptation au niveau des performances moyennes au cours de la séance pratique 1 Groupe miroir (n=10)

Figure 3.17 Courbe d'adaptation au niveau des performances moyennes au cours de la séance pratique 1 Groupe inverse (n=10)

Figure 3.18 Comparaison entre les groupes sur les temps de réaction au cours des séances en fonction de la direction du mouvement

Figure 3.19 Comparaison entre les groupes de la durée du mouvement au cours des séances en fonction de la direction du mouvement

Figure 3.20 Comparaison entre les groupes sur les erreurs directionnelles initiales au cours des séances en fonction de la direction du mouvement.

Figure 3.21 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant typique (n° 1) du groupe miroir au cours de la séance de désadaptation.

Figure 3.22 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant typique (n° 10) du groupe inverse au cours de la séance de désadaptation

Figure 3.23 Analyse de la performance du groupe miroir en fonction de la position des cibles (n=10)

Figure 3.24 Analyse de la performance du groupe inverse en fonction de la position des cibles (n=10)

À mes filleules, Élodie et Léa!

Remerciements

Mes premiers remerciements vont sans aucun doute à mon directeur de Maîtrise et bientôt directeur de Doctorat, John Kalaska. La confiance en soi n'est pas aisée à trouver, mais lorsqu'un mentor croit en nous, nous offre des opportunités et nous encourage, on parvient à se dépasser et tranquillement nous trouvons cette confiance. Il s'agit d'un apprentissage qui dure toute une vie. Merci!

I am grateful to my co-director Valeriya Gritsenko for helping me with Matlab showing so much patience despite your overloaded schedule. Thank you (and Serguy) for all the advice and explanations.

Je me dois de remercier Christian Valiquette, notre très cher technicien, qui m'a énormément aidé à avancer dans mon projet, toujours avec le sourire et le maximum de disponibilités.

Je tiens évidemment à remercier Laurent Miron, qui a passé plusieurs longues nuits à mes côtés afin de me tenir compagnie dans mon travail et mon manque de sommeil. Merci de me soutenir dans tout ce que j'entreprends.

Mes remerciements vont également à ma sœur Marilyn Claveau. Parce que nos petits moments de folie et tes encouragements sont précieux surtout dans les moments difficiles de doutes. Tu es mon petit rayon de soleil, ma coccinelle!

Ensuite, je voudrais remercier Caroline Paquet! Tu es une technicienne extraordinaire, mais surtout une amie que j'apprécie beaucoup! Merci de t'être cassé la tête avec moi pour que mon set-up fonctionne! Au plaisir de monter mon set-up expérimental de doctorat ensemble! Merci pour tout!!

Je pense à Émilie Coallier, merci pour toutes les conversations qui aident à se sentir moins seule et à avancer malgré tout! Nos discussions vont me manquer quand tu auras déposé. Courage, tu vas y arriver!!!

Je pense aussi à Touria Addou, merci d'avoir partagé tous tes conseils et tous nos merveilleux moccachinos! Le doctorat sera triste sans toi, mais je garde de très bons souvenirs!

I think of Edmund Lam! Ideal travel partner wherever the convention brings us, with your guides and your phenomenal organization to choose good hotels and good places to visit or (of course) to get free food! It is not too late to do the Ph.D. you know!

Sans oublier nos deux « nouvelles » étudiantes de notre laboratoire, Lucie Luneau et Christéva Montanede. Merci à vous deux car vous amenez une nouvelle énergie très agréable. J'ai bien hâte que mon projet de doctorat débute à vos côtés.

Finalement, un merci très spécial à mes deux filleules, Élodie et Léa, car vous avez été pour moi une source de plénitude et m'avez permis de décrocher. Il est primordial dans les moments difficiles, et il y en a eu et en aura encore, d'avoir une source d'inspiration qui nous ramène à l'essentiel. Vous êtes ma source d'inspiration. Je vous aime de tout mon cœur.

Post-scriptum : Merci John! Infiniment!

Introduction générale

Le système nerveux est conçu, en grande partie, afin de permettre à l'organisme d'interagir avec son environnement. Pour ce faire, il est composé de sous-systèmes spécialisés dans le traitement de l'information intrinsèque et extrinsèque au corps. Cette information peut ensuite être traitée et structurée de manière à permettre l'interaction, tel que, créer un mouvement adéquat en vertu des besoins identifiés par la personne.

Les interactions avec l'environnement, de la forme de mouvement d'atteinte du bras, par exemple, sont sans aucun doute parmi les plus fréquentes, et si bien maîtrisées, qu'il est fortement aisé de les considérer comme simpliste. Toutefois, ce type de mouvement nécessite des processus de traitement de l'information sensorielle qui, d'un point de vue moteur, relèvent d'une grande complexité.

Un mouvement d'atteinte implique une décision d'agir sur l'environnement suite à la perception d'un stimulus d'intérêt. Il suppose que le système moteur traite l'information relative à l'objet, au corps ainsi qu'à l'espace qui les sépare. Il nécessite une réponse motrice, qui répond aux critères de l'objectif du mouvement, et qui s'assure d'y répondre en cours d'exécution. L'ensemble de ces implications est rendu possible grâce à des circuits neuronaux bien organisés, qui sont recrutés par le système moteur, afin de convertir l'information sensorielle en signal moteur. Ce type de traitement est connu sous le nom de transformation sensorimotrice. Ces transformations sensorimotrices forment une carte sensorimotrice qui représente autant le corps, l'objet à atteindre ainsi que l'espace environnant. Cette cartographie permet de planifier un mouvement adéquat et forme la pierre angulaire de la présente étude.

Le projet de recherche présenté dans ce mémoire avait pour objectif global d'étudier la plasticité de ces mécanismes c'est-à-dire, la capacité des circuits à moduler leur carte sensorimotrice de manière à assurer l'atteinte de l'objectif. Plus précisément, cette étude s'intéresse à la plasticité des circuits recrutés par le système moteur afin de corriger une trajectoire d'atteinte, lorsqu'un changement dans l'environnement survient à la suite de l'initiation du mouvement en cours. Brièvement, elle tente de mettre au jour, la relation entre les circuits neuronaux recrutés pour la planification du mouvement avec

ceux qui assurent une correction en temps réel du mouvement en cours. Les résultats de cette étude permettront aussi de déterminer si les mécanismes de planification et de correction du mouvement sont en fait, un seul et même circuit ou deux circuits partiellement ou complètement indépendants.

Chapitre 1 – Considérations théoriques

Dans la littérature, les mouvements sont souvent regroupés selon trois classes principales à partir de critères plus ou moins bien établis. Ces critères divisent les mouvements selon leur objectif, la durée nécessaire à leur exécution, les circuits neuronaux qu'ils utilisent ainsi que le niveau de traitement qu'ils nécessitent.

Dans son ensemble, il existe des mouvements réflexes. Il s'agit de mouvement de type stimulus-réponse, tel qu'un mouvement de retrait de la main en réaction à une brûlure. Ils sont exécutés par des circuits spinaux et impliquent des temps de réaction très brefs.

Les mouvements réflexes à courte latence sont des réponses motrices de ce type stimulus-réponse. Plus spécifiquement, ce type de réflexe est exécuté par des circuits spinaux, ainsi l'information sensorielle n'est pas nécessairement traitée de manière consciente avant l'exécution (Pierrot-Deseilligny & Burke, 2005). Les réponses réflexes à courte latence peuvent être exécutées en quelques dizaines de millisecondes (ms) à peine.

À l'autre extrême, on retrouve les mouvements volontaires qui sont traités de manière consciente. Comme mentionné en introduction, un mouvement volontaire représente une intention d'agir, c'est-à-dire qu'il relève d'un processus décisionnel se résolvant par le choix de l'action plutôt que l'inaction. Ce type de mouvement nécessite des réseaux corticaux de plus haut niveau, et peut être adapté en fonction de nouvelles consignes cognitives (Kurtzer et coll.2009). En effet, le regroupement neuronal doit permettre d'intégrer l'information sensorielle nécessaire à la production du mouvement désiré. Ils nécessitent donc un temps de réaction plus élevé à la suite d'une stimulation, puisqu'il est nécessaire de coordonner le mouvement en fonction de plusieurs types d'information différents. On estime, par exemple, le temps de réaction d'un mouvement d'atteinte guidé visuellement de 200 à 500 ms (Desmurget et coll.1998, Georgopoulos et coll.1981, Prablanc et coll.1979a). Ces informations peuvent provenir de plusieurs systèmes sensoriels à la fois et servir à générer des mouvements de plusieurs niveaux de complexité.

Entre les deux types de mouvement présentés, il existe des réponses réflexes à longue latence. Ces réponses sont considérées trop longues pour être réflexe à courte latence et trop rapide pour être un mouvement volontaire (Hammond 1956, Marsden et coll.1983). Selon Hammond (1956), les réponses réflexes à longue latence possèdent un degré de dépendance à la tâche qui est plus importante que leur homologue à courte latence (Hammond 1956, Kimura et coll.2006), ainsi qu'un plus grand degré de coordination intermusculaire (Gielen et coll.1988). Cette similarité entre les caractéristiques des réponses réflexes à longue latence et les mouvements volontaires ont mené certains chercheurs à proposer que les similarités fonctionnelles entre les réponses réflexes à longue latence et les mouvements volontaires s'expliquent par un partage des substrats neuronaux utilisés par les deux types de mouvements (Hasan 2005, Kurtzer et coll.2009, Kurtzer et coll.2008, Pruszynski et coll.2011a, Pruszynski et coll.2008, Pruszynski et coll.2011b, Pruszynski & Scott 2012) La question est maintenant de savoir comment le système moteur orchestre l'ensemble de ces possibilités de manière à produire la panoplie de mouvements dont nous faisons l'expérience chaque jour.

Finalement, l'étude sur contrôle moteur volontaire est un très grand champ de recherche qui renferme une grande diversité de thème tel que le contrôle du mouvement des yeux en fonction de la tête, la posture, l'équilibre, la locomotion ainsi que les préhension et manipulation d'objets par les mains. Ce mémoire portera exclusivement sur les mouvements d'atteinte guidés visuellement vers une cible. Plus particulièrement, il sera question des mécanismes impliqués dans la planification et la correction en temps réel de ce dernier type de mouvement.

Contrôle et cinématique du mouvement

Le concept même de mouvement implique une notion de contrôle. Le système moteur doit exercer un certain contrôle sur l'organisation et l'exécution du mouvement, pour assurer l'atteinte de l'objectif. Le mouvement volontaire pour sa part, ajoute une notion de décision consciente de produire et contrôler un mouvement dont la position finale est consciemment déterminée. Il ne s'agit plus d'un simple retrait de la main, mais

bien, de l'identification d'une position finale précise quant à un objet dans l'environnement, telle que l'exemple probant de la tasse de café.

Au cours de la rédaction d'un mémoire, par exemple, le mouvement d'atteinte dirigé vers une tasse de café est probablement le mouvement le plus fréquemment exécuté par l'auteure. Bien qu'il soit souvent réalisé de manière automatique, il n'en reste pas moins qu'il s'agit d'un mouvement volontaire qui implique la notion de conscience. Il est, en effet, rendu possible par la conscience préalable de l'auteure de la présence de la tasse de café à un certain endroit sur la table de travail. Dans cet exemple, la position finale de la main nécessite une certaine précision, c'est-à-dire qu'elle doit atteindre la tasse. Il n'est toutefois pas impossible qu'au moment de l'atteindre, celle-ci soit tellement chaude qu'elle provoque une réponse instantanée de retrait de la main. Alors, ce mouvement serait le résultat d'une stimulation inattendue nécessitant une réponse rapide, c'est-à-dire, un mouvement de retrait de type réflexe.

La première étape d'un mouvement volontaire est sans aucun doute, la perception de la présence de la tasse dans l'environnement. La localisation spatiale de cette tasse à travers tous les objets qui composent son environnement. Une fois perçue, la tasse doit produire un désir, chez l'auteure, d'assouvir son besoin de caféine ou autre. C'est ainsi que le système moteur devra ensuite utiliser toute l'information à sa disposition pour arriver au résultat désiré, c'est-à-dire, prendre une gorgée réconfortante.

En d'autres termes, le mouvement volontaire est le résultat d'une multitude d'étapes de traitement de l'information. Il signifie un processus de transformation de l'information sensorielle en commande motrice adaptée. Ces transformations sensori-motrices sont largement reconnues dans la littérature. Toutefois, la question concernant les processus impliqués dans ces transformations reste encore matière à débats.

Les théories du contrôle moteur cherchent donc à mieux comprendre les mécanismes par lesquels le système moteur parvient à produire ces transformations sensorimotrices. Dans cette optique, Soechting et Lacquaniti (1981) ont soutenu que cet objectif peut être atteint en découvrant les invariances qui subsistent dans la cinématique du mouvement, c'est-à-dire, dans les caractéristiques spatio-temporelles du mouvement. Ces invariances cinématiques sont découvertes par des études psychophysiques de

production de mouvements dont les paramètres spatio-temporels sont enregistrés à des fins d'analyse.

C'est ainsi que plusieurs études ont démontré une caractéristique très importante du mouvement d'atteinte guidée visuellement, la linéarité des trajectoires. (Abend et coll.1982, Atkeson & Hollerbach 1985, Georgopoulos & Massey 1988, Gordon et coll.1994, Morasso 1981) En effet, plusieurs études ont démontré que les mouvements d'atteinte dirigée vers une cible empruntent généralement des trajectoires directes et droites.

De plus, en étudiant la courbe de vitesse de mouvements restreints du bras, c'est-à-dire le traitement de la position du bras dans le temps, Morasso (1981) a démontré qu'en plus de la linéarité invariante du mouvement, la courbe de vitesse se définit, généralement, par une forme de cloche (Morasso 1981). En d'autres mots, de manière invariante, le mouvement débute par une augmentation marquée de la vitesse du mouvement, c'est-à-dire une première phase d'accélération, jusqu'à l'atteinte d'un plateau qui sera suivi par une diminution de la vitesse, soit une phase de décélération du mouvement.

Dans le même ordre d'idées, Soechting et Lacquaniti (1981) ont étudié les mouvements simples d'atteinte en enregistrant les changements de position de la main dans l'espace, ainsi que les changements angulaires du coude. Leurs résultats ont soutenu la présence des deux phases invariantes du mouvement volontaire, soit la phase d'accélération suivie de la phase de décélération. De plus, ils ont démontré que le ratio de la vitesse angulaire épaule/coude reste invariant au cours de ces deux phases. Ils soutiennent également le mouvement soit planifié avant son initiation en démontrant que le ratio de la vitesse angulaire entre l'épaule et le coude demeure invariant entre la première et la seconde phase du mouvement, sans considération de la position de la cible (Soechting & Lacquaniti 1981). En d'autres mots, le système moteur planifierait la première phase du mouvement de manière à maintenir une invariance dans le ratio de la vitesse angulaire épaule/coude, au cours de la seconde phase.

Jusqu'à maintenant, l'étude de la cinématique du mouvement mène à l'hypothèse que les mouvements volontaires, dirigés vers une cible, soient préalablement planifiés par le système moteur. En d'autres termes, le fait de retirer l'information visuelle portant sur la position de la cible à atteindre, à la suite de l'initiation du mouvement, ne devrait pas

avoir d'effet sur la position finale. Afin de tester cette hypothèse, Soechting et Flanders (1989a, b) ont étudié l'effet de la suppression de l'information visuelle, quant à la position de la cible à atteindre, à la suite de l'initiation du mouvement. La consigne donnée aux participants était de pointer la localisation estimée de la cible. Cette étude permet de contrôler la possibilité de corriger le mouvement d'atteinte en fonction d'une erreur observée, au cours du mouvement, entre la localisation de la main et celle de la cible. Les résultats de cette étude permettent de souligner les habiletés du système moteur à planifier le mouvement avant son initiation (Soechting & Flanders 1989a, Soechting & Flanders 1989b).

Leurs analyses des patrons d'erreurs de pointage ont suggéré que les mouvements d'atteinte sont planifiés en matière de positions spatiales angulaires de l'avant-bras et du bras requis pour mettre l'index à l'endroit où les participants estimaient la direction spatiale, la distance, et la hauteur de la cible visuelle relativement à l'articulation de l'épaule.

Soechting et Flanders (1989 a, b) ont aussi montré que les participants parvenaient à pointer vers la localisation mémorisée de la cible de manière plus précise avec un pointeur qu'avec leur index. Ces résultats impliquent que les participants avaient une bonne estimation de la localisation spatiale de la cible. Ils ont donc soutenu que les erreurs observées initialement n'étaient pas dues à un mauvais traitement de l'information sensorielle, mais plutôt à des erreurs dans le processus de transformation du signal sensoriel en commande motrice. Ainsi, les erreurs de pointage reflètent des erreurs dans la transformation sensorimotrice pendant la phase de planification avant le début du mouvement.

L'ensemble de ces résultats soutient que le mouvement est préalablement planifié par le système moteur, c'est-à-dire, qu'il utilise une certaine « mémoire motrice » qui rassemble les patrons d'activation musculaire nécessaire pour compléter un mouvement atteint à une vitesse donnée. Ces patrons seraient donc recrutés, afin de produire les mouvements de manière relativement similaire peu importe la direction (Soechting et Lacquaniti, 1981; Soechting et Flanders, 1989b).

Le concept de « mémoire motrice » peut être schématiquement illustré comme une fonction de transfert (**figure 1.1**). La fonction de transfert convertit l'information sensorielle en réponse motrice à partir d'une certaine liaison sensorimotrice acquise dans l'expérience et représentée par la case centrale : Planification. Ainsi, au cours de l'expérience, le système moteur apprend différentes liaisons entre l'information sensorielle, et les commandes motrices, et construit des cartes sensorimotrices qui permettent la planification adéquate du mouvement en fonction de l'objectif à atteindre. Subséquemment, dans une tâche d'atteinte, guidée visuellement, le système moteur fait passer l'information sensorielle dans la boîte, recrute une carte visuomotrice adéquate, qui servira de fonction de transfert, et planifie la séquence d'exécution du mouvement nécessaire à la réalisation du mouvement. Il s'agit en théorie du contrôle par un circuit en boucle ouverte (**figure 1.2a**).

Une telle théorie reste plausible jusqu'à ce que l'on étudie plus précisément les caractéristiques de la seconde phase du mouvement, la phase de décélération. Plusieurs études ont démontré que cette seconde phase était généralement plus longue que la première. Cette prolongation est généralement expliquée par la nécessité pour le système moteur de réactualiser l'information sensorielle concernant la position de la main et la position de la cible afin d'assurer une certaine précision en fin de mouvement (Burdet & Milner 1998, Dipietro et coll.2009, Milner 1992, Milner & Ijaz 1990).

Sur cette caractéristique du ment d'atteinte, Prablanc et coll. (1979a, b) ont observé une augmentation de la variabilité ainsi qu'une diminution de la précision finale du mouvement lorsque les participants ne reçoivent aucune information visuelle au cours de l'essai (Prablanc et coll.1979a, Prablanc et coll.1979b)(Prablanc et coll., 1979a, b). C'est en contrôlant l'information visuelle dont disposaient les participants, que Prablanc et coll., (1986) ont démontré qu'un mouvement de pointage était trois fois plus précis lorsque l'information sur la position de la cible était disponible tout au long du mouvement (Prablanc et coll.1986).

Ces faiblesses majeures d'un système uniquement basées sur une simple boucle ouverte peuvent être contournées en modifiant le circuit de manière à obtenir une boucle

fermée. Une boucle de rétroaction permet au système moteur de comparer la position en temps réel du bras avec la position de la cible afin de réévaluer ses commandes motrices. Ainsi, le système parvient à décoder une erreur, produire une réponse de correction ainsi qu'à augmenter la précision en fin de trajectoire (**figure 1.2b**). Par contre, les boucles de rétroaction possèdent leur propre faiblesse. D'abord, l'intégration de l'information sensorielle implique des échéances considérables. En effet, le processus de traitement et de transformation de l'information sensorielle en commande motrice implique des échéances considérables allant de 150 ms (Carlton 1981, Zelaznik et coll.1987, Zelaznik et coll.1983) à 200 — 300 ms (Barrett & Glencross 1989, Keele & Posner 1968, Miall 1996).

Cependant, plusieurs études ont démontré que les mouvements volontaires peuvent parfois être modulés par certaines réponses automatiques ou réflexes avec un délai plus court que le délai minimal requis pour traiter de manière volontaire et consciente l'information sensorielle (Bennett 1994, Gomi et coll.2006, Lacquaniti & Maioli 1989). Ces résultats mènent à l'hypothèse que le système moteur doit comparer l'information en temps réel à une vitesse qui n'est pas explicable par une seule boucle de rétroaction sur l'information en temps réel de la position du bras.

En 1986, Prablanc et coll., proposent de pallier cette faiblesse majeure des circuits considérés jusqu'à maintenant, en ajoutant une boucle de rétroaction contenant une reproduction de la commande motrice planifiée. Ainsi, le circuit de contrôle du mouvement devient une boucle fermée qui parvient non seulement à retourner l'information sur l'état actuel du bras, mais aussi, à comparer cette information avec le résultat attendu relativement à la commande motrice envoyée. En d'autres mots, ils ont suggéré une boucle de rétroaction dans leur schéma global du mouvement (**figure 1.3**).

Péllisson et coll. (1986) et Goodale, Pelisson et Prablanc (1986) ont tenté de déterminer si ce contrôle dynamique, et rapide, était en mesure de produire un ajustement rapide de la trajectoire en cours. Pour ce faire, ils ont produit une tâche de pointage en deux phases. Un premier mouvement était initié à la suite de l'apparition d'une cible en périphérie visuelle. L'apparition de la cible provoque une première saccade oculaire (bref et rapide mouvement des yeux entre deux positions stables) afin de porter à la fovéa sur l'objet à pointer. Au moment où la vitesse de la saccade est à son maximum, leur

programme informatique déplaçait la cible de 2 à 4 cm de sa position initiale, selon les conditions expérimentales du sujet. Cette technique est utilisée pour faire en sorte de minimiser la détectabilité du changement dans l'environnement. Ils ont démontré que les participants produisaient des corrections à courte latence en réponse au déplacement des cibles, même s'ils n'étaient pas conscients de ce déplacement. Leur principal résultat suggère que les réponses correctives sont déclenchées automatiquement et n'impliquent pas un traitement conscient de l'information visuelle du mouvement de la cible. En d'autres termes, les réponses n'étaient pas volontaires (Goodale et coll.1986, Pelisson et coll.1986).

Plusieurs autres études ont soutenu l'existence d'un mécanisme de correction du mouvement qui soit automatique et qui puisse être activée en temps réel pendant le mouvement (Connolly & Goodale 1999, Desmurget et coll.1999, Desmurget et coll.2001, Desmurget et coll.1998, Prablanc et coll.2003, Schenk et coll.2005, Supuk et coll.2005, Vesia et coll.2005, Wijdenes et coll.2013a, Wijdenes et coll.2013b) t dans différentes conditions expérimentales telles qu'une réponse à un saut de cible, donc un changement dans l'environnement, et une réponse à un saut de curseur, c'est-à-dire une erreur de traitement de l'information sur la localisation du membre (Sarlegna et coll.2003, Sarlegna et coll.2004).

Plasticité du mécanisme de correction à courte latence

Dans le but d'examiner le niveau du contrôle volontaire des réponses correctives, Day & Lyon (2000) ont demandé à leurs participants d'appliquer une consigne cognitive particulière au moment de répondre à un saut de cible. Ils ont construit une tâche de pointage dont les conditions permettent d'étudier les mouvements de correction indépendamment des mouvements d'initiation. Leur tâche était composée de 2 conditions distinctes (**figure 1.4**).

Dans un premier temps, les participants devaient produire un mouvement de pointage du bras vers une cible apparaissant sur un écran situé à 30 cm d'eux. Dans 1/3 des essais, l'initiation du mouvement du doigt vers la cible produisait un changement dans la position de la cible sous forme de saut vers la gauche (1/6) ou vers la droite (1/6). Dans

un premier bloc d'essai, les participants devaient poursuivre la nouvelle position de la cible. Dans le bloc d'essai suivant (2e bloc) on demandait aux participants de produire une réponse en direction opposée (miroir) au saut de la cible. Ce paradigme permettait d'étudier la capacité des participants à modifier volontairement la réponse corrective rapide et « automatique », en produisant un mouvement dans la direction opposée.

La deuxième condition de Day & Lyon (2000) correspond à une tâche de poursuite et vise à tester plus particulièrement les mécanismes impliqués dans l'initiation du mouvement. Dans un premier temps, les participants recevaient l'instruction de placer leur index de la main gauche sur un petit bouton situé juste devant eux. Ils devaient ensuite placer leur index de la main droite, à mi-chemin, entre eux et l'écran. L'exercice consistait à répondre à l'apparition de la cible centrale en appuyant sur le bouton LED avec l'index de la main gauche. Si, toutefois, la cible produit un saut à gauche, alors les participants devaient produire un mouvement dans la même direction que le saut. Finalement, un dernier bloc leur était présenté, dans lequel les chercheurs demandaient aux participants de répondre aux sauts de cible en produisant leur mouvement en direction opposée au saut (Day & Lyon 2000).

Leurs résultats ont permis d'établir certaines distinctions entre les deux périodes du mouvement lorsqu'il est nécessaire d'appliquer une nouvelle règle cognitive liant l'information visuelle à la réponse motrice adéquate. Dans les deux conditions, lorsqu'un changement dans la position de la cible survient, les participants parviennent à produire la correction sans difficulté. Lorsqu'une règle dissociant le lien entre l'information visuelle et la réponse motrice adéquate doit être appliquée, l'initiation du mouvement ne démontre aucun signe de défaillance. À contrario, les réponses correctives adéquates (dans la direction opposée par rapport au saut de la cible) se retrouvent retardées en plus d'être précédées d'une première réponse corrective rapide, mais inadéquate par rapport à la règle à appliquer. Leurs résultats ont démontré également que les premières réponses dans la direction du saut de la cible débutent avec une latence similaire à celles obtenues lors des corrections en condition contrôle. En effet, les réponses correctives adéquates en fonction de la règle débutaient environ 70 ms plus tard par rapport aux réponses

correctives lorsqu'il n'y avait pas de nouvelle règle cognitive à appliquer (**figure 1.5** , **figure 1.6**).

Suivant ces résultats, Day et Lyon (2000) suggèrent la présence de deux réponses de correction. Elles se distinguent par leur latence et la capacité à appliquer une commande cognitive volontaire telle que l'application d'une dissociation visuomotrice. La première réponse à courte latence, intervenant dans les 125 à 160 ms après le saut de la cible, elle est plus automatique et non modulable par une commande volontaire. Ainsi qu'une réponse plus tardive, intervenant avec une latence supérieure à 160 ms, semblable à un mouvement nécessitant un processus cognitif.

Day & Lyon (2000) proposent ainsi deux hypothèses concernant les mécanismes impliqués dans le mouvement volontaire. La première hypothèse parle de deux mécanismes (dual-pathways) qui traitent des phases différentes d'une tâche de pointage, soit un mécanisme impliqué dans l'initiation du mouvement ainsi qu'un second mécanisme impliqué dans la correction du mouvement. Ce modèle implique qu'au cas où une adaptation à une dissociation visuomotrice serait nécessaire, l'adaptation du mécanisme impliqué dans l'initiation ne serait pas généralisée au mécanisme de correction du mouvement. Un mécanisme correspond à une représentation sous forme de carte visuomotrice liant les signaux visuels à des commandes motrices. Lorsqu'une nouvelle règle visuomotrice est acquise par l'une des cartes (initiation du mouvement), elle est pas nécessairement généralisée à la seconde (correction du mouvement). La seconde hypothèse postule la possibilité que l'ensemble de la tâche (initiation et correction) soit exécuté par un seul mécanisme, c'est-à-dire une seule carte visuomotrice. Toutefois, cette carte visuomotrice serait sous le contrôle de processus attentionnels de haut niveau. Cette hypothèse indique que l'adaptation à la dissociation visuomotrice dans la phase d'initiation du mouvement devrait permettre d'adapter la réponse corrective puisqu'il s'agirait de l'adaptation de la même carte visuomotrice.

Les conclusions de Day & Lyon (2000) impliquent donc la possibilité d'introduire un mécanisme de correction du mouvement très rapide, qui serait recruté lorsqu'une erreur s'insère pour une raison ou une autre dans l'exécution du mouvement à la suite de

l'initiation. Cependant, ce mécanisme de correction à courte latence n'est pas sujet à un contrôle volontaire et ne peut être modifié par des dissociations visuomotrices arbitraires.

Toutefois, le protocole de recherche de Day & Lyon (2000) ne renferme aucune pratique de la tâche. De plus, le bloc d'essai visant à étudier la correction du mouvement n'implique pas l'application de la dissociation au cours de l'initiation des mouvements parce que les participants ont toujours amorcé des mouvements en direction de la cible dont la position spatiale initiale était toujours sur la ligne médiane du corps. Ceci indique que cette règle ne peut pas être incluse dans la planification du mouvement, mais uniquement pendant la phase d'exécution des mouvements du bras.

Par ailleurs, Gritsenko & Kalaska (2010) se sont intéressés aux effets qu'aurait une dissociation visuomotrice sur la correction, si les participants avaient pratiqué la dissociation au moment de la planification et de l'initiation du mouvement. Ils ont construit une tâche dans laquelle les participants avaient la chance de pratiquer des mouvements d'atteinte en appliquant une dissociation visuomotrice de type miroir. Après cette phase de pratique de 200-300 essais, les participants étaient testés sur la capacité à corriger le mouvement lorsqu'un changement imprévu de localisation de la cible avait lieu. Les trajectoires ont démontré une adaptation à la dissociation visuomotrice miroir au niveau de l'initiation du mouvement vers la position initiale de la cible. Toutefois, les mouvements de correction ne manifestaient pas une adaptation complète. En fait, il n'y avait pas d'indices que les participants avaient réussi à adapter les réponses à courtes latences aux sauts de la cible. En fait, les résultats supposaient plutôt une suppression de la réponse à courte latence dans la direction du saut de la cible. La bonne correction, c'est-à-dire celle produisant un mouvement dans le sens inverse du saut de la cible, survenait avec un temps accordé, en accord avec les résultats de Day & Lyon (2010). Ces résultats suggèrent que le système visumoteur n'utilise pas la même carte visuomotrice pour corriger le mouvement que celle utilisée pour amorcer le mouvement. Ils soutiennent la première hypothèse de Day et Lyon (2000), selon laquelle deux circuits parallèles sont nécessaires pour la planification et la correction des mouvements de pointage (Gritsenko & Kalaska 2010).

Par contre, une étude réalisée par Abdelghani & Tweed (2010) simultanément et à l'insu de Gritsenko et Kalaska (2010) a montré qu'il était possible d'obtenir des résultats qui suggèrent une réponse de correction aussi bien adaptée que le mécanisme d'initiation. Ils suggèrent un seul mécanisme pour l'ensemble de la tâche. En 2008, Abdelghani, Lillicrap & Tweed ont proposé donc une théorie permettant de mettre les deux composantes du mouvement sous la tutelle d'un seul et même mécanisme d'association d'influx sensoriel avec les commandes motrices appropriées (Abdelghani et coll.2008, Abdelghani & Tweed 2010)(Abdelghani et coll., 2008; Abdelghani et Tweed, 2010). Ils proposent que les circuits impliqués dans la planification du mouvement utilisent des « dérivés sensitifs » qui sont aussi recrutés pour corriger le mouvement en cours d'exécution. Les dérivés sensitifs représentent « la quantification de l'effet d'une commande neuronale sur l'erreur motrice »(Abdelghani et coll.2008). Ils ont ensuite proposé que le système moteur fût en mesure de réviser les dérivés sensitifs et d'en déduire les composantes à l'aide d'un mécanisme nommé « supervision implicite ». Cette théorie de la supervision implicite permet d'expliquer comment le système moteur acquiert de nouveaux dérivés sensitifs et s'adapte à des tâches de dissociation visuomotrice.

Dans le but de vérifier leur théorie, Abdelghani et Tweed (2010) ont construit une tâche de pointage avec saut de cible dans chacun des essais. Les participants avaient la chance de pratiquer la dissociation sur l'ensemble des phases du mouvement volontaire. Ils ont utilisé une dissociation visuomotrice de type inversion complète et ont permis une adaptation dans un maximum de direction possible pendant des milliers d'essais. Leurs résultats sont diamétralement opposés aux résultats obtenus par Gritsenko et Kalaska (2010). Les résultats obtenus ont démontré une courbe d'adaptation au cours des 1000 premiers essais ainsi qu'une adaptation complète au niveau des 1000 derniers essais. Ils ont démontré que les derniers 1000 essais étaient aussi bien adaptés que les essais du groupe contrôle (**figure 1.7**). Dans son ensemble, les résultats ont permis de démontrer une adaptation simultanée des réponses d'initiation et de correction du mouvement. Ces résultats soutiennent que les participants parviennent à moduler leur mécanisme de correction à courte latence aussi bien que leur mécanisme d'initiation du mouvement. Les

conclusions de l'expérience d'Abdelghani & Tweed (2010) sous-entendent que le mécanisme, en plus d'être modulable, peut utiliser la même carte visuomotrice que le mécanisme d'initiation du mouvement. Ces conclusions appuient donc la deuxième hypothèse de Day et Lyon (2000), à l'encontre des résultats de l'étude de Gritsenko et Kalaska (2010).

Objectif de l'étude

L'objectif à long terme de ce projet est d'examiner les facteurs possibles qui peuvent expliquer les différences entre les apparents degrés d'adaptation des mécanismes de correction rapide en temps réel à des dissociations visuomotrices entre les résultats obtenus dans l'étude de Gritsenko & Kalaska (2010) et ceux d'Abdelghani & Tweed (2010). Les facteurs confondants possibles incluent les suivants :

1. Gritsenko et Kalaska (2010) ont utilisé une dissociation miroir autour de l'axe des Y, alors qu'Abdelghani & Tweed (2010) ont utilisé une inversion visuomotrice complète autour des axes X et Y.
2. Gritsenko et Kalaska (2010) n'ont utilisé que 3 cibles à atteindre ainsi qu'une position initiale commune à chaque essai, alors que les participants de l'étude d'Abdelghani et Tweed (2010) ont produit des mouvements d'atteinte continue d'une position initiale arbitraire à une nouvelle localisation aléatoire, qui devenait la nouvelle position initiale du mouvement suivant dans la séquence.
3. Les participants de l'étude de Gritsenko & Kalaska (2010) n'avaient accès à une rétroaction visuelle que pendant le mouvement ou après le mouvement, alors que les participants du projet d'Abdelghani & Tweed (2010) avaient une rétroaction visuelle de l'inversion en tout temps. Ainsi, ils étaient exposés à l'environnement inversé de manière continue.
4. Les participants de Gritsenko & Kalaska (2010) ont pratiqué leur dissociation visuomotrice miroir, sans saut de cible, pour un total d'environ 200 à 300 essais, avant l'intégration des sauts alors que les participants de l'étude de Abdelghani & Tweed (2010) pratiquaient l'initiation et la correction du mouvement dans la dissociation

pendant l'ensemble des essais. En effet, il y avait un saut de cible dans chacun des essais, pour un total de 4000 essais dans la pratique.

Dans le but d'examiner les multiples facteurs pouvant avoir influencés les résultats divergents, nous avons entraîné des participants pendant 5 jours, soit 5 blocs de 360 essais, dans le but d'adapter leur réponse motrice à une dissociation visuomotrice miroir ou à une inversion visuomotrice complète. Ils ont pratiqué les dissociations en produisant des mouvements dans 18 directions différentes séparées par 20° l'une de l'autre. L'information sur la position du curseur était disponible à tout moment pendant la pratique.

L'hypothèse évaluée au sein de cette étude soutient que s'il s'agit de deux mécanismes distincts, soit un pour l'initiation du mouvement et un pour la correction, la comparaison des deux réponses devrait démontrer une distinction marquée. Alors que si les deux réponses motrices sont en fait liées à un seul mécanisme, l'adaptation de la phase d'initiation devrait être généralisée à la correction, malgré la rareté de l'exécution.

Les résultats de l'analyse des réponses des participants au saut de cible seront décrits en détail dans une autre publication. Nous allons concentrer notre analyse ici sur la cinématique détaillée démontrant comment les participants ont appris les deux différentes dissociations visuomotrices.

Figure 1.1

Schéma du mouvement volontaire sous forme de fonction de transfert

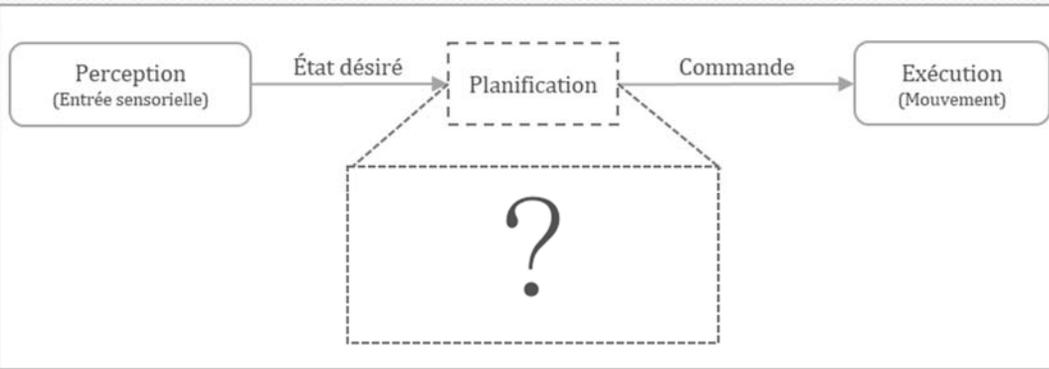


Figure 1.1 Schéma du mouvement volontaire sous forme de fonction de transfert

Représentation schématisé du mouvement volontaire selon une fonction de transfert. Une fonction de transfert utilise l'information entrante pour la transformer en information sortante. D'un point de vue du contrôle moteur, la fonction de transfert permet de récupérer l'information sensorielle et de la modifier en fonction de l'état désirée pour obtenir une commande motrice qui répond aux exigences de l'atteinte de l'objectif. Plusieurs études se penchent sur les mécanismes neuronaux impliqués dans la phase de planification ainsi que leur fonctionnement.

Figure 1.2

Schémas représentant les étapes de la production du mouvement volontaire

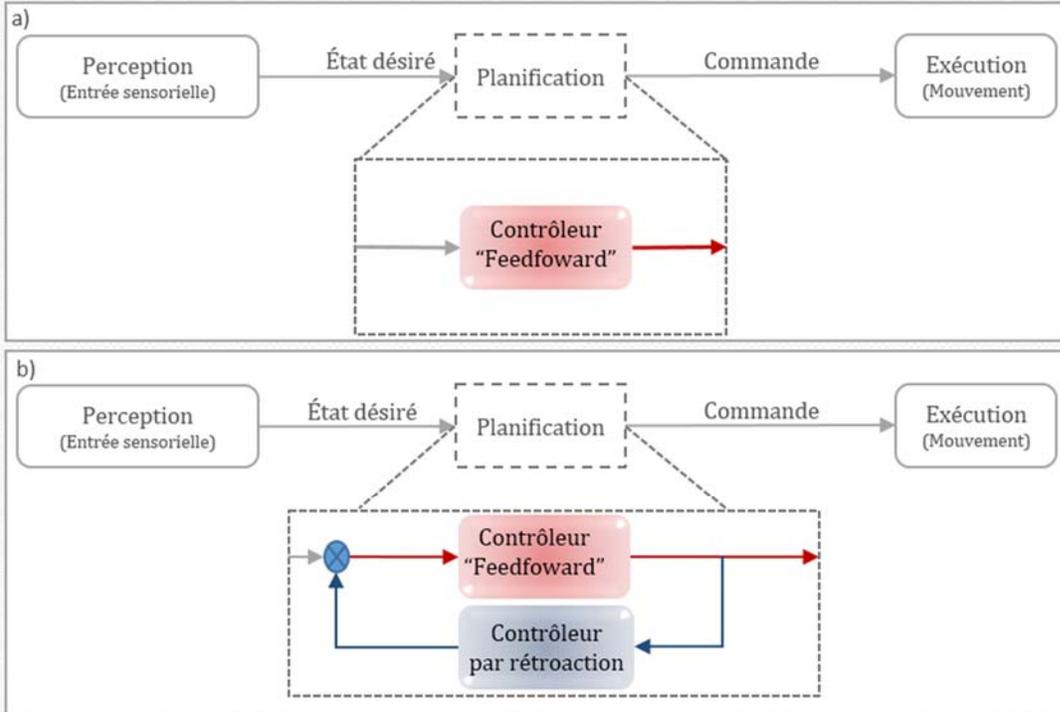


Figure 1.2. Schémas représentant les étapes de la production du mouvement volontaire

Modèle proposé dans la littérature provenant du domaine des théories du contrôle. Proposition d'un mécanisme de planification utilisant un système de contrôle par traitement de l'information sensorielle produit un plan complet avant l'exécution, contrôleur *feedforward* (a). Ce modèle implique que la commande motrice soit construite exclusivement avant l'initiation du mouvement, provoquant une difficulté à expliquer les corrections rapide de mouvement en temps réel. En réponse à l'impossibilité de corriger un mouvement en cours avec une simple boucle *feedforward* (carré et flèche rouge) mène à l'ajout d'une boucle rétroaction (carré et flèche bleu) (b). Cette boucle permet d'utiliser l'information sensorielle afin de modifier la commande motrice en cas d'erreur au cours du mouvement.

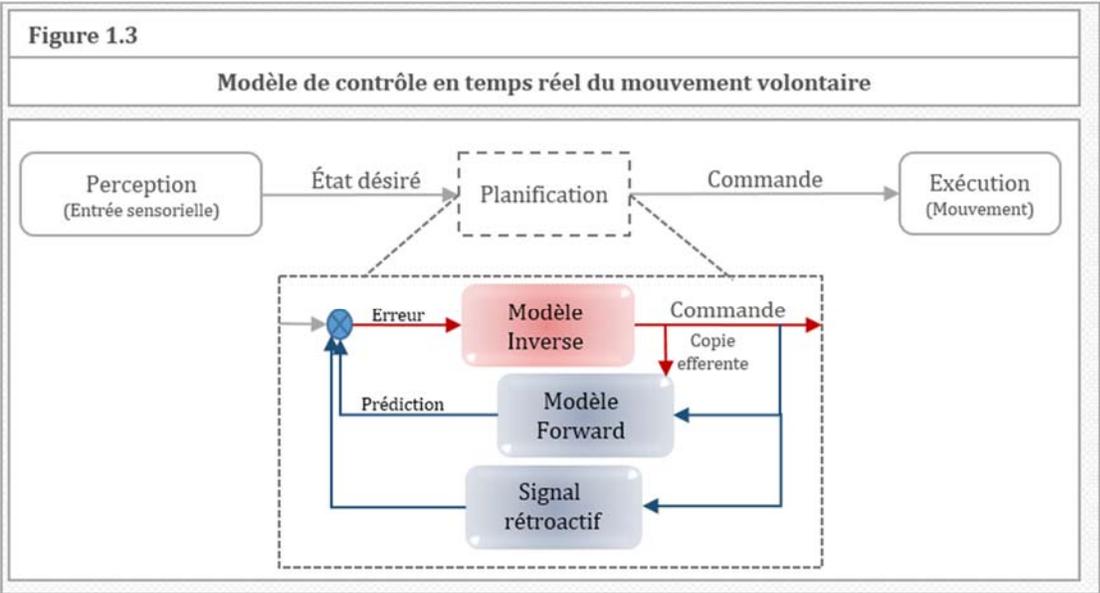


Figure 1.3 Modèle de contrôle en temps réel du mouvement volontaire
 Représentation des modèles impliqués dans la production d'un mouvement volontaire. Le modèle inverse est un modèle interne qui inclut les cartes visuomotrices acquises et envoie une commande motrice à partir de l'information sensorielle et l'état désiré. Ce signal est envoyé pour l'exécution du mouvement et une copie de cette commande est envoyée au modèle forward qui vont traiter cette information et prédire le résultat qu'aura la commande motrice sur l'état du système. En même temps, le système sensoriel envoie un signal sur l'état actuel du système. Les deux signaux seront traités et comparés afin d'évaluer s'il y a une erreur et si une correction doit être exécutée.

Figure 1.4

Représentation des tâches ainsi que la disposition des participants dans le projet de Day & Lyon (2000).

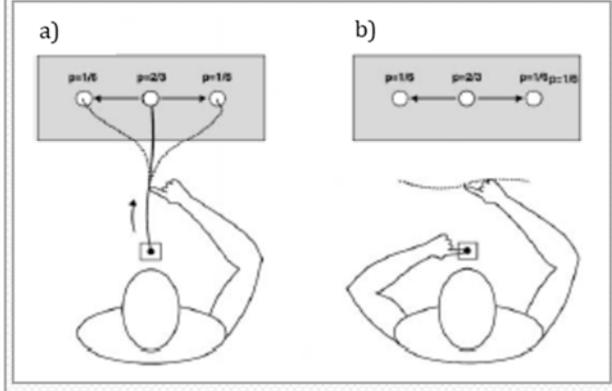


Figure 1.4 Représentation des tâches ainsi que la disposition des participants dans le projet de Day & Lyon (2000).

Représentation de la disposition de l'expérimentation pour la tâche d'atteinte (a) et pour la tâche de poursuite (b). Disposition des cibles ainsi que leur probabilité d'apparition selon la localisation (gauche 1/6, centre 2/3, droite 1/6) L'écran est disposé verticalement devant le participant. Day & Lyon (2000)

Figure 1.5

Tracés obtenus par deux participants dans les deux conditions pour les deux tâches

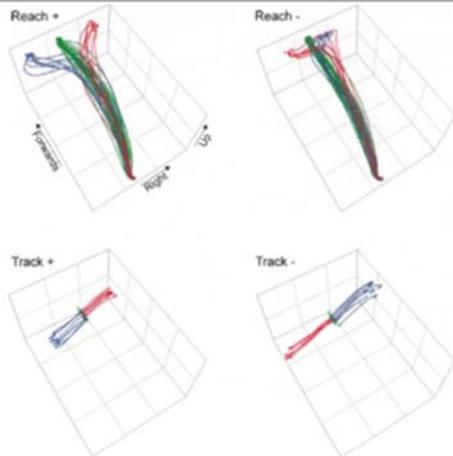


Figure 1.5 Tracés obtenus pour un participant dans les deux conditions pour les deux tâches. Superposition des trajectoires en une figure pour un seul participant dans chacune des conditions expérimentales. L'expérimentation contenait trois types d'essai, c'est-à-dire cible centrale stationnaire (ligne verte), ou produisait un saut vers la gauche (bleu) ou vers la droite (rouge) Cette analyse démontre que le participant produisait des mouvements adéquats en réponse au saut de cible pour la condition d'atteinte en direction de la cible (*reach +*) alors que la réponse corrective en direction opposée (*reach -*) présente des réponses à courte latence en direction de la cible pour ensuite être corrigé en fonction de la règle.

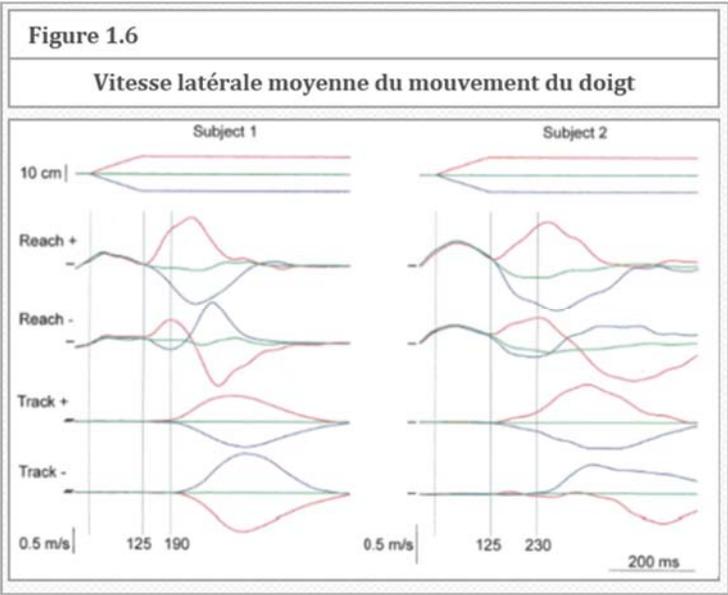


Figure 1.6 Vitesse latérale moyenne du mouvement du doigt

Analyse des résultats en fonction de la vitesse des trajectoires pour deux participants du projet de Day & Lyon (2000).

Vitesse latérale moyenne du mouvement du doigt dans le temps pour deux participants (Participant 1, Participant 2). Le premier tracé démontre le mouvement de la cible et les tracés suivant présentent les résultats obtenus pour les 4 conditions expérimentales. Démontrent la distinction des réponses correctives en condition d'atteinte en direction opposée pour les deux participants.

Figure 1.7

Moyenne de performance des participants

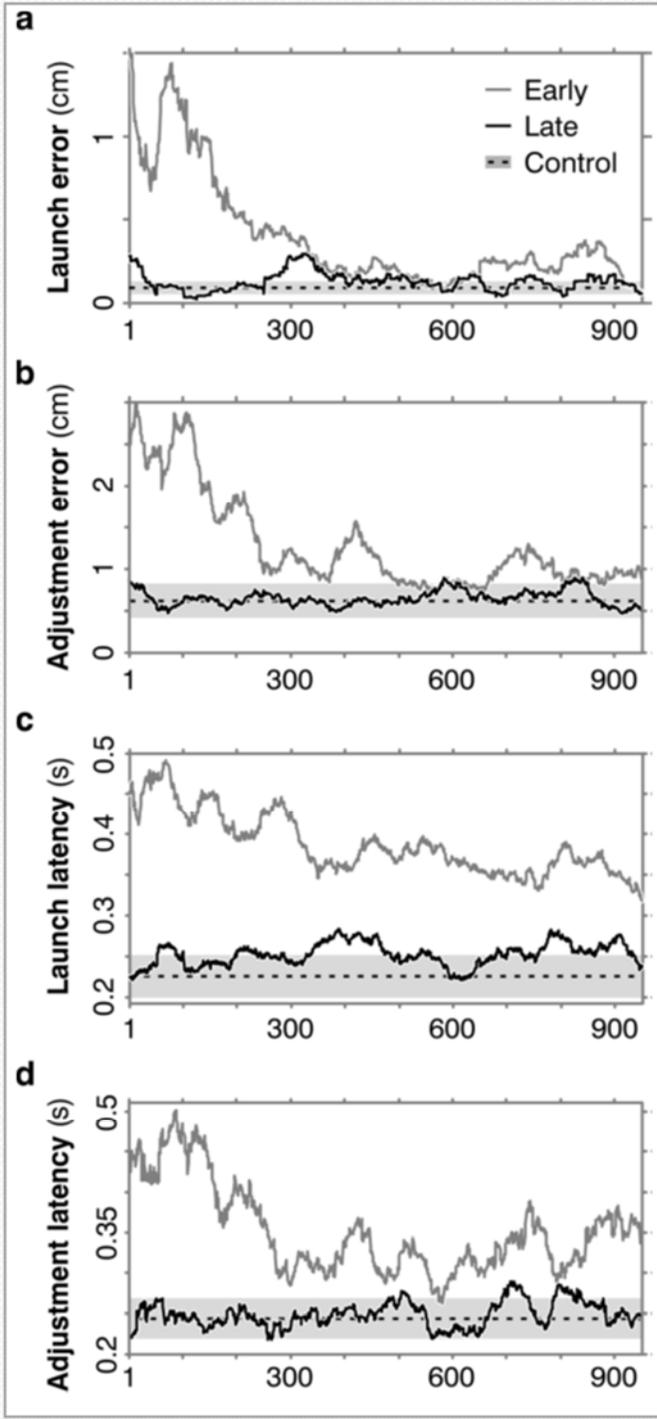


Figure 1.7 Moyenne des performances des participants
Moyenne des résultats obtenus pour chaque groupe de 50 essais pour les erreurs d'initiation (a), les erreurs d'ajustement (b), la latence d'initiation (c) ainsi que la latence d'ajustement (d). Chacun des graphiques présentent l'analyse des 1000 premiers essais (gris), des 1000 derniers essais (noir) ainsi que la moyenne (ligne achurée) et l'écart-type (bande grise) des résultats obtenus au cours de la séance contrôlent.

Abdelghani & Tweed (2010)

Chapitre 2 – Matériel et cadre méthodologique

Participants

Nous avons recruté un total de 20 participants (14 femmes, 6 hommes; âge moyen : 24 ans) droitiers, sans problèmes de santé, avec une acuité visuelle corrigée à normale pour participer à notre étude. Chacun des participants a, préalablement, donné son consentement à la suite de la lecture du formulaire de consentement. Une compensation financière, de 20 \$ par séance d'environ 1 h à 1 h 30, était accordée aux participants. Ils étaient informés de la possibilité de se retirer librement à tout moment de l'expérience s'ils en sentaient le besoin, et qu'aucune question ou justification de leur retrait ne leur était demandée. Le cas échéant, les participants auraient reçu une compensation financière pour les séances déjà effectuées. Afin d'assurer de ne pas créer un biais dans la performance, l'ensemble des participants recrutés était naïf quant aux objectifs précis de l'étude.

L'étude qui suit a été approuvée par le Comité d'éthique de la recherche en santé (CERFM -67[05] 4#170), affilié à la Faculté de Médecine de l'Université de Montréal. Elle était effectuée en accord avec les standards éthiques déterminés par le Comité.

Appareillage expérimental

Nous avons fait appel à un technicien informatique afin de produire le logiciel pour la tâche en langage Delphi. La tâche, qui sera expliquée dans les sections suivantes, était projetée par un moniteur LCD (VX924, Viewsonic, Walnut, CA) assez performant pour afficher les cibles avec un délai minimum de 3 ms. Ce moniteur était suspendu au-dessus d'un miroir semi-transparent afin de projeter la tâche sur un plan horizontal et permettre que la tâche soit exécutée sur un plan horizontal.

Enregistrement des données

Les mouvements d'atteinte étaient enregistrés grâce à une tablette numérique (GTCO CalComp, Columbia, MD; 0.915 m x 0.608m; précision : 0,127 mm) située sous le

miroir semi-transparent. La tablette numérique enregistrait le mouvement du stylet que le participant glissait doucement sur la tablette avec la main droite. Le logiciel a enregistré et emmagasiné la position du stylet à chaque 10 ms (100 Hz). Visuellement, le stylet était représenté par un curseur (cercle blanc) sur le moniteur dont l'information est réfléchiée dans le miroir semi-transparent. Le logiciel avait aussi pour fonction d'afficher les cibles à atteindre par les participants dont la disposition sera précisée dans la sous-section : Tâches.

Le miroir semi-transparent situé entre la tablette et le moniteur projetait la tâche. Cette disposition permettait d'assurer un contrôle de l'information visuelle disponible aux participants (**Figure 2.1**). Les participants étaient assis devant la tablette, et produisaient des mouvements sur la tablette avec le stylet. Ils n'apercevaient que l'affichage des cibles et du curseur (c'est-à-dire, la position du stylet). Un drap opaque noir était placé au-dessus du participant et sur la chaise afin d'éliminer les sources de lumière et empêcher la vision du bras à tout moment. Les mouvements du bras étaient représentés par un curseur de la forme d'un cercle blanc de 0.676 cm de diamètre. Les cibles à atteindre étaient représentées par des cercles jaunes de 1.143 cm de diamètre.

Tâches

Nous avons demandé à nos participants de produire des mouvements de pointage sur la tablette numérique placée devant eux de manière à leur permettre de produire des mouvements sur une surface horizontale, vers des cibles visuelles sans avoir accès à l'information visuelle sur la position de leur bras.

Séquence d'un essai sans saut de cible

La séquence des événements composant un essai sans saut de cible, soit la majorité des essais (324/360) est démontré à la **figure 2.2**. Chacun des essais débutait par l'apparition d'une cible centrale jaune « T0 » représentant la position de départ (**figure 2.2a**). Le participant avait pour directive d'atteindre la cible centrale avec le curseur et de maintenir la position (**Figure. 2.2b**) pour une période fixe de 500ms jusqu'à ce que « T0 » disparaisse et qu'une nouvelle cible jaune « T1 » (**Figure. 2.2c**) apparaisse en périphérie.

L'apparition de la cible « T1 » synchronisée à la disparition de la cible « T0 » indique au participant le moment de départ (**Figure. 2.2d**). Le minimum de temps de réaction accepté était de 100 ms, et le maximum de temps de réaction accepté était de 2000 ms (**Figure. 2.2e**). Une fois arrivés à la cible à atteindre (T1), les participants devaient maintenir le curseur dans la cible pour une durée de 50 ms (**Figure. 2.2f**). Ensuite, la cible T1 disparaît (**Figure. 2.2 g**) de manière synchrone avec la réapparition de la cible centrale (**Figure. 2.2 h**) indiquant au participant le moment de retourner à la cible centrale afin qu'un nouvel essai puisse débuter librement (**Figure. 2.2i**).

Séquence d'un essai avec saut de cible

De plus, le logiciel était construit de manière à introduire de très rares essais (36/360) dans lesquels la cible (T1) modifie sa position de 10° dans la direction horaire ou antihoraire, par rapport à la cible centrale. Ces rares essais avaient pour objectif de mesurer l'état de l'adaptation des mécanismes de correction des mouvements en temps réel. Lorsqu'un essai était programmé pour « sauter », ce saut avait lieu au moment où la trajectoire du participant sortait, passait la bordure de la cible centrale (**Figure. 2.2d1'—d3'**). La majorité des participants (14/20) se sont dits étonnés d'apprendre à la fin de leur participation à ce projet que la cible avait sauté lors de quelques essais pendant les séances, suggérant qu'ils n'ont pas perçu les changements de la position de la cible. Les autres participants (6/20) ont rapporté avoir cru à un problème intermittent dans le code de la tâche, sans être en mesure de décrire la nature des perturbations qu'ils ont détectées.

La séquence d'affichage de position des cibles, ainsi que la présence ou non des sauts, étaient prédéfinies de manière randomisée pour compléter un bloc de 360 essais. Cette même séquence était réutilisée pour chacun des participants et pour chacune des séances. Cette procédure visait à uniformiser la séquence de présentation de position de la cible pour l'ensemble des participants, et ce, en dépit de la présence de 18 directions de mouvements différents. Ainsi, il devient possible de moyenniser les données essai par essai à travers différents sujets, sans négliger le facteur de positionnement de la cible à atteindre (Donchin et coll.2003, Scheidt et coll.2001).

Dissociations visuomotrices

Afin d'étudier la plasticité des mécanismes d'initiation et de correction du mouvement, le logiciel a été construit de manière à permettre de contrôler l'information visuelle de la position du curseur (information visuelle sur la position du stylet) par rapport aux cibles. Ce type de manipulation de l'information visuelle permet de produire une dissociation visuomotrice, c'est-à-dire une dissociation entre l'information sensorielle reçue (la position du curseur) et la commande motrice (position du stylet). Dans chacune des dissociations, les participants devaient produire un mouvement d'atteinte, menant le curseur vers la cible, selon la dissociation qui leur était attribuée. Les dissociations étaient appliquées entre le mouvement du curseur et le mouvement du stylet.

En condition contrôle, la position du curseur correspondait à la position du stylet de manière colinéaire (**Figure 2.3a**). En d'autres mots, la position visuelle du curseur était représentative de la position ressentie du stylet.

En condition de dissociation miroir, le logiciel dissocie le mouvement du curseur par rapport à celui du stylet. Cette dissociation est une réflexion instantanée de la position du curseur du côté opposé à l'axe des Y du plan cartésien par rapport à la position du bras (stylet) (**Figure 2.3b**). La dissociation miroir prend donc la forme suivante : $(x, y) \rightarrow (-x, y)$. Ainsi, à la suite de l'application de cette dissociation, un mouvement du curseur vers une cible visuelle dans le cadran 1 d'un plan cartésien exigeait un mouvement du bras dans le cadran 2 du plan (**Figure 2.3b**), alors qu'un mouvement du curseur vers une cible dans le cadran 4 exigeait un mouvement du bras dans le cadran 3 du plan cartésien. Lorsque la cible apparaît à 0° (droite) relativement à la position centrale de départ, les participants doivent produire un mouvement de leur bras dans la direction opposée afin que le curseur bouge vers la position de la cible visuelle. Toutefois, ce type de dissociation implique aussi qu'au moment où la cible apparaît sur l'axe Y, c'est-à-dire à 90° ou 270° , le mouvement du bras et du curseur reprend une correspondance colinéaire.

Dans la condition de dissociation inverse, par contre, le logiciel appliquait une inversion complète des coordonnées, soit sur l'axe des X ainsi que sur l'axe des Y (**Figure 2.3c**). La dissociation inverse prend donc la forme suivante : $(x, y) \rightarrow (-x, -y)$ et

se représente par un mouvement du curseur tout en étant en relation linéaire inverse par rapport au mouvement du bras. C'est-à-dire que lorsque le curseur se déplace en direction du cadran 1, la main se déplace en direction du cadran 3. 3 (**figure 2.3c**).

Procédure de l'ensemble de l'expérimentation

Chacune des séances était composée d'un total de 360 essais, dont 36 essais comportaient des sauts de cible. L'expérimentation impliquait un total de 7 séances d'enregistrement de données.

Une première séance dans la condition contrôle avait pour but de mesurer la performance de base des participants. La séance débutait par la lecture du formulaire de consentement ainsi qu'une période de questions, afin d'assurer la bonne compréhension du participant. Quelques instructions étaient ensuite fournies au participant concernant les indicateurs de performance du logiciel. Les participants étaient avisés que ces indications avaient pour objectif d'assurer une certaine régularité entre les participants et que chacun des essais serait utilisé aux fins d'analyse. Les instructions étaient les suivantes : d'abord, on leur demandait de produire le mouvement le plus rapidement et précisément possible. On leur indiquait qu'il existe un code de couleur leur permettant d'avoir une rétroaction sur leur performance concernant la rapidité et la précision de leur exécution. Une fois parvenue à la cible à atteindre, celle-ci changeait de couleur selon la performance, une couleur verte indiquait que l'essai respectait les deux exigences, une couleur bleue indiquait que le mouvement était trop rapide (<100 ms), finalement, une couleur rouge indiquait que le mouvement était trop long (>2000 ms). Cette mesure a été prise afin d'assurer une certaine régularité dans la durée du mouvement, entre les participants. Il leur était aussi mentionné que si le mouvement manquait de précision, et ne restait pas dans la cible T1 pendant 50 ms et plus, c'est-à-dire glissait ou sortait trop rapidement, alors le logiciel modifierait la couleur de la cible pour magenta, afin d'indiquer le manque de précision. Ensuite, une fois installé, le participant amorçait son premier bloc de 360 essais. Bref, cette séance permettait aussi aux participants de se familiariser avec la tâche de pointage.

À la suite de cette première séance, les participants ont été divisés en deux groupes en fonction de la dissociation qui leur serait attribuée. L'attribution de la dissociation était faite de manière préalable au recrutement des participants. Les participants étaient avisés qu'il y aurait une modification à la tâche, mais que leur objectif restait le même, c'est-à-dire, mener le curseur, le plus rapidement et précisément possible dans la cible. Lors des 5 séances pratiques suivantes, les groupes se sont pratiqués à produire des mouvements d'atteinte guidés visuellement dont l'affichage visuel de la cible et du curseur a été dissocié des mouvements du bras (**Figure 2.4**). Finalement, chacun des participants a fait une séance de désadaptation.

Aucun participant n'a été informé de la dissociation qui lui était attribuée et de la stratégie motrice nécessaire pour la compenser.

Analyse des données

Calcul du début et de la fin du mouvement

De façon à déterminer le début du mouvement, nous avons utilisé un logiciel Delphi pouvant être en mesure de lire les données enregistrées au cours des séances. Les valeurs du début du mouvement ont été calculées à partir des courbes de vitesse générée par différentiation des valeurs (x, y) des coordonnées séquentielles de la main dans les trajectoires. Le logiciel détermine le début du mouvement à partir de la moyenne des valeurs de la pente, soit l'addition des coordonnées X au carré et Y au carré ($X^2 + Y^2$) avant l'apparition de la cible. Il détermine ensuite l'écart-type et utilise la valeur supérieure comme la valeur de début de mouvement. Une vérification visuelle et, si nécessaire, une correction manuelle du début du mouvement, de chacune des trajectoires a été fait par la suite afin de s'assurer d'éviter des erreurs de logiciel.

La fin du mouvement correspond au moment où le centre du curseur atteint l'intérieur de la cible (T1 ou T2) ou à la fin des 3000 ms allouées pour compléter un essai. Le logiciel Delphi exportait ensuite les données organisées dans un fichier Excel. Le fichier Excel contient la description de chacun des essais. Les informations disponibles pour chaque essai sont, le numéro séquentiel de l'essai dans le fichier, le type de dissociation

visuomotrice (contrôle, miroir ou inverse), la cible atteinte, l'angle de la cible par rapport à la cible centrale, le numéro de répétition de l'essai pour cette cible, le résultat (réussi ou non), le moment dans le temps où la cible (T1) est apparue, le moment dans le temps où le curseur est sorti du centre et le temps de début et de la fin du mouvement depuis le début de l'essai.

Temps de réaction et durée du mouvement

Les temps de réaction ont été calculés sur la même feuille Excel, en soustrayant le temps du début du mouvement de la valeur temporelle d'apparition de la cible T1. La durée du mouvement est calculée en soustrayant la valeur correspondant au début du mouvement, moment à celle de l'entrée dans la cible T1 (ou T2).

Analyse de la variabilité des trajectoires

Afin de déterminer la variabilité des trajectoires pour chacune des cibles lors des essais sans saut de cible enregistrés pendant une séance de la tâche, nous avons adapté une méthode d'analyse des trajectoires utilisée dans des études préalables (Georgopoulos et coll.1981, Messier & Kalaska 1999). Nous avons divisé chacune des trajectoires répétées dans une direction, en 49 points équidistants. Les positions équidistantes sont calculées en mesurant la longueur totale de chaque trajectoire entre le début et la fin du mouvement, divisant cette longueur par 50, et ensuite interpolant les coordonnées (x, y) des segments égaux le long de la trajectoire. Ceci nous donne 49 groupes de coordonnées (x, y) entre les positions initiale et finale pour tous les mouvements répétés vers une cible donnée. Nous avons calculé l'orientation et la longueur des axes majeurs et mineurs des ellipses encadrant 95 % des positions (x, y) pour chacun des 49 segments équidistants de l'essai (Georgopoulos et coll.1981, Messier & Kalaska 1999). Nous avons ensuite calculé l'aire de chacune des ellipses. La séquence de valeurs des aires des ellipses mesure le décours temporel de la variabilité spatiale le long des trajectoires répétées en fonction de la direction. Dans le but d'avoir une meilleure idée du décours temporel de l'adaptation au cours d'une séance, nous avons divisé les séances en trois sous-groupes de 120 essais et

avons répété l'analyse de variabilité des trajectoires pour les trois sous-groupes d'essais (voir section résultats).

Erreur directionnelle initiale

L'erreur directionnelle initiale correspond à la déviation par rapport à une trajectoire linéaire en direction de T1 à mesurer à 5 % de la longueur de la trajectoire du mouvement du bras de chacun des essais. Le logiciel calcule la nouvelle position angulaire du curseur par rapport à la position de départ puis soustrait cette valeur en degré à la valeur de la direction angulaire de la cible à atteindre. Ainsi, pour un mouvement devant aller à 10°, si l'on obtient une valeur de 20° comme position angulaire à 5 % de l'essai, on obtient une erreur de 10°. Afin d'éviter les difficultés liées au changement de signe, la valeur absolue de la position angulaire à 5 % de la trajectoire a été utilisée pour les analyses d'erreur.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été construites à partir du logiciel SPSS (IBM SPSS Statistics 20).

L'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées a été exécutée à partir de deux variables indépendantes, soit la direction du mouvement (18 niveaux) et la dissociation (2 niveaux). Cette analyse nous permettait de déterminer s'il existait des effets d'interactions entre la dissociation et la direction du mouvement. Lorsqu'un effet de direction et/ou de dissociation était repéré, nous avons produit des tests-t avec un échantillon indépendant, de façon à découvrir où se trouvent ces distinctions entre les deux groupes.

L'ensemble des analyses statistiques a été produit avec un seuil alpha de 0,01 (**). Toutefois, les résultats significatifs à un seuil alpha de 0,05 (*) et 0,001(***) ont été indiqués dans la section résultats.

Tout autre résultat a été présenté également dans le texte afin d'alléger le mémoire, puisque le nombre de niveaux de facteur produisait de très gros tableaux récapitulatifs pour peu de données significatives, toute chose étant égale, par ailleurs.

Figure 2.1

Représentation de la disposition de la tâche ainsi que la position du participant

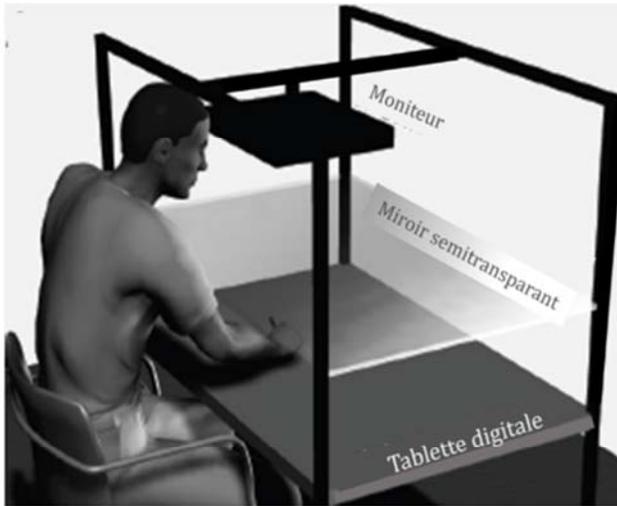


Figure 2.1 Représentation de la disposition de la tâche ainsi que la position du participant

Disposition du participant devant la tâche. Les cibles étaient projetées par le moniteur sur le miroir semi-transparent. Ce dernier bloquait la lumière afin d'assurer que le participant ne pouvait voir son bras droit qui lui permettait de déplacer le stylet sur la tablette digitale, sous le miroir semi-transparent.

Figure 2.2

Représentation d'un essai type avec et sans saut de cible

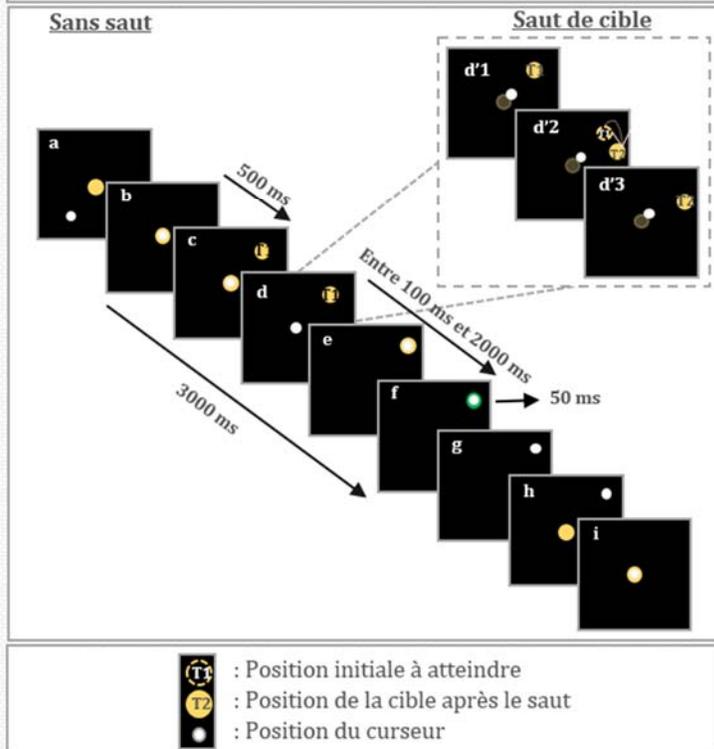
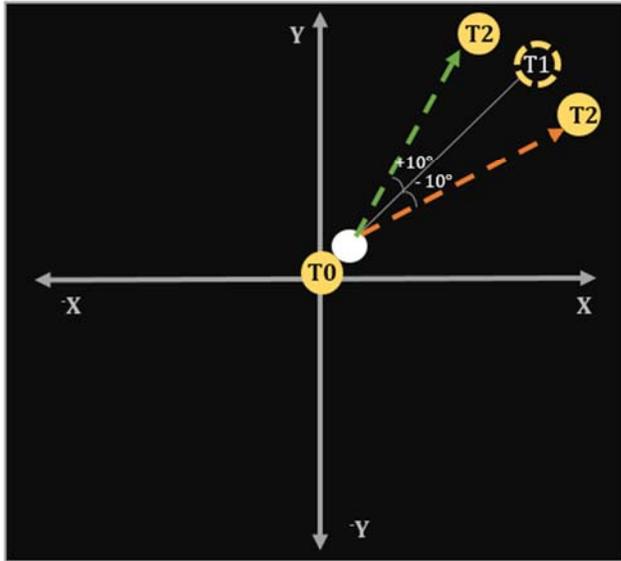


Figure 2.2 Représentation d'un essai type avec et sans saut de cible

Représentation d'un essai type avec et sans saut de cible. L'ensemble des étapes de l'essai (a-i) ainsi qu'une représentation de l'essai avec saut de cible (d'1 - d'3).

Figure 2.3

Représentation spatiale des sauts de cible

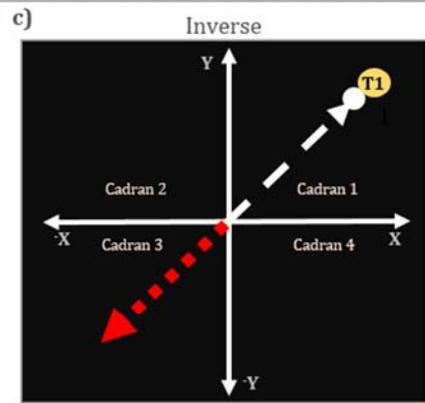
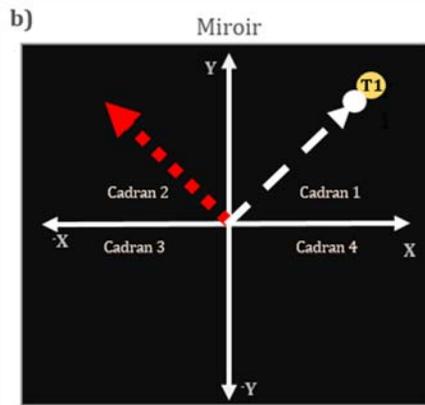
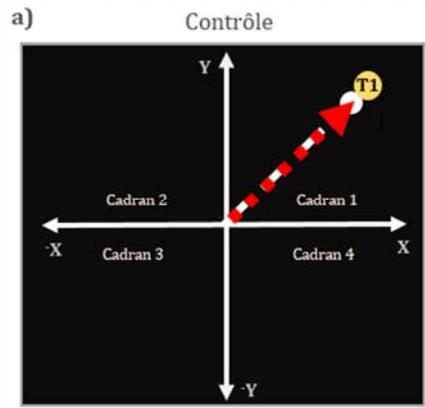


- | | | | |
|---|---------------------------------|---|--------------------|
|  | : Position initiale de la cible |  | : Saut horaire |
|  | : Position après saut de cible |  | : Saut antihoraire |
|  | : Position du curseur | | |

Figure 2.3 Représentation spatiale des sauts de cible
Représentation spatiale d'un saut de cible de +/- 10° en direction horaire (orangé) ou anti-horaire (vert).

Figure 2.4

Conditions expérimentales



- : Cible à atteindre
- : Position du curseur
- : Trajectoire du curseur
- : Trajectoire de la main

Figure 2.4 Représentation des différentes conditions expérimentales

Conditions expérimentales : contrôle (a), et deux dissociations visuomotrices (b, miroir ; c, inverse). Afin de faciliter l'interprétation, le mouvement du curseur (cercle blanc) est indiqué par une flèche achurée blanche et le mouvement de la main (stylet) par une flèche achurée rouge.

Chapitre 3 — Présentation et analyse des résultats

L'expérimentation liée à ce projet est construite en 3 phases distinctes. Une première phase consistait à obtenir des données de base sur les deux groupes expérimentaux. Constituée d'une seule séance, elle permet de familiariser les participants avec la tâche et l'instrument servant de curseur. L'analyse des résultats obtenus, permet de faire ressortir certaines caractéristiques cinématiques de mouvements du bras dans les conditions visuomotrices normales, c'est-à-dire, sans dissociation. Ces données serviront de mesure lors de l'analyse de la seconde phase de l'expérimentation. Ainsi, cette seconde phase consiste en 5 séances quotidiennes consécutives dans laquelle les participants doivent adapter leurs réponses motrices à la tâche en fonction de la dissociation du groupe auxquels ils appartiennent. Finalement, la dernière phase, la séance de désadaptation, permet de visualiser le temps nécessaire aux participants à revenir à une réponse motrice normale sans être interférer par la dissociation préalablement acquise.

Phase contrôle

Cinématique du mouvement

Les caractéristiques, du mouvement d'atteinte guidé visuellement, étudiées dans cette première analyse portent sur le déroulement spatial de réponses motrices. Les réponses motrices sont étudiées sous forme de trajectoire en réponse à l'apparition d'une cible à atteindre.

La figure 3.1 présente les trajectoires (gauche) ainsi que la variabilité spatiale de celles-ci (droite) pour un participant typique du groupe miroir (**figure 3.1a**) et du groupe inverse (**figure 3.1 b**). Elle démontre que pour les deux participants, la séance contrôle produit des trajectoires relativement linéaires et stables. Il y a une légère variabilité inter essai des voies spatiales des trajectoires vers une cible donnée. De plus, les trajectoires ont tendance à converger sur la position des cibles à la fin des mouvements, ce qui suggère que les sujets font des corrections des trajectoires lors de la phase terminale des mouvements à point avant d'arriver à la cible.

De façon à mesurer la variabilité des trajectoires, dans la **figure 3.1** (droite) nous avons divisé chacun des tracés à partir du début du mouvement jusqu'à la fin de l'essai en 49 points équidistants. Ensuite, nous avons regroupé les coordonnées (x, y) des premiers 49 points de chacun des essais pour une même direction en formant une ellipse rassemblant leur distribution spatiale, avec un coefficient d'intervalle de 95 %. Cette procédure de regroupement a été répétée pour les ensembles des coordonnées (x, y) du reste des 48 points le long des trajectoires, et pour l'ensemble des directions. En calculant l'aire des ellipses, on obtient une mesure de la variabilité spatiale inter-essai des points équidistants le long des trajectoires vers les différentes cibles. La variabilité moyenne d'une direction est calculée, en trouvant la moyenne de l'ensemble des ellipses pour la direction donnée. La moyenne globale de la variabilité dans une séance donnée est calculée en prenant ces 18 moyennes (18 directions) et en cherchant la moyenne ainsi que l'erreur standard à la moyenne. Cette analyse peut renfermer l'ensemble des trajectoires de chaque participant selon le groupe ou une seule selon ce qui est présenté.

Les analyses de la séance contrôle sont exécutées afin de mettre au jour la cinématique des mouvements produits par nos participants dans une condition contrôle ainsi que de déterminer si nos deux groupes se distinguent ou non pour cette première phase.

Dans un premier temps, nous avons étudié la variabilité globale moyenne, c'est-à-dire la somme des aires moyennes pour l'ensemble des ellipses, pour toutes les directions et moyennées pour l'ensemble des participants d'un même groupe est de $397 \pm 63 \text{ mm}^2$ pour le groupe miroir et de $446 \pm 53 \text{ mm}^2$ pour le groupe inverse. Ainsi, pour déterminer s'il existe une différence notable entre les deux groupes sur la variabilité spatiale des trajectoires, un test-t a été réalisé sur la variabilité des trajectoires, c'est-à-dire la somme des moyennes des aires des 49 ellipses pour l'ensemble des participants moyenné sur une direction particulière, de façon à déterminer s'il existe une différence significative entre les deux groupes. Le test des moyennes n'a révélé aucune distinction significative ($t = -0,591$; ddl = 18; $p = 0,562$), ce qui nous permet de conclure que les deux groupes ont des performances similaires sur le plan de la variabilité au cours de la séance contrôle, toute chose étant égale, par ailleurs (**tableau 3.1**).

Les **figure 3.2 et 3.3** présente la variabilité des trajectoires divisée en trois blocs de 120 essais afin de démontrer s'il y avait des changements de performance au cours de chacune des séances sélectionnées. La variabilité présentée le long des trajectoires permet d'observer que la variabilité spatiale maximale des mouvements se retrouve majoritairement dans la deuxième moitié de la trajectoire et diminue rapidement vers la fin des mouvements quand les trajectoires ont tendance à converger sur les cibles (voir **figure 3.1**). De plus, il est possible de constater que pour le participant miroir (**figure 3.2a**), la variabilité des trajectoires change légèrement entre les premiers 120 essais (bleu) et les derniers 120 essais (fuchsia) alors qu'au niveau de l'analyse de groupe la **figure 3.2 b** démontre une adaptation plus importante entre les trois segments. Toutefois, le participant inverse et le groupe inverse (**figure 3.3.**) présentent que peu de changement de variabilité pendant la première séance contrôle. À tout le moins, moins importante que celle du groupe miroir. Néanmoins, lors du dernier bloc de 120 essais, la variabilité spatiale des trajectoires a été assez similaire entre les deux groupes de sujets (**figure 3.2b 3.3b**).

Cette analyse des trajectoires au cours de la séance contrôle permet de soutenir que les mouvements d'atteinte guidés visuellement sont généralement exécutés de façon à produire une voie spatiale de déplacement de la main qui est relativement droite et peu variable dans l'espace.

Performances

La **figure 3.4** illustre la performance de base des deux groupes, représentée par les temps de réaction (**figure 3.4a**), la durée du mouvement (**figure 3.4 b**) ainsi que l'erreur directionnelle initiale (**figure 3.4c**).

En phase contrôle, le groupe miroir produit une réponse motrice avec un temps de réaction moyen de 346 ± 16 ms, comparativement au groupe inverse dont les temps de réaction sont de 344 ± 13 ms. La durée moyenne du mouvement pour le groupe miroir se situe à environ 631 ± 26 ms. Le groupe inverse termine ses mouvements en moyenne autour de 695 ± 29 ms. Au niveau de l'erreur directionnelle initiale, les participants du groupe miroir ne font que des erreurs de $7^\circ \pm 0,6^\circ$ comparativement au groupe inverse qui

produit des erreurs d'environ $7^\circ \pm 0,4^\circ$. Le **tableau 3.1** présente les résultats obtenus lors de l'analyse des moyennes (test-t) pour les trois indicateurs de performance. Aucun des tests intergroupes n'est ressorti de façon significative..

Ces résultats indiquent que les deux groupes de sujets ont des performances équivalentes en ce qui concerne la première phase de l'expérimentation, la phase contrôle. Ainsi, ils soutiennent la conclusion selon laquelle, les deux groupes proviennent de la même population générale.

Adaptation et désadaptation : les tendances générales de performance

Les **figures 3.5** et **3.6** illustrent certaines caractéristiques cinématiques du mouvement pour les deux participants typiques lors des 4 séances les plus révélatrices de l'expérimentation. Il s'agit de la première séance (contrôle), la première et la dernière séance de pratique ainsi que la séance finale de désadaptation. Les séances pratiques 2, 3 et 4 sont des séances à l'intérieur desquels les participants ont continué leur adaptation. Les valeurs qui nous intéressent ici sont liées à la réaction des participants lors de la mise en place de la dissociation et le degré d'adaptation finale à la dissociation. Après s'être familiarisé avec la tâche lors de la séance contrôle (**figure 3.5.a, 3.6a**), les participants ont ensuite fait une première séance de pratique sous conditions de dissociation visuomotrice (**figure 3.5 b, 3.6 b**). En effet, l'application d'une nouvelle règle, dissociant le mouvement du bras et du curseur, a produit un effet important sur plusieurs mesures de la performance des participants, qui est plus évident par une augmentation importante de la variabilité des trajectoires. Entre la séance pratique 1 et 5 (**figure 3.5c, 3.6 c**), les participants ont démontré une adaptation importante aux dissociations visuomotrices. Finalement, lors de la dernière séance de désadaptation sous les conditions normales (**figure 3.5d, 3.6d**), la performance des participants démontre une réadaptation rapidement menant à des résultats semblables à ceux observés lors de la première séance contrôle.

Une description plus détaillée de la performance d'un participant typique pour chacun des groupes sera illustrée dans la section suivante.

Adaptation

La seconde phase de l'expérimentation est la période d'adaptation à la dissociation visuomotrice pour l'ensemble des participants, cette phase implique un total de 5 séances de 360 essais exécutés en 5 jours consécutifs.

Première séance de pratique

Cinématique du mouvement

La **figure 3.7** illustre l'adaptation au cours de la séance pratique 1, essai après essai sur le plan de la variabilité moyenne, pour le groupe miroir (**figure 3.7a**) et le groupe inverse (**figure 3.7 b**). Une courbe d'apprentissage (**figure 3.8**), représentée par une courbe de moyenne glissante des valeurs de variabilité pour trois essais consécutifs, se dessine en montrant une plus grande variabilité dans les premiers essais qui diminue rapidement et se stabilise, en particulier pour le groupe miroir (**figure 3.7a, 3.8a**). Toutefois, le groupe inverse montre une diminution de la variabilité beaucoup plus précoce (**figure 3.7 b, 3.8 b**). En effet, les figures 3.7 et 3.8 b démontrent une réelle adaptation à la tâche avec dissociation par les deux groupes, tout en soulignant une distinction possible à faire entre les groupes.

Le **tableau 3.1** récapitule les données statistiques des deux groupes. La variabilité moyenne passe de 397 mm² à 8884 ± 1287 mm² pour le groupe miroir et de 446 mm² à 2996 ± 651 mm² pour le groupe inverse, entre la séance contrôle et la première séance pratique. L'observation d'une distinction entre les deux groupes est, encore une fois, soutenue par le test de comparaison des moyennes (Test-T) de la variabilité des trajectoires pour l'ensemble de la séance ($f = 5,005$, $p = 0,038$; $t = 4,084$, $ddl = 18$, $p = 0,001$).

Lors de la première séance d'adaptation, les participants ont souvent mentionné que la tâche devenait plus facile au cours du temps. Ces commentaires sont en accord avec la diminution de la variabilité des trajectoires lors des premiers essais (**figure 3.7, 3.8**). Ainsi, nous avons divisé la première séance en trois segments de 120 essais de façon à déterminer la progression des participants au cours de cette séance. Les **figures 3.9**

(participant miroir) et **3.10** (participant inverse) permettent de visualiser cette division pour les deux participants typiques. Les trajectoires montrent une distinction importante pour le participant miroir (**figure 3.9**) entre le premier et le dernier segment. Cette distinction apparaît aussi pour le participant inverse (**figure 3.10**), mais de manière plus réduite.

Afin d'examiner ces différences de variabilité du mouvement au niveau du groupe, les données des participants ont été reproduites sous forme de graphique en courbes et sont représentées dans les **figures 3.11 b** et **3.12 b** (notez le changement important de l'échelle de variabilité par rapport à la **figure 3.2** et **figure 3.3**). Ainsi, les données présentées démontrent une diminution importante de la variabilité spatiale entre chacun des trois segments d'essais de la première séance pour le participant miroir, alors que pour le participant inverse, l'adaptation se fait majoritairement entre le premier (bleu) et le deuxième segment (orange). En effet, pour le participant inverse, le second segment (orange) et le dernier (fuchsia) ne semblent pas démontrer une adaptation supplémentaire. Au niveau de l'analyse de groupe, les **figures 3.13 b** et **3.14 b** ont un profil d'adaptation relativement similaire à leur représentant.

Dans le but de déterminer si cette adaptation, au niveau de la variabilité spatiale, était significative entre les segments à l'intérieur de chacun des groupes, un ANOVA à mesures répétées pour les facteurs principaux segment (3 niveaux) et dissociation (2 niveaux) a été réalisé. Le test de Mauchly a d'abord révélé que la présomption de sphéricité n'a pas été rencontrée pour la variable segment ($X^2 [2] = 14,046$, ddl =2, $p = 0,001$) ainsi que l'interaction entre la dissociation/segment ($X^2 [2] = 11,732$, ddl =2, $p = 0,003$). Il n'a donc suffi que de corriger le degré de liberté à l'aide de l'estimation de la sphéricité Greenhouse-Geisser ($\epsilon = 0,547$ pour l'effet principal de segment et $\epsilon = 0,565$ pour l'effet principal d'interaction Dissociation*Segments).

Toujours en rapport avec la variabilité des trajectoires, un effet principal de dissociation est ressorti de façon significative. Les contrastes ont révélé une distinction importante entre les deux niveaux de la variable dissociations, $D (1,9) = 11,031$, $p = 0,009$. Ainsi, si on compare les résultats de la variabilité des trajectoires au cours de la première

séance de pratique, il y a une distinction à faire entre les deux groupes et à fortiori entre les deux dissociations.

Soulignons également qu'il y avait un effet principal de segment sur la variabilité, $D(1,095, 9,851) = 16,74$; $p = 0,002$. Le test de contraste comparait le segment 1 (essai 1 à 120) au segment 2 (essai 121 à 240), $D(1,9) = 14,312$, $p = 0,004$, ensuite le segment 2 (essai 121 à 240) avec le segment 3 (essai 241 à 360) $D(1,9) = 12,887$, $p = 0,006$. Ces résultats sont obtenus en intégrant les deux groupes ensemble. À cet égard, nous pouvons donc affirmer que le test des contrastes vérifie l'effet d'interaction entre les deux variables. Les tests ont démontré un effet d'interaction dissociation*segment sur la variabilité $D(1,130, 10,175) = 10,612$; $p = 0,007$. Les résultats démontrent également un effet d'interaction entre les deux groupes, à un seuil de signification de $p < 0,05$, en comparant les segments 1 et 2, $D(1,9) = 7,387$, $p = 0,024$ et entre le segment 2 et 3, $D(1,9) = 9,817$ $p = 0,012$. En d'autres termes, on retrouve un effet de pratique au cours de la première séance puisque les résultats démontrent des distinctions significatives entre les différents segments. Ce qui représente déjà après 120 essais que les participants des deux groupes ont des trajectoires significativement moins variables, et que cette amélioration est aussi vraie entre les deux derniers segments de la première séance.

Ces résultats suggèrent donc une adaptation entre les segments pour les deux groupes, mais d'une manière différente. Nous avons donc produit un test -t dans le but d'évaluer cette distinction entre les deux groupes. Nous avons obtenu une distinction significative entre les deux groupes au cours du premier segment, $F = 8,14$, $p = 0,011$; $t = 4,289$, $ddl = 18$, $p = 0,000$. Le segment 2 présentait une distinction significative avec un $\alpha = 0,05$, $F = 4,115$, $p = 0,58$; $t = 2,228$, $ddl = 18$, $p = 0,39$. Toutefois, le dernier segment ne montrait aucune distinction entre les deux groupes ($F = 1,695$, $p = 0,209$; $t = 1,296$, $ddl = 18$, $p = 0,211$). Brièvement, le test-t suggère jusqu'à concurrence de 240 essais que les deux groupes se distinguent par rapport au degré de variabilité des trajectoires. Ensuite, plus aucune distinction n'est possible, c'est-à-dire que les deux groupes réussissent leurs trajectoires avec une variabilité moyenne relativement similaire.

Effet de direction de mouvement sur la variabilité

La distinction entre les deux groupes au cours de la première séance pratique aurait aussi pu être affectée par la direction du mouvement. Dans le but de déterminer si un effet de direction pouvait être responsable de la variabilité, un ANOVA à mesures répétées incluant les segments et la direction ainsi que la dissociation (3 x 18 x 2) a été produit.

L'ensemble des présomptions à remplir a été rencontré pour l'ensemble des résultats rapportés ci-dessous. Cette analyse a permis d'établir un effet principal de direction sur la mesure de variabilité, $D(17, 153) = 5,025$; $p=0,000$ avec une puissance observée de 1,000. Ainsi qu'un effet d'interaction entre dissociation et direction sur la variabilité $D(17, 153) = 2,709$ $p = 0,000$, avec une puissance observée de 0,976. De plus, les résultats ont démontré un effet d'interaction entre segment et direction $D(34, 306) = 1,730$; $p=0,009$ avec une puissance observée de 0,981. Finalement, l'analyse des effets d'interaction significative entre chacune des variables, c'est-à-dire, un effet d'interaction des segments, de la direction et de la dissociation, a démontré à un $\alpha = 0,05$, $D(34, 306) = 1,526$; $p=0,035$ avec une puissance observée de 0,955. C'est-à-dire qu'au cours de la première séance, toutes les variables ont un effet sur la réponse des participants. Celles-ci ne peuvent être attribuées qu'à la dissociation. Il faut donc tenir compte de la direction du mouvement ainsi que du niveau de pratique du participant.

De façon à déterminer les directions causant ces différences intergroupes, nous avons réalisé un test -t pour chacun des segments. Les résultats ont révélé qu'il existe une distinction significative pour la plupart des directions à des seuils différents. Le **tableau 3.2** illustre l'ensemble des résultats pour chacune des directions en fonction des segments.

La **figure 3.15** illustre quant à elle les résultats pour chacune des cibles selon les trois segments. Tout d'abord, la variabilité des trajectoires dont les mouvements s'exécute le long des axes x et y, distingue les deux groupes seulement la partie supérieure par rapport à l'axe des x ($10^{\circ*}$, $90^{\circ*}$, $170^{\circ*}$) à un seuil $\alpha = 0,05$.

Par la suite, la variabilité des cibles représentant des mouvements en direction des diagonales démontre une distinction à des seuils plus bas ($** = \alpha 0,01$, $*** = \alpha 0,001$) pour les mouvements au centre des diagonales ($50^{\circ*}$, $130^{\circ**}$, $230^{\circ***}$ ainsi que $310^{\circ**}$) si on les

compare aux cibles qui se positionnent à leur côté (**figure 3.15**). Ceci indique que pour un des deux groupes, ces directions sont beaucoup plus variables que pour l'autre groupe. Les statistiques de groupes concernant les directions de ces différentes cibles démontrent que le groupe miroir a toujours des valeurs de variabilité moyenne plus haute que le groupe inverse (Direction : 50°, Moyenne Miroir : $17\,198,83 \pm 4368,52$ mm², Moyenne Inverse : $4519,53 \pm 1018,51$ mm²; Direction 130°, Moyenne Miroir : $21\,579,70 \pm 5804,25$ mm², Moyenne Inverse : $3734,15 \pm 957,79$ mm²; Direction 230°, Moyenne Miroir : $8385,55 \pm 1313,54$ mm², Moyenne Inverse : $900,58 \pm 110,92$ mm²; Direction 310°, Moyenne Miroir : $10\,058,74 \pm 2121,77$ mm², Moyenne Inverse : $1923,05 \pm 519,28$ mm²). Ces résultats pour le premier segment représentent la cinématique des trajectoires qu'il est possible d'observer sur les figures 3.8 et 3.9. Les moyennes des deux autres segments suggèrent peu de distinction entre les groupes selon les directions.

Ces analyses de la cinématique du mouvement au cours de la première séance de pratique démontrent, d'une part, que les participants de chacun des groupes se sont effectivement adaptés de manière significative au cours de la première séance, mais que l'adaptation, sur le plan de la linéarité des tracés, est différente en fonction de la dissociation qui leur est attribuée. D'autre part, elle permet de souligner la présence d'une distinction dans la rapidité de l'adaptation, entre les deux groupes. Toutefois, cette adaptation devient similaire dans la majorité des directions avant la fin de la première séance, jusqu'à ce que les deux groupes ne présentent plus de distinction significative.

Performances des participants

Les **figure 3.16 et 3.17** illustrent la courbe d'adaptation et la courbe de tendance (moyenne mouvante en 3 essais consécutifs) des deux groupes (miroir ; figure 3.16; inverse figure 3.17) pour les différentes mesures de performance utilisée dans ce projet. Les profils de tendance, indiquée par une courbe de moyenne glissante, démontrent une tendance similaire à celle obtenue pour la variabilité (**figure 3.8, 3.9**).

Les deux groupes présentent une adaptation très similaire au niveau du temps de réaction (**figure 3.16a, b**). Les deux courbes d'adaptation démontrent que le groupe inverse (**figure 3.16 b**) semble avoir une amélioration beaucoup plus rapide que le groupe

miroir (**figure 3.16a**). Le temps de réaction moyen, entre la séance contrôle et la première séance de pratique, pour chacun des groupes augmente de 347 ± 16 ms à 387 ± 28 ms pour le groupe miroir et de 344 ± 13 ms à 377 ± 14 ms pour le groupe inverse. Ces résultats n'ont révélé aucune distinction significative lors de l'analyse par test-t comparant les temps de réaction moyens des deux séances au niveau intragroupe (Miroir : $t = -1,349$, ddt = 18, $p = 0,194$; Inverse : $t = -1,686$, ddt = 18, $p = 0,109$) et intergroupe ($t = 0,33$, ddt = 18, $p = 0,75$).

Les moyennes relatives à la durée du mouvement au cours des essais, montrent que le groupe miroir (**figure 3.16c**) présente une première phase d'augmentation de la durée puis une seconde phase d'amélioration jusqu'à la fin des essais. La courbe laisse suggérer que l'adaptation de la durée du mouvement continuerait à s'effectuer si l'on augmentait le nombre d'essais dans la séance. Toutefois, le groupe inverse (**figure 3.17a**) ne démontre pas une courbe aussi franche que celle du groupe miroir. En effet, une légère augmentation de la durée du mouvement est perceptible ainsi qu'une amélioration au cours des essais, mais la courbe de tendance par moyenne glissante est plus linéaire. La durée moyenne du mouvement, entre la séance contrôle et la première séance pratique passe de 631 ms à 1277 ± 44 pour le groupe miroir et de 695 ms à 1280 ± 59 ms pour le groupe inverse. Les résultats du test-t sur le plan intragroupe montre que la durée du mouvement a significativement augmentée pour les deux groupes à un seuil $\alpha = 0,001$ (Miroir : $t = -12,623$, ddt = 18, $p = 0,000$; Inverse : $t = -8,822$, ddt = 18, $p = 0,000$). Encore une fois, sur le plan intergroupe, les résultats statistiques se sont avérés négatifs ($t = -0,04$, ddt = 18, $p = 0,965$).

Quant aux valeurs de l'erreur directionnelle initiale, le groupe miroir (**figure 3.17b**) semble produire des erreurs plus importantes que le groupe inverse (**figure 3.17c**). Il démontre toutefois une belle adaptation au cours des 50 premiers essais, alors que le groupe inverse démontre une adaptation globale, mais beaucoup de variation tout au long des essais. Néanmoins, les erreurs directionnelles initiales du groupe inverse apparaissent dans leurs ensembles plus petites que celles du groupe miroir, toute chose étant égale, par ailleurs. L'erreur directionnelle initiale, entre la séance contrôle et la première séance pratique, passe de $6,85^\circ$ à $35,62^\circ \pm 4,65^\circ$ pour le groupe miroir et de

6,989° à 23,87° ± 3,89° pour le groupe inverse. La comparaison des moyennes intragroupes suggère un effet de la dissociation sur les erreurs directionnelles initiales du groupe miroir, $t = -6,131$, $ddl = 18$, $p = 0,000$ $\alpha = 0,001$ ainsi que pour le groupe inverse $t = -4,319$, $ddl = 9,175$, $p = 0,002$ $\alpha = 0,01$. Il faut ainsi noter que le test de Levene s'est avéré significatif pour le groupe inverse, nous avons donc dû utiliser les valeurs de l'hypothèse de variance inégale. Finalement, le test-t intergroupe n'a pas relevé de distinction significative pour l'erreur directionnelle initiale ($t = 1,939$, $ddl = 18$, $p = 0,068$).

Comme une distinction entre les deux groupes s'est présentée au niveau de l'analyse de la variabilité en fonction de la direction, nous avons réalisé la même analyse pour chacun des indices de performance. Les **figures 3.18 à 3.20** illustrent les résultats obtenus pour chacune des indices de performance en fonction des différentes directions du mouvement. Toutefois, les tests-t n'ont révélé aucune distinction pour les variables temps de réaction (**figure 3.18 b**) et durée du mouvement (**figure 3.19 b**). Cependant, les résultats obtenus au même test pour l'erreur directionnelle initiale (**figure 3.20**) illustrent une distinction significative entre les deux groupes pour les cibles suivantes : cible 230° ($t = 5,676$, $ddl = 18$, $p = 0,000$ $\alpha = 0,001$), cible 250° ($t = 2,307$, $ddl = 18$, $p = 0,000$ $\alpha = 0,001$) à un seuil $\alpha = 0,05$, cible 290° ($t = 4,602$, $ddl = 11,229$, $p = 0,000$ $\alpha = 0,001$), cible 310° ($t = 2,493$, $ddl = 18$, $p = 0,023$ $\alpha = 0,05$), ainsi que la cible 330° ($t = 2,972$, $ddl = 18$, $p = 0,008$ $\alpha = 0,01$). Ces résultats peuvent être également observés dans la **figure 3.20 b**. Ces résultats suggèrent que les deux groupes ont des performances relativement similaires autant au niveau des temps de réaction que de la durée du mouvement pendant la première séance de pratique avec les dissociations visuomotrices. La seule variable permettant de les distinguer serait l'erreur directionnelle initiale.

Dernière séance pratique

Cinématique du mouvement

La séance pratique 5, la dernière séance de pratique, est analysée dans le but de vérifier si après 5 séances de pratique quotidiennes et consécutives, les deux groupes se sont adaptés à la dissociation et si cette adaptation est similaire entre les deux groupes.

Les **figures 3.5** et **3.6** montrent l'amélioration des profils ainsi que de la variabilité des trajectoires pour les participants typiques de chacune des dissociations. De façon à examiner davantage cette adaptation, les **figures 3.11c** et **3.12c** montrent la variabilité des trajectoires moyennées sur les trois segments de 120 essais, au cours de la séance pratique 5. Ces figures permettent de confirmer les progrès des deux participants entre la première séance de pratique et la dernière. Au niveau des analyses de groupe, les **figures 3.13c** et **3.14c** présentent l'adaptation entre la séance pratique 1 et la séance pratique 5 pour chacun des segments pour le groupe miroir (**figure 3.13c**) et le groupe inverse (**figure 3.14c**). En comparant la variabilité de la dernière séance de pratique avec la première, on peut examiner que les trajectoires sont largement moins variables pour les deux groupes.

L'analyse statistique des groupes sur la variabilité moyenne montre que celle-ci diminue de $8884,38$ à $1492,87 \pm 416,53$ mm² pour le groupe miroir et de $2995,66$ mm² à $1095,18 \pm 174,63$ mm² pour le groupe inverse, entre la première et la dernière séance pratique (**tableau 3.1**). Les ANOVA n'ont révélé aucune distinction intragroupe ou intergroupe significative en fonction de la direction du mouvement (localisation des cibles) pour la séance 5. Ainsi, de manière très intéressante, l'analyse des moyennes intergroupe ne permet plus de conclure à une différence entre les deux groupes ($t = 0,88$, ddl = 18, $p = 0,22$). De plus, aucune distinction n'a pu être révélée en fonction de la direction du mouvement.

Performance des participants.

La **figure 3.18c**, démontre les temps de réaction moyen des participants du groupe miroir et inverse en fonction des directions. La moyenne des temps de réaction pour le groupe miroir est alors de $386,89 \pm 27,80$ ms et pour le groupe inverse de $376,70 \pm 14,33$ ms. Les analyses de variance ont toutefois permis de découvrir que certaines cibles ont des moyennes de variabilité significativement différentes comparées à d'autres, sans tenir compte du groupe. La **figure 3.19c** illustre les graphiques de la durée moyenne du mouvement pour les différentes cibles et ce, pour les deux groupes. La durée moyenne du mouvement pour le groupe miroir est de $857,82 \pm 49,68$ ms pour la dernière séance de

pratique et de $987,09 \pm 58,59$ ms pour le groupe inverse. La **figure 3.20c** illustre les graphiques de l'erreur directionnelle initiale moyenne pour les différentes cibles et ce, pour les deux groupes. L'erreur directionnelle initiale moyenne pour le groupe miroir est de $18,73^\circ \pm 5,08^\circ$ pour la dernière séance de pratique et de $11,39^\circ \pm 0,82^\circ$ pour le groupe inverse.

Encore une fois, le **tableau 3.1** illustre les résultats de l'analyse intergroupe des moyennes qui ne sont toujours pas significatives pour les trois indices, c'est-à-dire temps de réaction ($t = -1,271$, $ddl = 18$, $p = 0,222$), durée du mouvement ($t = -1,683$, $ddl = 18$, $p = 0,110$) ainsi que pour l'erreur directionnelle initiale ($t = 1,426$, $ddl = 18$, $p = 0,186$).

Séance de désadaptation

Lors de cette dernière séance, les participants s'attendent à une séance similaire aux 5 dernières. Aucune information ne leur est fournie sur la restauration du lien entre le mouvement du bras et celui du curseur. De manière intéressante, plusieurs participants ont rapporté qu'ils savaient quoi faire, mais n'arrivaient pas à le faire. Cette période d'incertitude dure toutefois que le temps de quelques essais avant de revenir à des réponses similaires à celles obtenues au cours de la séance contrôle.

Cinématique du mouvement

Ces affirmations se reflètent dans les tracés des trajectoires de la séance de désadaptation de chacun des participants typiques. Les **figures 3.21** et **3.22** représentent ces trajectoires ainsi que leur variabilité au cours de la séance de désadaptation. La séance a été divisée en deux segments, un premier contenant les essais 1 à 54 et un second pour les essais 55 à 360. Ces figures permettent de visualiser que la variabilité augmentée pour certaines directions de mouvement au cours de cette séance n'est due qu'à quelques rares essais (indiqués en rouge) débutants dans la mauvaise direction. Ces quelques trajectoires se retrouvent principalement au début de la séance. La variabilité groupe miroir pour l'ensemble de la dernière séance, est de $1213,42 \pm 237,25$ mm² et pour le groupe inverse $841,81 \pm 206,02$ mm² (**tableau 3.1**). Il était très intéressant de constater qu'entre la dernière séance de pratique et la séance d'adaptation, aucune distinction significative

n'a été relevée à l'intérieur des groupes (Miroir : $t = 0,583$, $ddl = 18$, $p = 0,567$; Inverse : $t = 0,938$, $ddl = 18$, $p = 0,361$). De plus, les résultats obtenus avec le test de comparaison des moyennes intergroupes indiquent un retour à des performances similaires ($t = 1,183$; $ddl = 18$; $p = 0,252$).

Performances des participants

Les variables représentant la performance des participants reviennent à des valeurs près de la séance contrôle. Les différences entre les groupes s'atténuent autant pour les temps de réaction (**figure 3.18d**) que pour la durée du mouvement (**figure 3.19d**). Le temps de réaction est de $313,74 \pm 12,32$ ms pour le groupe miroir et de $344,44 \pm 24,45$ ms pour le groupe inverse. Le **tableau 3.1** indique qu'aucune distinction n'est présente entre les deux groupes sur cette variable pendant la séance de désadaptation ($t = -1,121$, $ddl = 18$, $p = 0,28$).

La durée moyenne du mouvement pour le groupe miroir revient à $649,99 \pm 34,72$ ms et pour le groupe inverse à $707,42 \pm 40,62$ ms. Le test-t sur la durée du mouvement n'indique toujours aucune distinction entre les groupes ($t = -1,075$, $ddl = 18$, $p = 0,297$) (**Tableau 3.1**).

Finalement, l'erreur directionnelle initiale moyenne est de $11,08 \pm 0,82$ ms pour le groupe miroir et de $10,07 \pm 1,31$ ms pour le groupe inverse. Encore une fois, aucune distinction n'est apparue comme étant significative sur cette dernière indication de performance au niveau du test-t ($t = 0,658$, $ddl = 18$, $p = 0,519$). Comme l'erreur directionnelle initiale démontrait une distinction de performance intergroupe en fonction de la direction, nous avons produit une comparaison entre les deux groupes en fonction de la direction pour cette dernière séance. Les résultats de cette analyse n'ont révélé qu'une distinction significative pour deux directions, la cible impliquant un mouvement à 150° ($t = 4,176$, $ddl = 18$, $p = 0,001$ $\alpha = 0,001$) et 310° ($t = 2,220$, $ddl = 18$, $p = 0,04$ $\alpha = 0,05$).

Récapitulation

L'ensemble des analyses produites démontre que la variabilité des trajectoires est la mesure qui distingue le plus les deux groupes. Dans cette mesure, on retrouve des différences significatives entre les moyennes des groupes pour plusieurs directions. Toutefois, ces distinctions s'atténuent rapidement au cours de la première séance de pratique.

De façon à permettre une meilleure visualisation globale des résultats obtenus pour les 4 séances, ainsi que les 18 directions, nous avons reproduit les **figures 3.4** et **3.18** à **3.20** en coordonnées polaires plutôt que graphique à barres (**figure 3.21** et **3.22**). En effet, les **figures 3.21** (groupe miroir) et **3.22** (groupe inverse) résument les résultats obtenus pour chacune des variables liées à la performance par les deux groupes en fonction des séances choisies. Ce type d'organisation de la présentation des données permet de bien établir les différences entre les séances pour chacune des directions. La **figure 3.23a** montre une légère adaptation des temps de réaction. La forme circulaire de la courbe suggère une adaptation relativement équivalente en fonction des directions. La forme de la courbe représentant la durée du mouvement (**figure 3.23 b**) suggère que le temps nécessaire pour produire le mouvement était plus long pour les cibles le long de l'axe que forment les cibles 110° et 290°, sans toutefois être significativement différentes. De plus, la forme « étoilée » de la courbe représentant l'erreur directionnelle initiale (**figure 3.23c**) suggère des erreurs plus importantes pour les cibles impliquant un mouvement en direction diagonale par rapport aux axes x et y, sauf pour les cibles dans le premier cadran (30°, 50° et 70°).

Le groupe inverse présente des résultats similaires pour le temps de réaction (**figure 3.24a**) et pour la durée du mouvement (**figure 3.24 b**). Toutefois pour les erreurs directionnelles initiales, il semble que les participants font des erreurs plus importantes pour les cibles situées dans les cadrans supérieurs et particulièrement pour les mouvements autour de l'axe y.

Figure 3.1

Variabilité des trajectoires en fonction de la direction du mouvement au cours de la séance contrôle

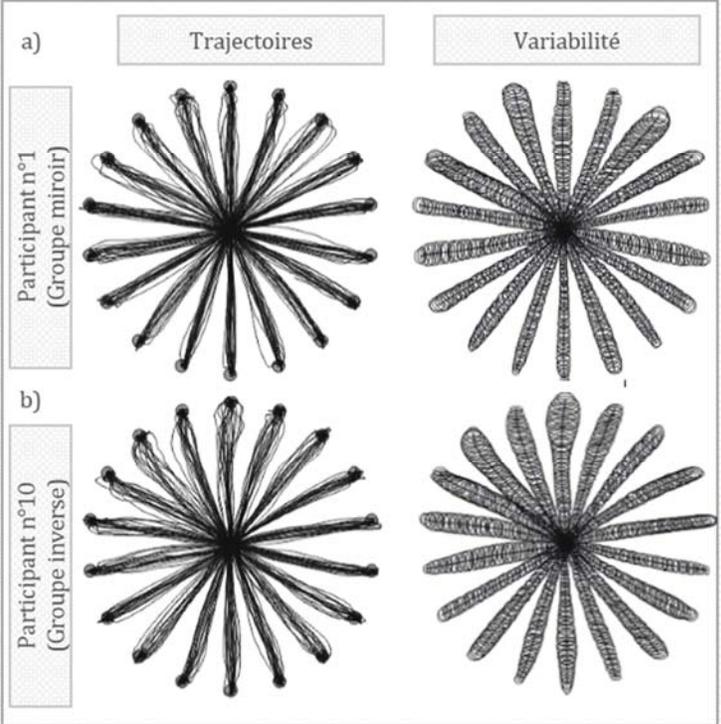


Figure 3.1. Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la séance contrôle. Superposition de l'ensemble des trajectoires (gauche) réalisés par un participant pour chacune des dissociations visuomotrices (a, miroir; b, inverse) ainsi que la variabilité des trajectoires aux 49 positions équidistantes des trajectoires (droite),

Figure 3.2

Variabilité moyenne le long des trajectoires pour le groupe miroir complet (n = 10) ainsi qu'un participant (n°1)
Séance contrôle.

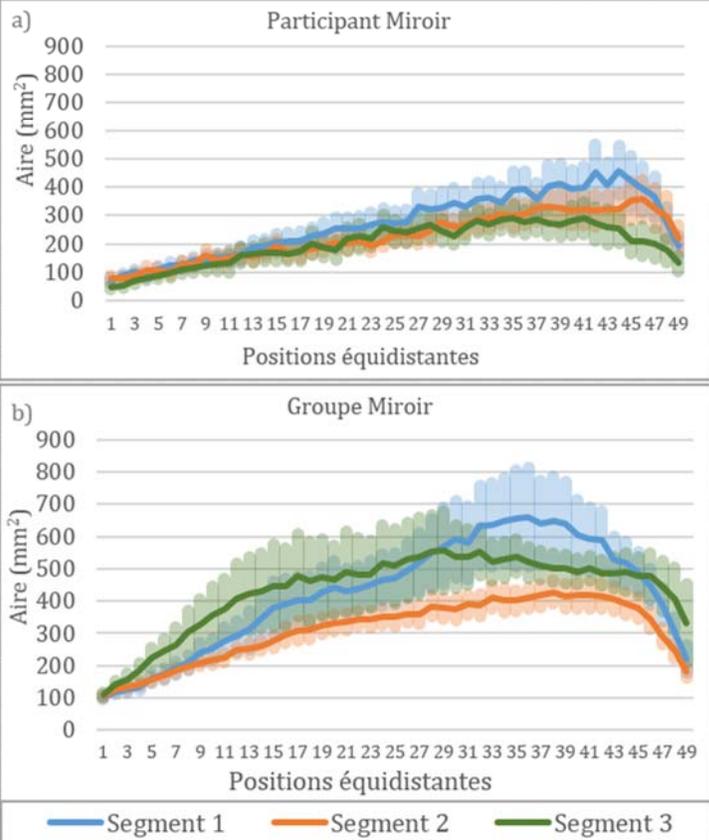


Figure 3.2. Variabilité moyenne le long des trajectoires pour le groupe miroir complet (n = 10) ainsi qu'un participant (n°1) Analyse de la variabilité spatiale le long des trajectoires pour un participant (participant 1) appartenant au groupe miroir (a) ainsi que pour le groupe miroir (n=10) entier (b). Notez que la présence d'une importante variabilité intra-groupe ne permettait pas de faire ressortir un participant typique du groupe.

Figure 3.3

Variabilité moyenne le long des trajectoires pour le groupe inverse complet (n = 10) ainsi qu'un participant inverse complet (n°10) Séance contrôle.

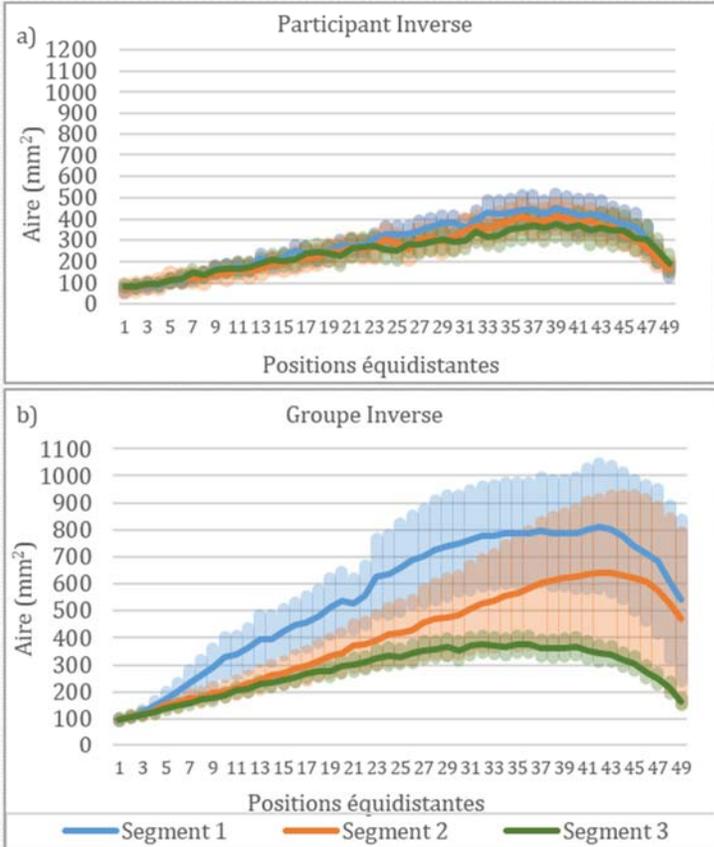


Figure 3.3 Variabilité moyenne le long des trajectoires pour le groupe inverse complet (n = 10) ainsi qu'un participant (n°10) Séance contrôle.

Analyse de la variabilité spatiale le long des trajectoires pour un participant (participant 10) appartenant au groupe inverse (a) ainsi que pour le groupe inverse (n=10) entier (b). Notez que la présence d'une importante variabilité intra-groupe ne permettait pas de faire ressortir un participant typique du groupe.

Figure 3.4

Comparaison de la performance moyenne entre les groupes au cours de la séance contrôle en fonction de la position de la cible.

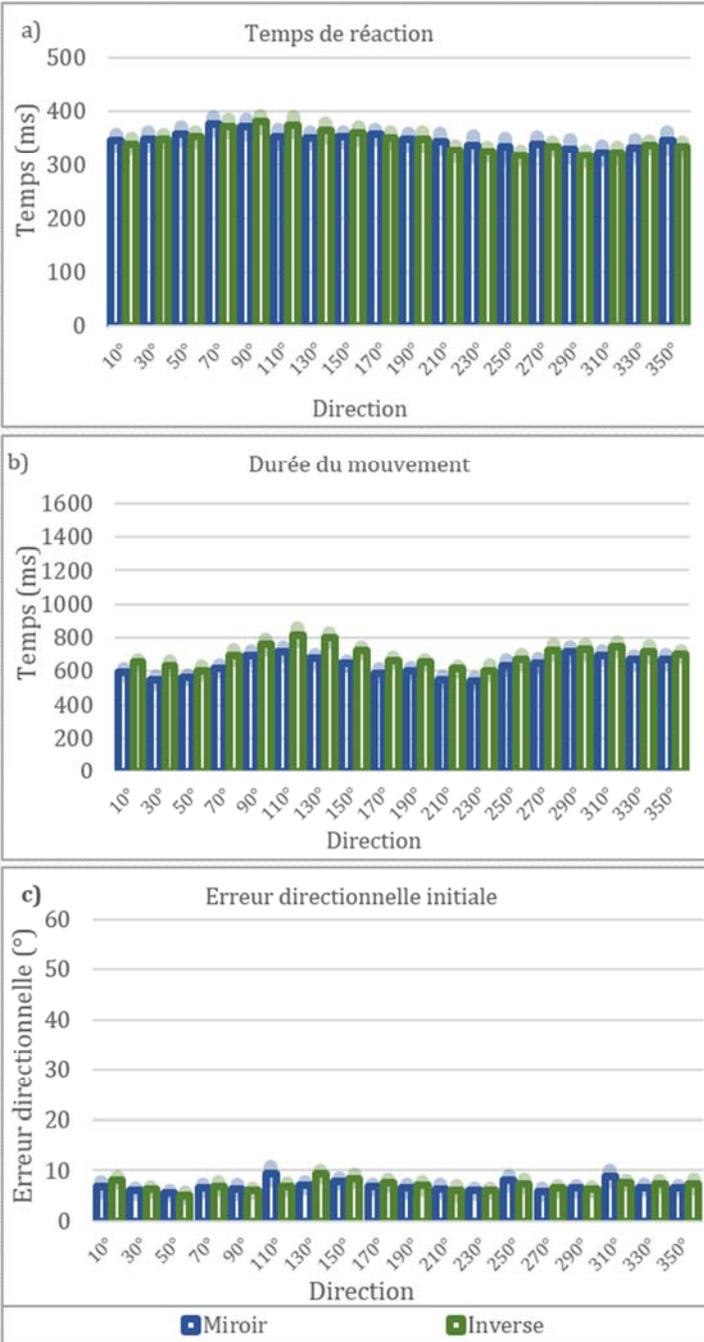


Figure 3.4 Comparaison de la performance entre les groupes au cours de la séance contrôle.

Comparaison de la performance (a, temps de réaction; b, durée du mouvement ; c, erreur directionnelle initiale) entre les groupes (miroir : bleu, inverse : vert) au cours de la séance contrôle pour chacune des directions du mouvement.

Figure 3.5

Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°1) du groupe miroir

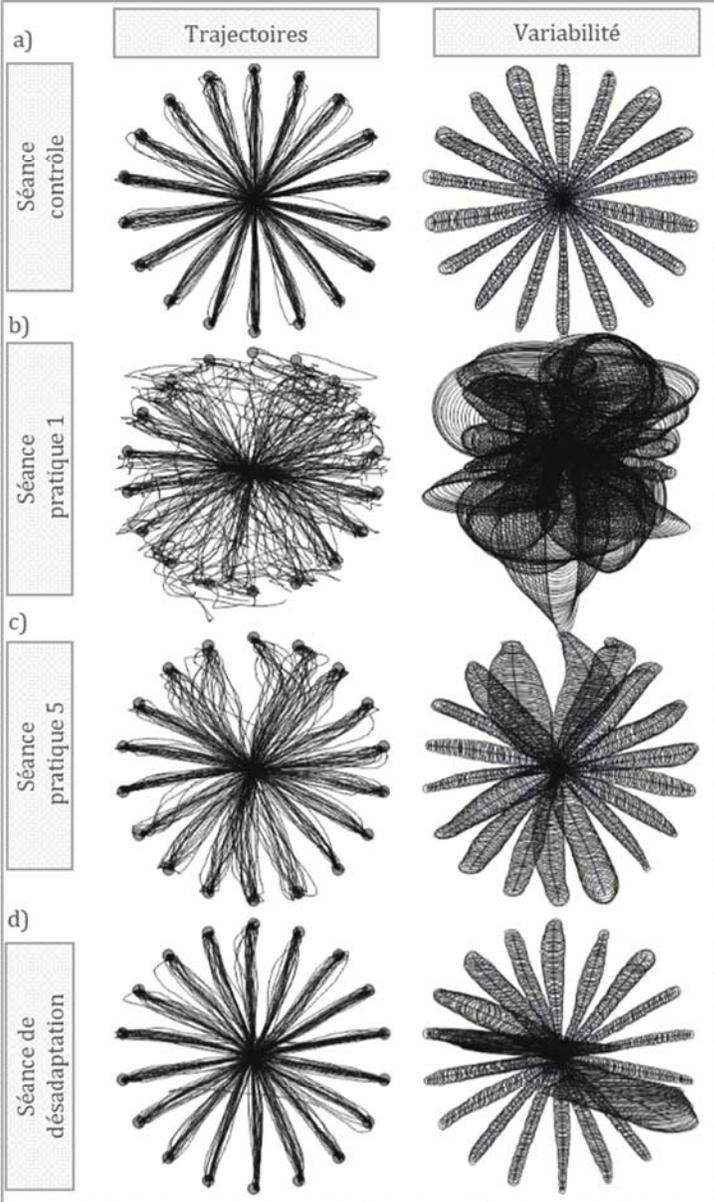


Figure 3.5 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°1) du groupe miroir.

Superposition des trajectoires (gauche) et représentation de la variabilité des trajectoires (droite) pour les 4 séances sélectionnées, séance contrôle (a), séance pratique 1 (b), séance pratique 5 (c) ainsi que la séance de désadaptation (d) pour un seul participant (n°1) du groupe miroir.

Figure 3.6

Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°10) du groupe inverse

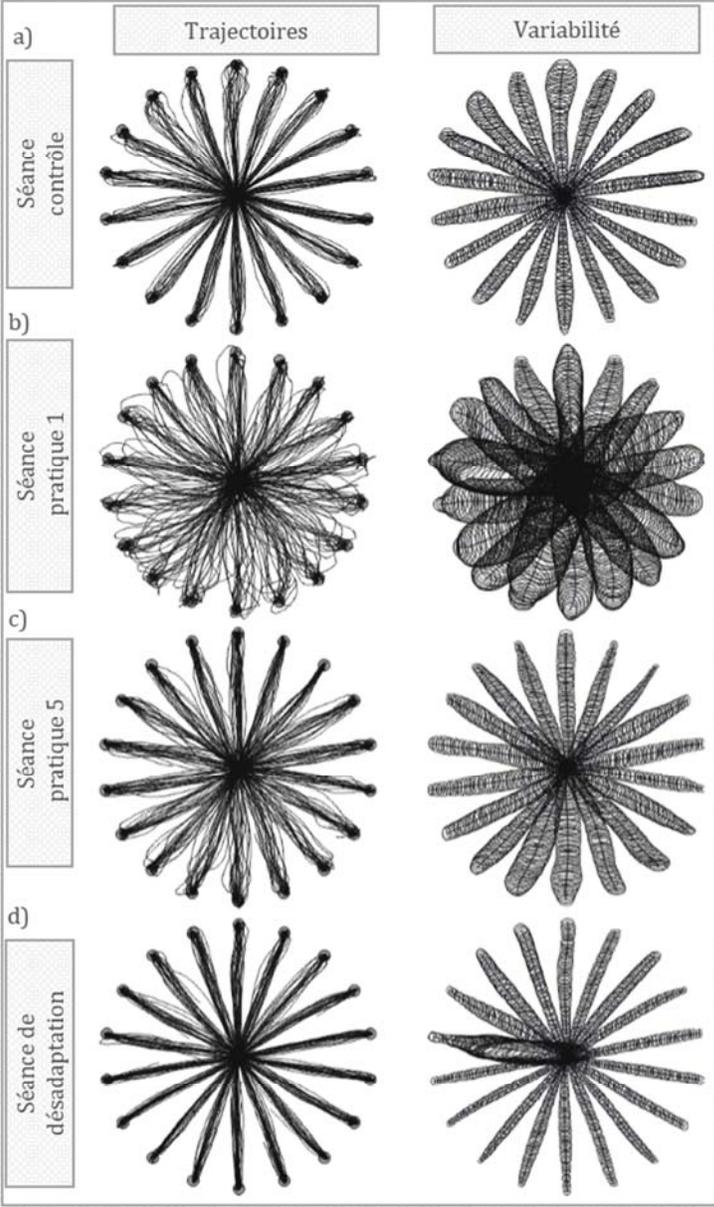


Figure 3.6 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°10) du groupe inverse

Superposition des trajectoires (gauche) et représentation de la variabilité des trajectoires (droite) pour les 4 séances sélectionnées, séance contrôle (a), séance pratique 1 (b), séance pratique 5 (c) ainsi que la séance de désadaptation (d) pour un seul participant (n°10) du groupe inverse.

Figure 3.7

Courbe d'adaptation en fonction de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1
(n=10 par groupe)

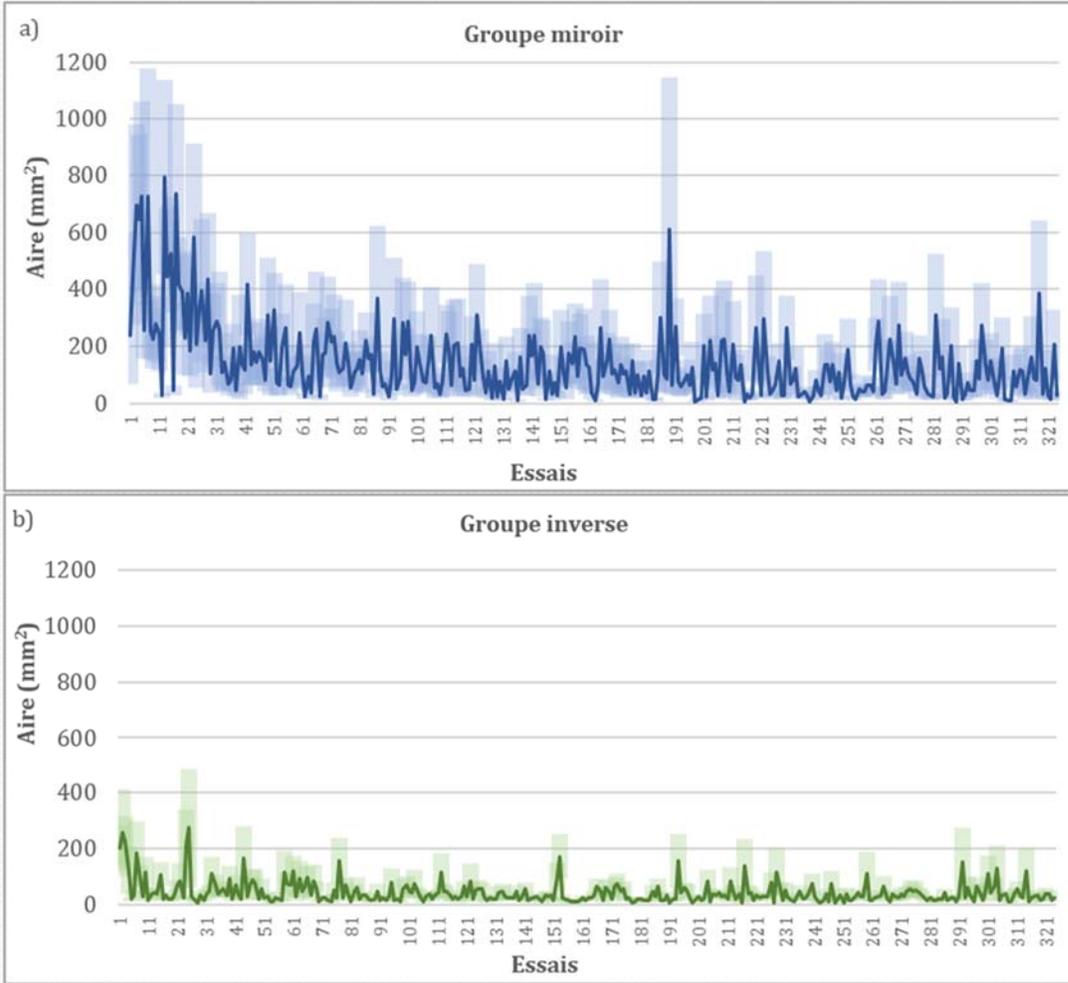


Figure 3.7 Courbe d'adaptation en fonction de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1. Courbe d'adaptation en fonction de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1. Démontre la courbe d'adaptation pour les deux groupe (miroir : bleu; inverse : vert) en fonction de la variabilité moyenne ainsi que l'écart standard à la moyenne, pour chacun des essais de la première séance.

Figure 3.8

Courbe de tendance moyenne glissante à 3 périodes de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1 pour chaque groupe (n=10 par groupe)

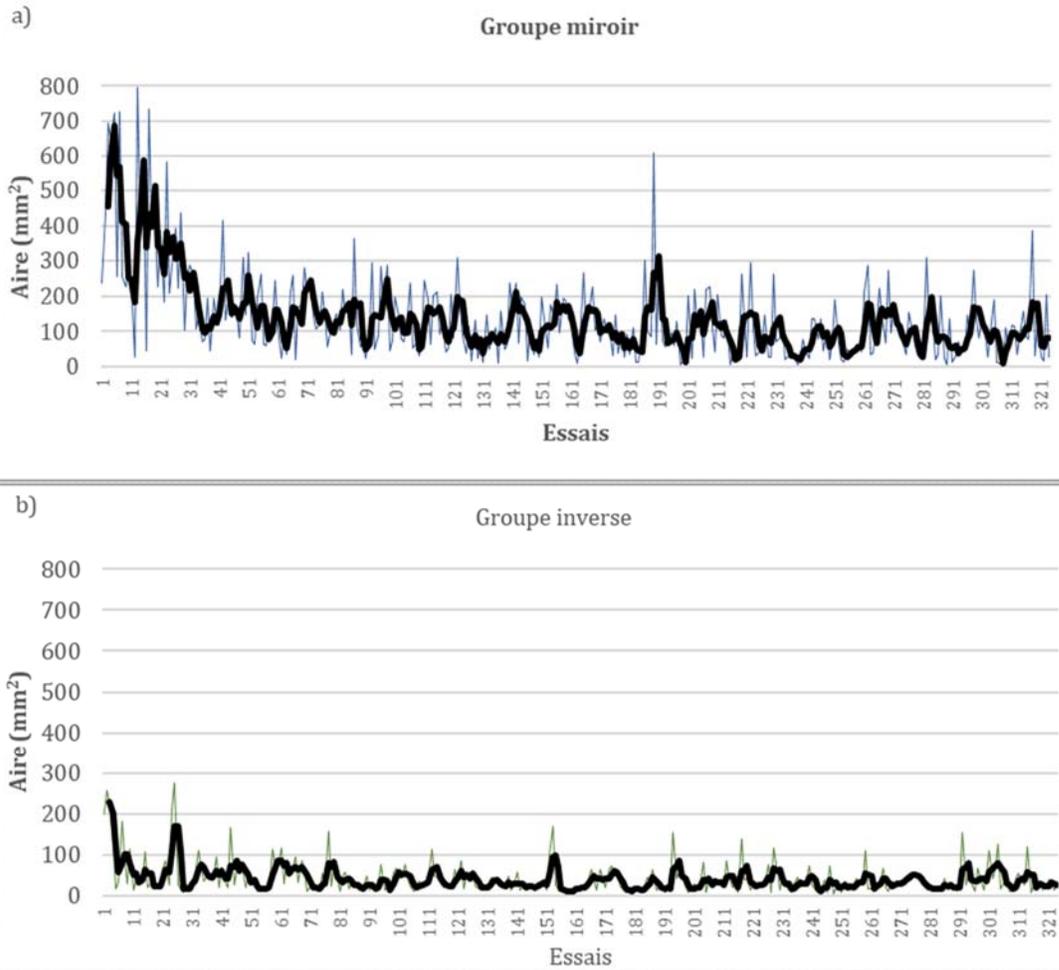


Figure 3.8 Courbe de tendance moyenne glissante à 3 périodes de la variabilité moyenne au cours de la séance pratique 1. Démontre la courbe d'adaptation pour les deux groupes (miroir : bleu; inverse : vert) en fonction de la variabilité moyenne, ainsi que la moyenne glissante à 3 périodes (noir), pour chacun des essais de la première séance.

Figure 3.9

Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la première séance pratique pour le participant (n°1) du groupe miroir

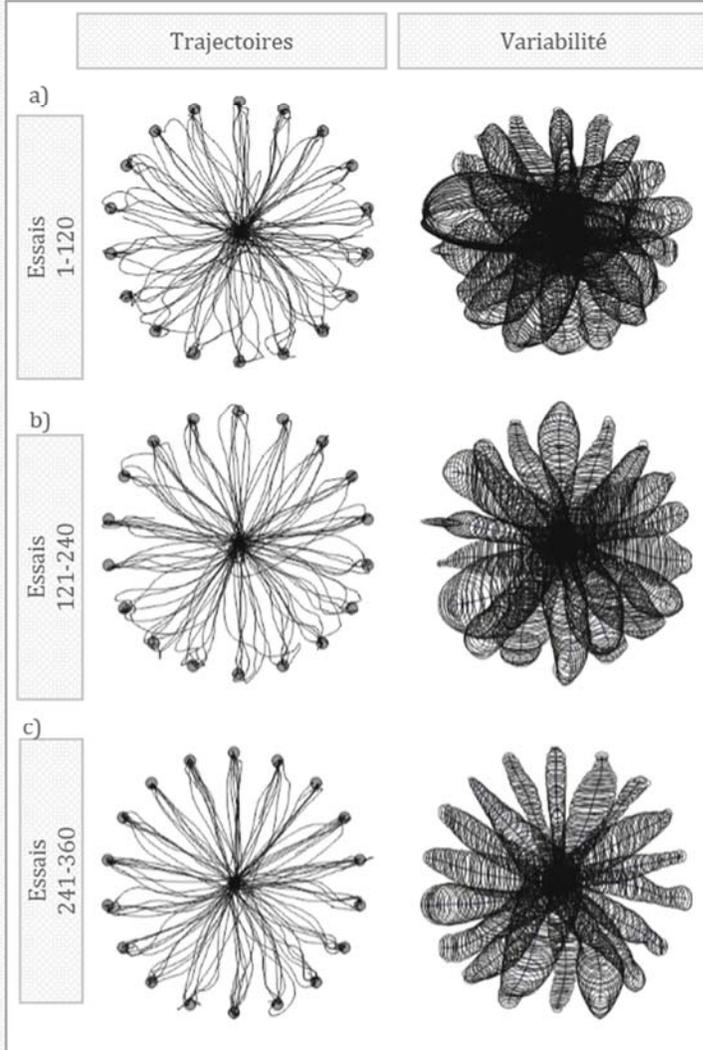


Figure 3.9. Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la première séance pratique pour le participant (n°1) du groupe miroir

Représentation spatiale des trajectoires et variabilité pour le participant du groupe miroir au cours de la première séance de pratique, divisée en trois groupes de 120 essais (Essais 1 à 120 : a; Essais 121 à 240 : b; Essais 241 à 360 : c).

Figure 3.10

Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la première séance pratique pour le participant (n°10) du groupe inverse

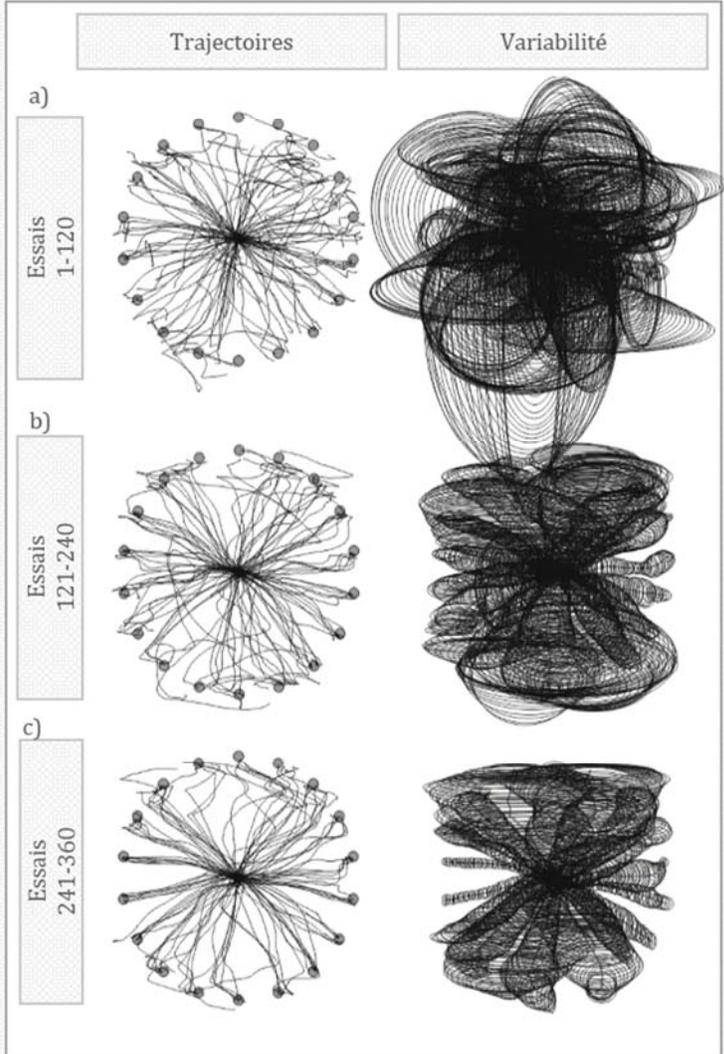


Figure 3.10. Variabilité des trajectoires en fonction des directions du mouvement au cours de la première séance pratique pour le participant (n°10) du groupe inverse. Représentation spatiale des trajectoires et variabilité pour le participant du groupe inverse au cours de la première séance de pratique, divisée en trois groupes de 120 essais (Essais 1 à 120 : a; Essais 121 à 240 : b; Essais 241 à 360 : c).

Figure 3.11

Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées
Participant miroir (n°1)

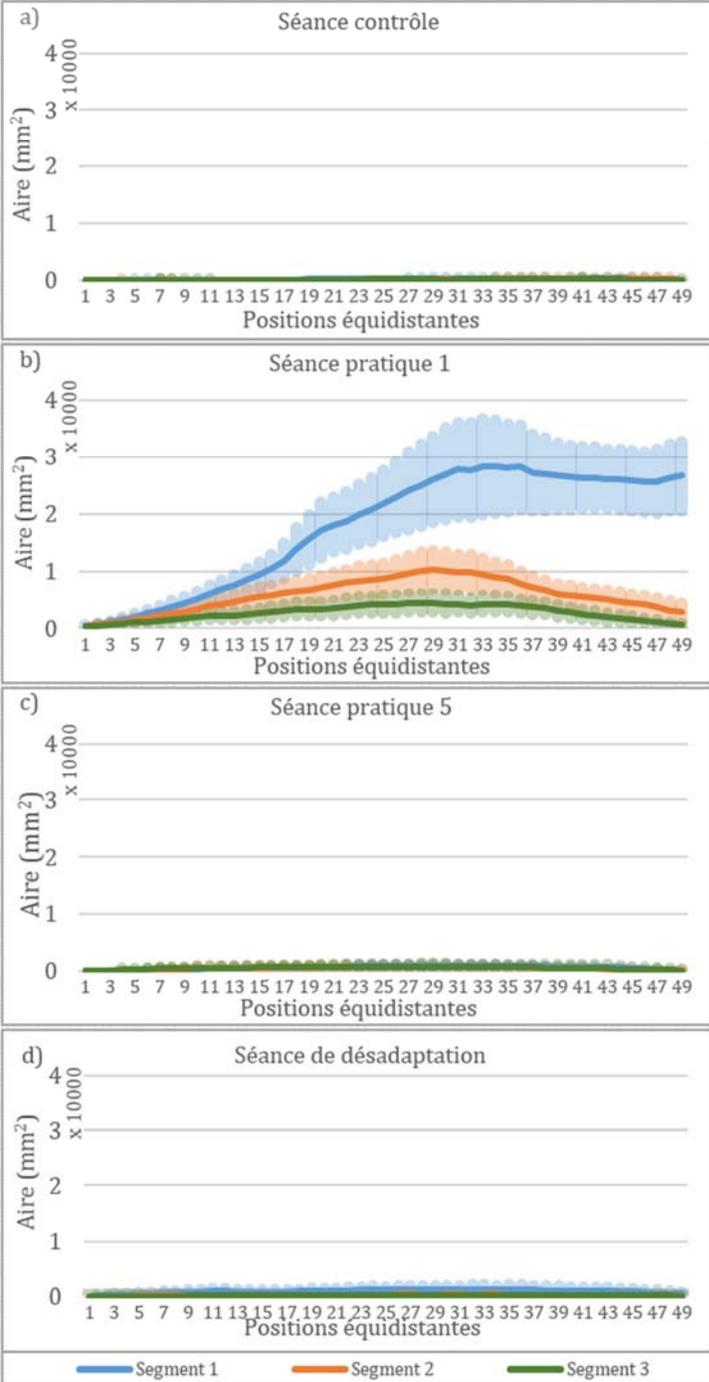


Figure 3.11 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées; *Participant miroir (n°1)*
Représentation de la variabilité spatiale moyenne des trajectoires pour un seul participant (n°1) du groupe miroir. Cette figure représente l'aire moyenne des 49 ellipses, obtenues en divisant les trajectoires en trois groupes d'essai (bleu : 1 à 120; orange: 121 à 240; vert: 241 à 360).

Figure 3.12

Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées
Participant inverse (n°10)

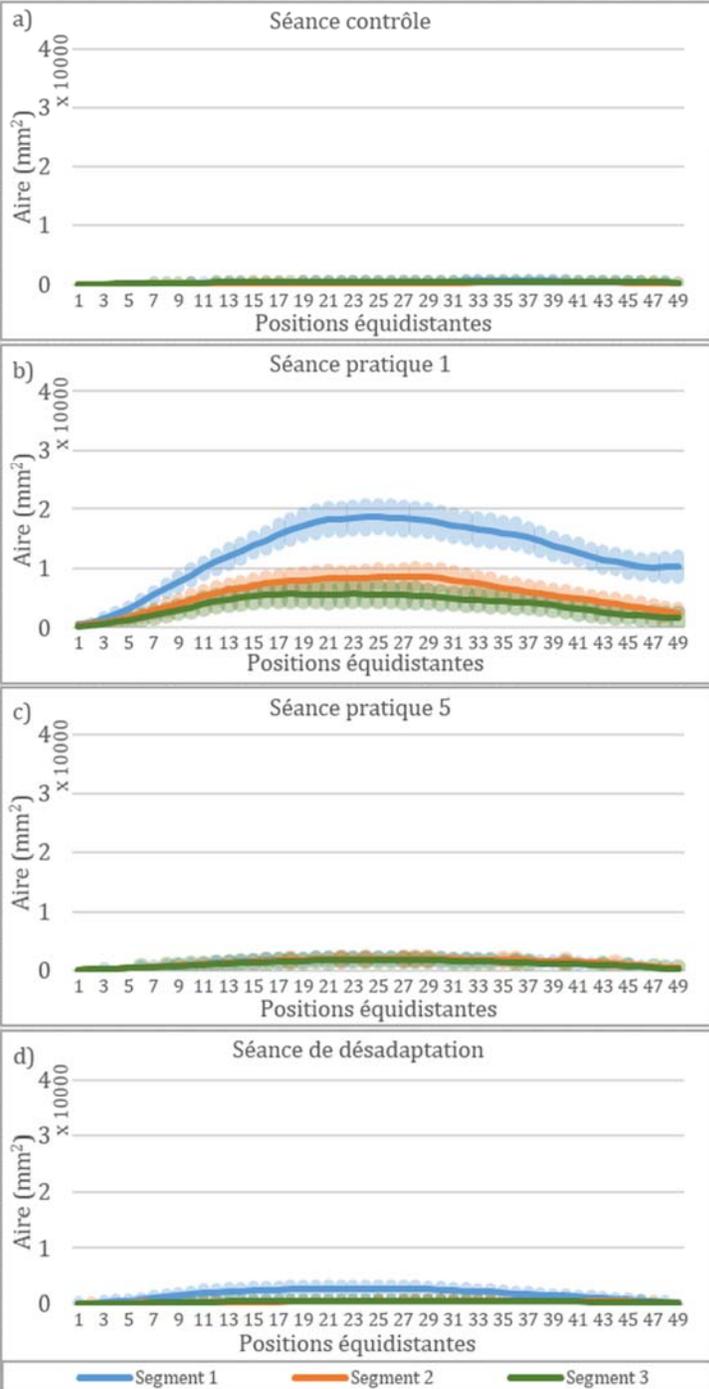


Figure 3.12 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées; Participant inverse (n°10)
Représentation de la variabilité spatiale moyenne des trajectoires pour un seul participant (n°10) du groupe inverse. Cette figure représente l'aire moyenne des 49 ellipses, obtenues en divisant les trajectoires en trois groupes d'essai (bleu : 1 à 120; orange: 121 à 240; vert: 241 à 360).

Figure 3.13

Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées
Groupe miroir (n=10)

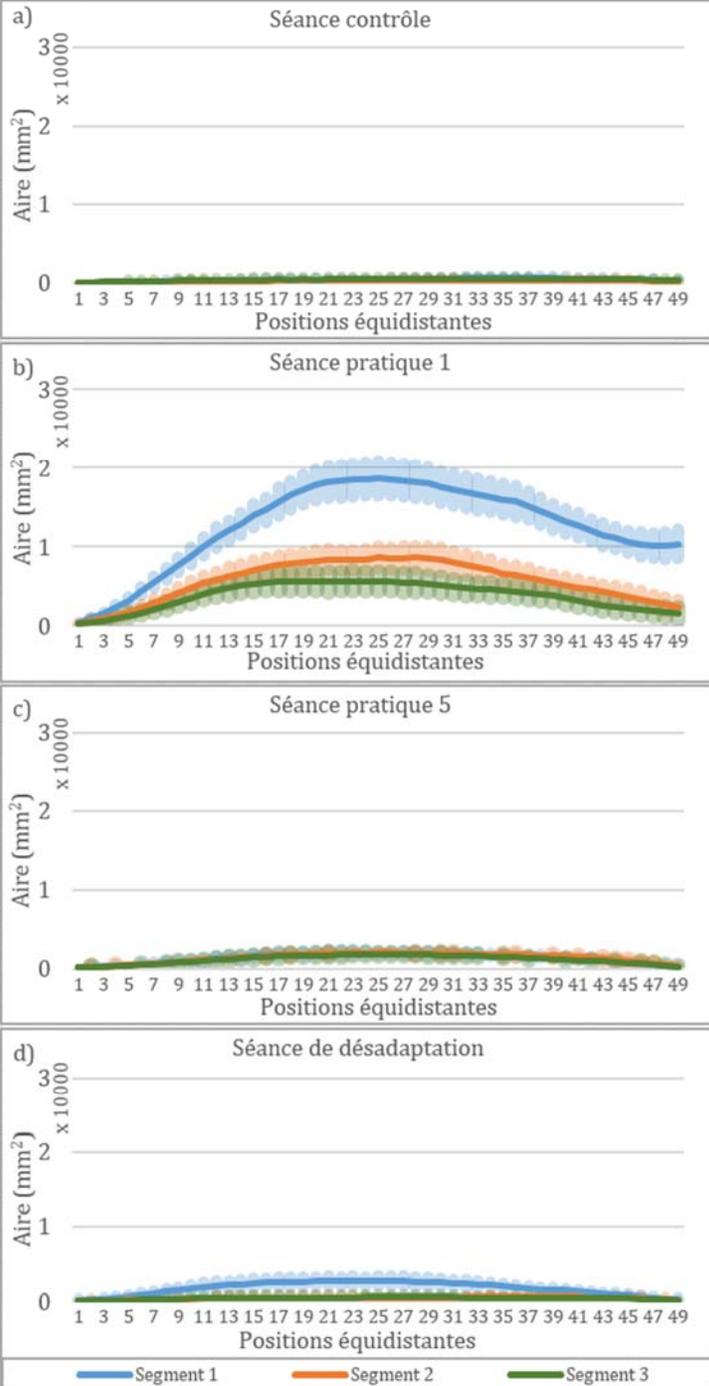


Figure 3.13 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées; Groupe miroir (n = 10)
Représentation de la variabilité spatiale moyenne des trajectoires pour l'ensemble du groupe miroir (n=10). Cette figure représente l'aire moyenne des 49 ellipses, obtenues en divisant les trajectoires en trois groupes d'essai (bleu : 1 à 120; orange: 121 à 240; vert: 241 à 360).

Figure 3,14

Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées

Groupe inverse (n=10)

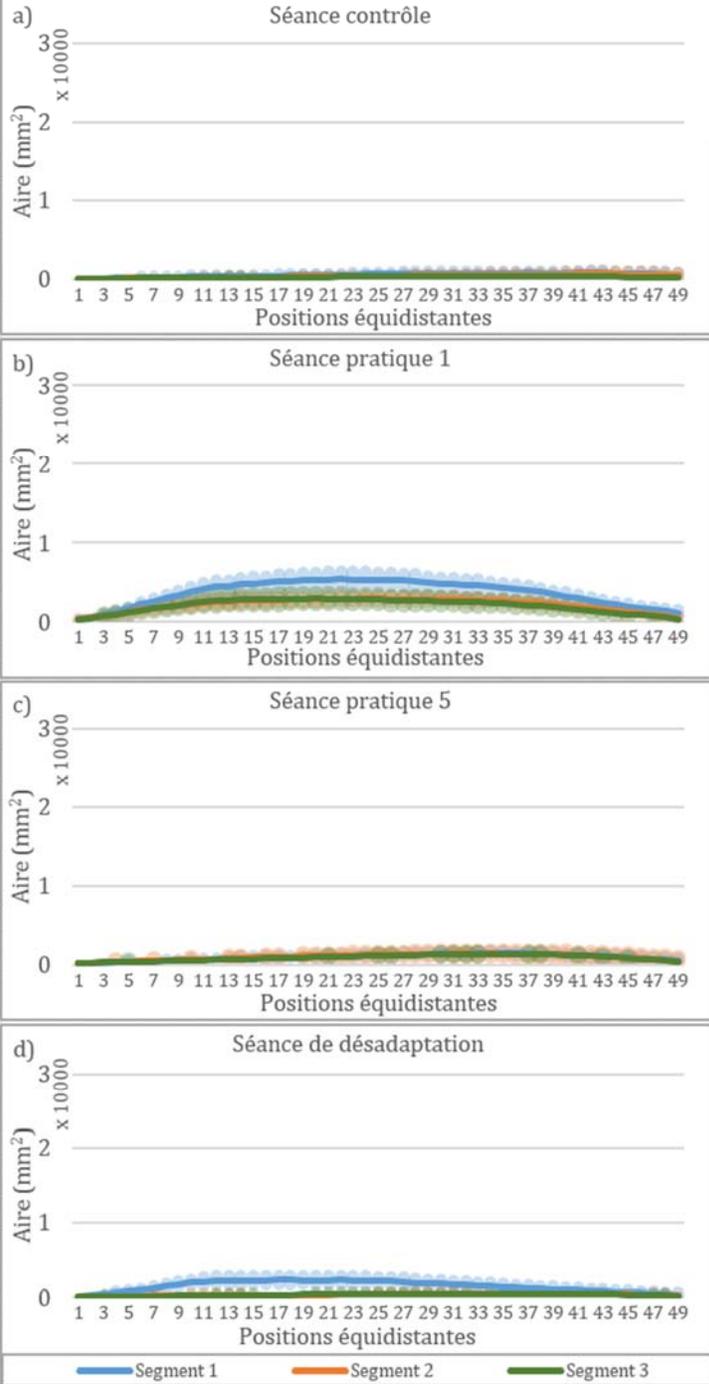


Figure 3.14 Variabilité spatiale moyenne des trajectoires par groupe d'essai pour chacune des séances sélectionnées; Groupe inverse (n = 10) Représentation de la variabilité spatiale moyenne des trajectoires pour l'ensemble du groupe inverse (n=10). Cette figure représente l'aire moyenne des 49 ellipses, obtenues en divisant les trajectoires en trois groupes d'essai (bleu : 1 à 120; orange: 121 à 240; vert: 241 à 360).

Figure 3.15

Comparaison entre les groupes sur la variabilité des trajectoires au cours de la séance pratique 1 divisée en trois segments de 120 essais

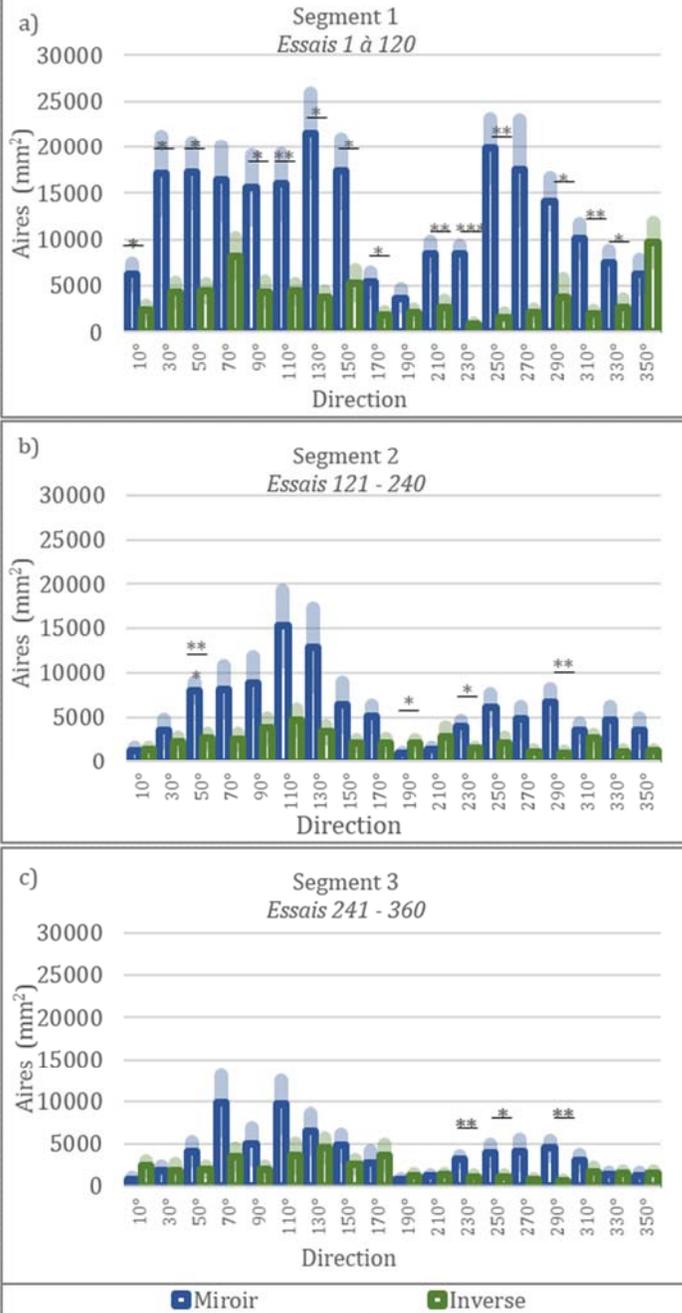


Figure 3.15. Comparaison entre les groupes sur la variabilité des trajectoires au cours de la séance pratique 1 divisée en trois segments de 120 essais
Représentation spatiale des trajectoires et variabilité en fonction de la direction du mouvement de la main, pour chacun des groupes (miroir: bleu; Inverse: vert)

Figure 3.16

Courbe d'adaptation au niveau des performances moyenne au cours de la séance pratique 1
Groupe miroir (n=10)

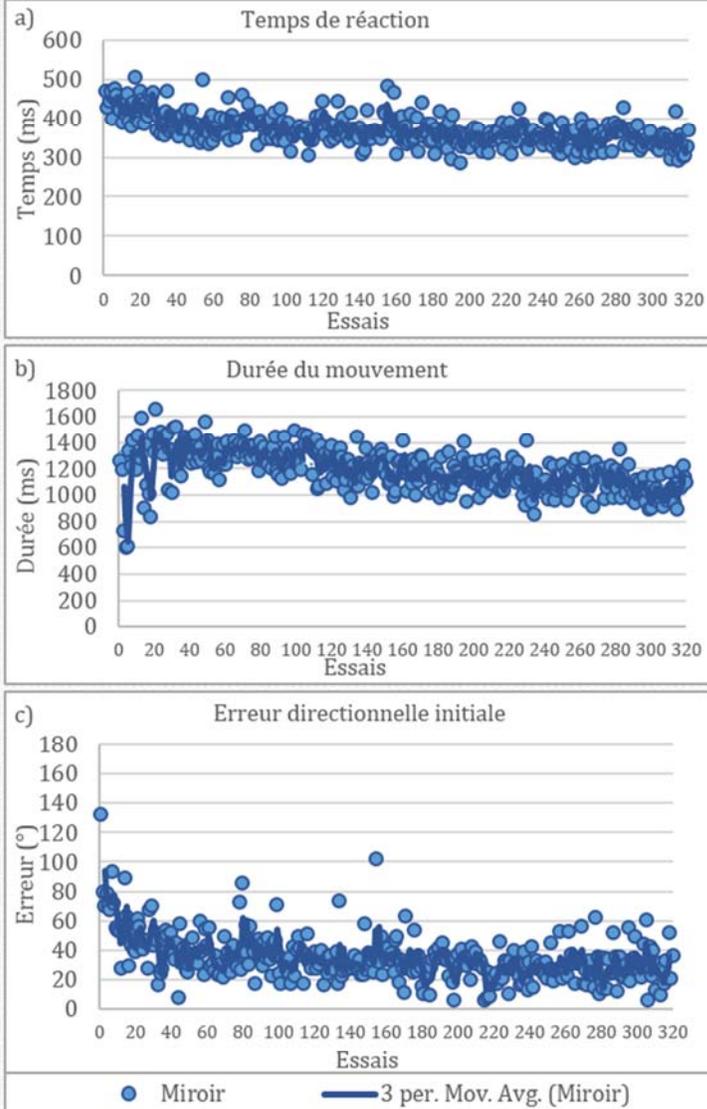
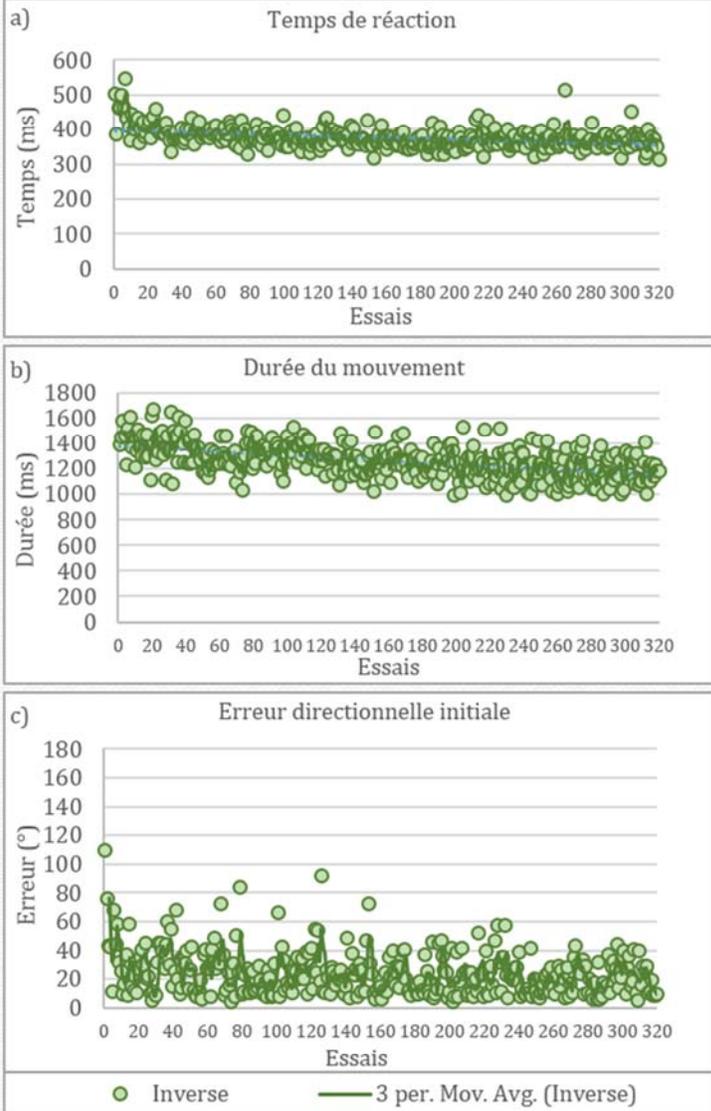


Figure 3.16 Courbe d'adaptation au niveau des performances moyenne au cours de la séance pratique 1
Groupe miroir (n=10)
Représentation des résultats moyen de l'analyse de performance, c'est-à-dire, des temps de réaction (a), durée du mouvement (b) et erreur directionnelle initiale (c).

Figure 3.17

**Courbe d'adaptation au niveau des performances moyenne
au cours de la séance pratique 1**
Groupe inverse (n=10)



**Figure 3.17 Courbe
d'adaptation au niveau des
performances moyenne au
cours de la séance pratique
1 Groupe inverse (n = 10)**
Représentation des résultats
moyen de l'analyse de
performance, c'est-à-dire, des
temps de réaction (a), durée
du mouvement (b) et erreur
directionnelle initiale (c).

Figure 3.18

Comparaison entre les groupes sur les temps de réaction au cours des séances en fonction de la direction du mouvement

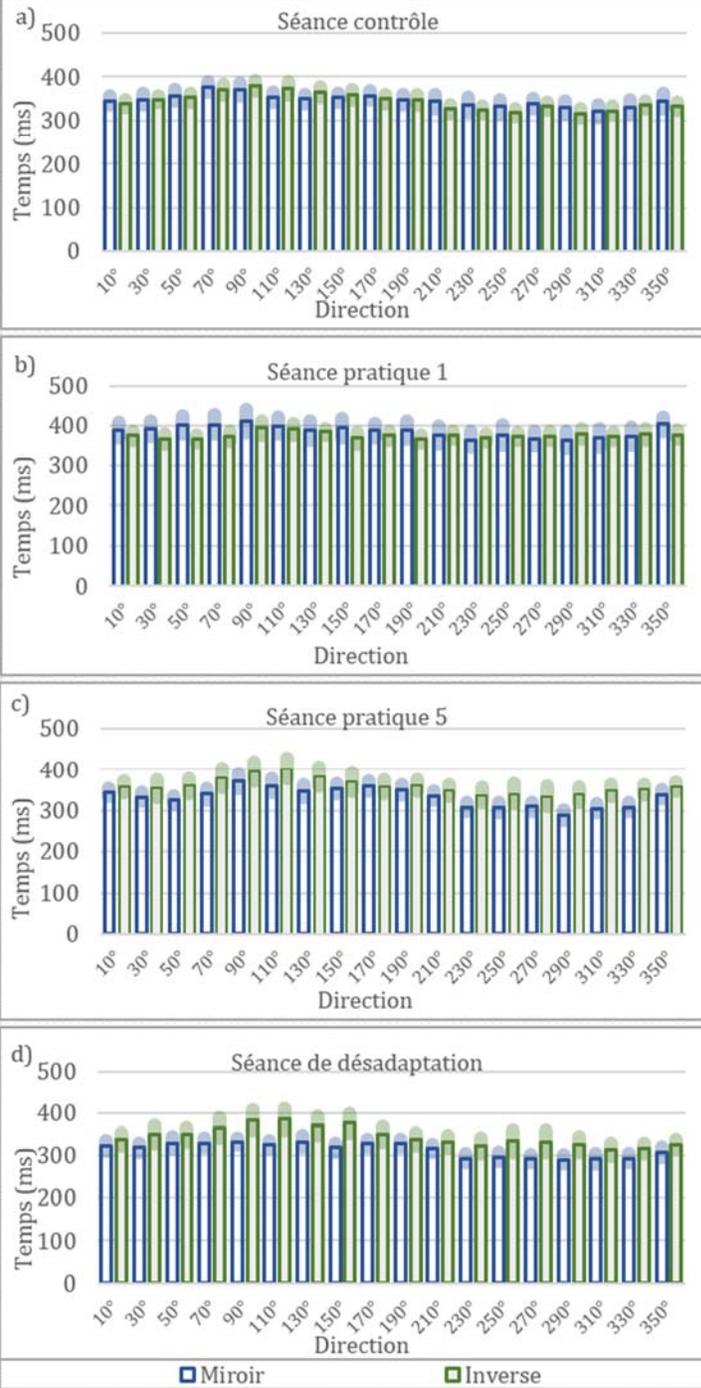


Figure 3.18 Comparaison entre les groupes sur les temps de réaction au cours des séances en fonction de la direction du mouvement. Comparaison entre les groupes (miroir: bleu; inverse: vert) sur les temps de réaction au cours des séances (a, séance contrôle; b, séance pratique 1; c, séance pratique 5; d, séance de désadaptation) en fonction de la direction du mouvement.

Figure 3.19

Comparaison entre les groupes de la durée du mouvement au cours des séances en fonction de la direction du mouvement

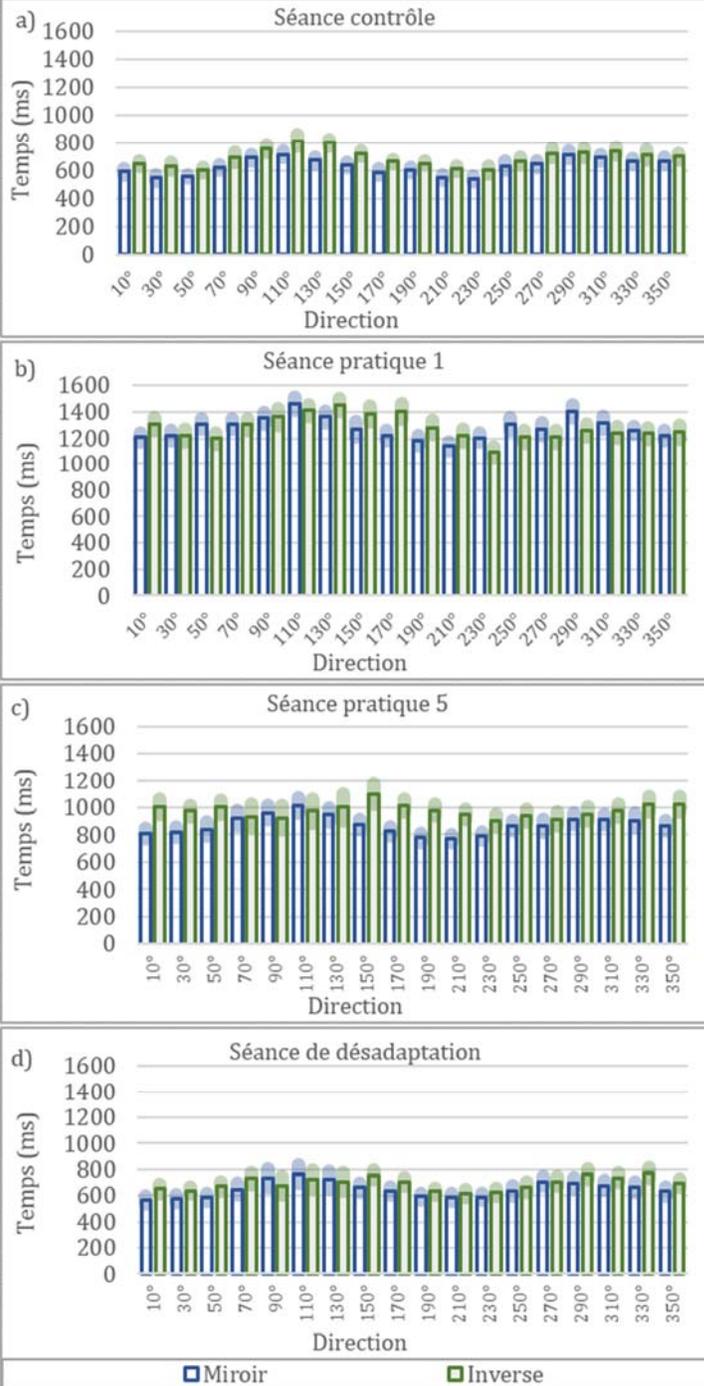


Figure 3.19 Comparaison entre les groupes de la durée du mouvement au cours des séances en fonction de la direction du mouvement

Comparaison entre les groupes (miroir: bleu; inverse: vert) au niveau de la durée du mouvement au cours des séances (a, séance contrôle; b, séance pratique 1; c, séance pratique 5; d, séance de désadaptation) en fonction de la direction du mouvement.

Figure 3.20

Comparaison entre les groupes sur l'erreur directionnelle initiale au cours des séances en fonction de la direction du mouvement

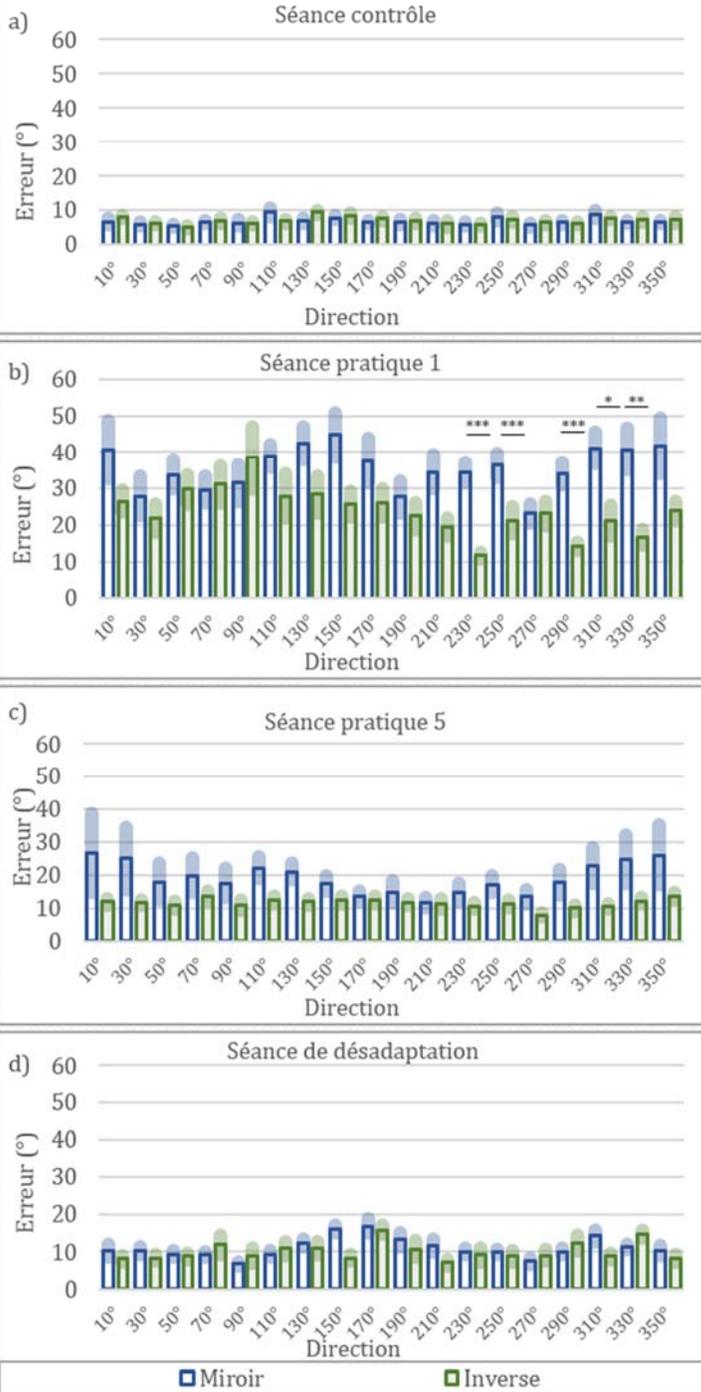


Figure 3.20 Comparaison entre les groupes sur l'erreur directionnelle initiale au cours des séances en fonction de la direction du mouvement. Comparaison entre les groupes (miroir: bleu; inverse: vert) concernant l'erreur directionnelle initiale au cours des séances (a, séance contrôle; b, séance pratique 1; c, séance pratique 5; d, séance de désadaptation) en fonction de la direction du mouvement.

Figure 3.21

Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°1) du groupe miroir au cours de la séance de désadaptation.

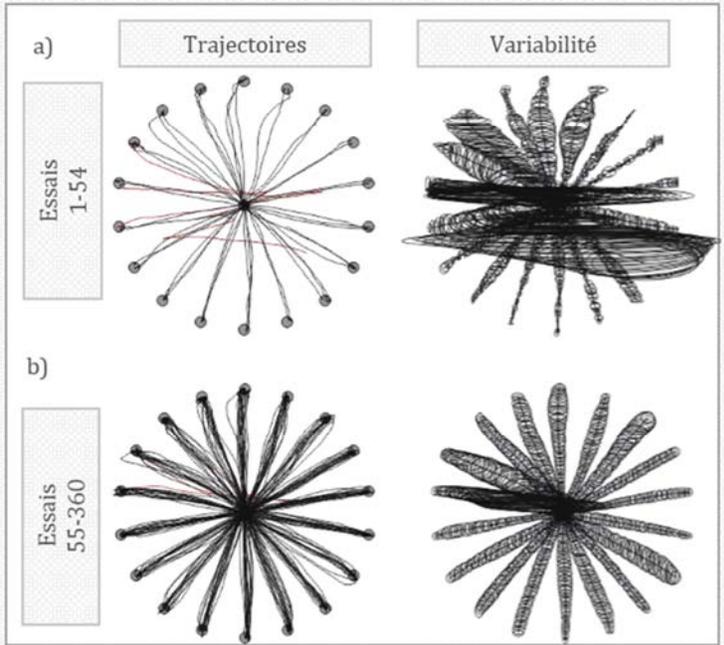


Figure 3.21 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°1) du groupe miroir au cours de la séance de désadaptation.

Cette figure représente les 54 premiers essais (a) ainsi que le regroupement des essais suivant (b). Le tracé rouge (trajectoires) représente les essais responsable de la grande variabilité illustrée présenté à droite.

Figure 3.22

Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°10) du groupe inverse au cours de la séance de désadaptation.

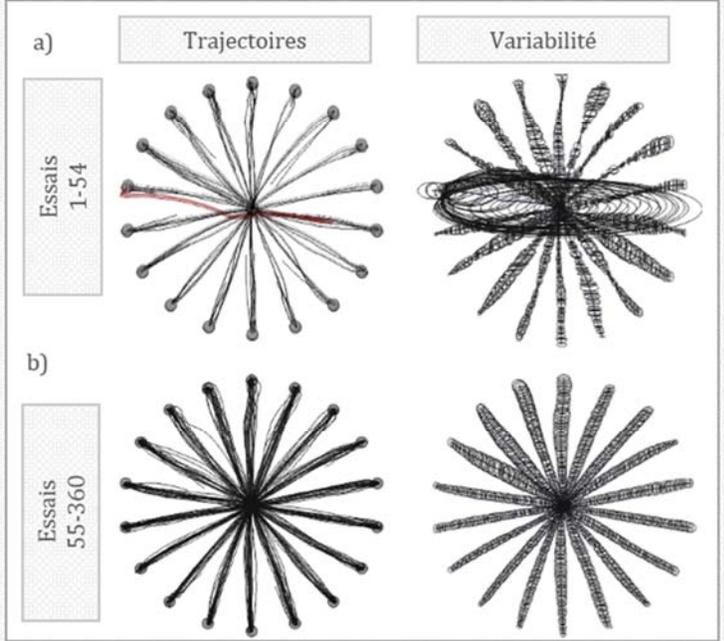


Figure 3.22 Variabilité des trajectoires en fonction des directions pour le participant (n°10) du groupe inverse au cours de la séance de désadaptation.

Cette figure représente les 54 premiers essais (a) ainsi que le regroupement des essais suivant (b). Le tracé rouge (trajectoires) représente les essais responsable de la grande variabilité illustrée présenté à droite

Figure 3.23

Analyse de la performance du groupe miroir en fonction de la position des cibles (n=10)

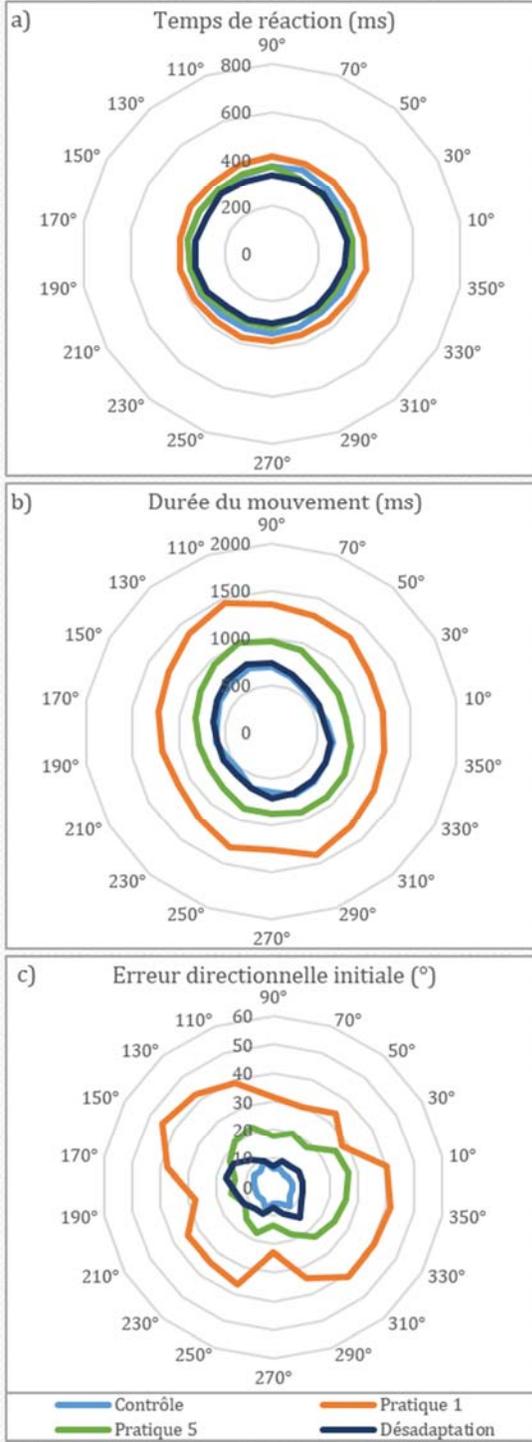


Figure 3.23 Analyse de la performance du groupe miroir en fonction de la position des cibles (n=10)

Nouvelle representation de la performance moyenne (a, temps de réaction; b, durée du mouvement; c, erreur directionnelle initiale) des participants du groupe miroir (n=10) en fonction de la direction du mouvement. Notez l'effet de la dissociation visuomotrice sur la durée moyenne du mouvement (b) pour les cibles à 110° et 290° qui sont plus grand que pour les autres directions, alors que les mouvements en direction horizontale semble plus court. Notez aussi que l'effet de la dissociation visuomotrice miroir sur l'erreur directionnelle initiale pour les cibles en diagonale vers 130° et 330°. Alors que les temps de réaction ne semble pas être influencé.

Figure 3.24
Analyse de la performance du groupe inverse en fonction de la position des cibles
(n=10)

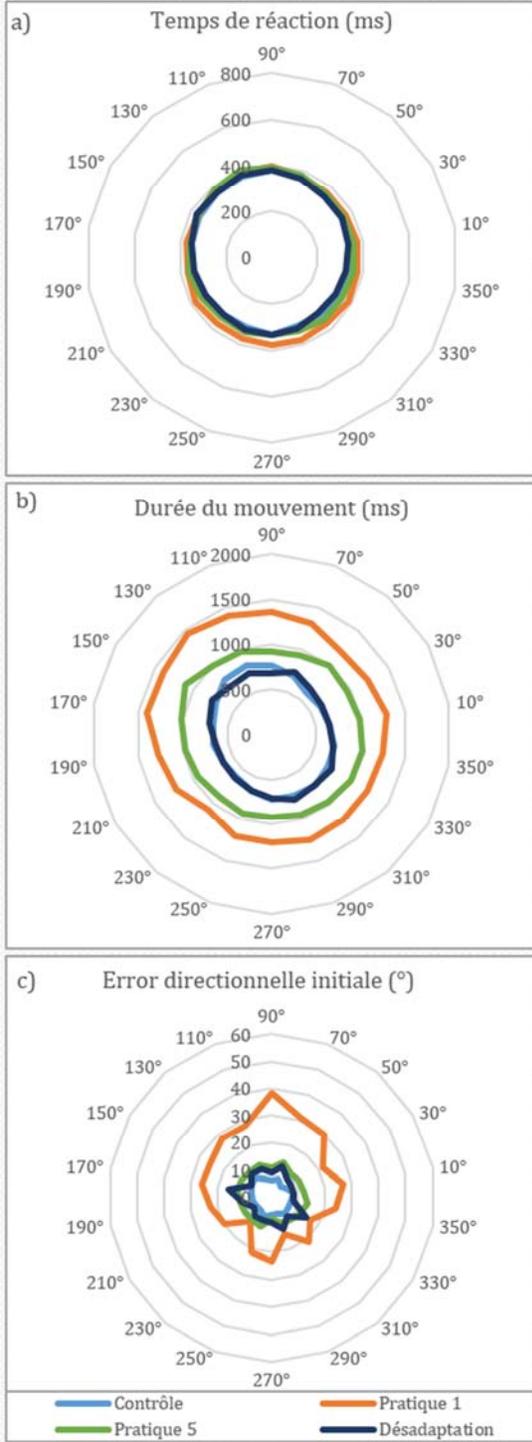


Figure 3.24 Analyse de la performance du groupe inverse en fonction de la position des cibles (n=10)

Nouvelle representation de la performance moyenne (a, temps de réaction; b, durée du mouvement; c, erreur directionnelle initiale) des participants du groupe inverse (n=10) en fonction de la direction du mouvement. Notez l'effet de la dissociation visuomotrice sur la durée moyenne du mouvement (b) pour les cibles à 130° et 330° qui sont plus grand que pour les autres directions. Notez aussi que l'effet de la dissociation visuomotrice inverse sur l'erreur directionnelle initiale se concentre majoritairement sur la cible à 90° et celles qui l'entour. Alors que les temps de réaction (a) ne semble pas influencés par la dissociation visuomotrice de type inverse.

Tableau 3.1									
Analyse des moyennes : Test-t									
	Miroir		Inverse		Levene		Test-t		
	Moyenne	SEM	Moyenne	SEM	f	Sign.	t	ddl	Sign.
Séance Contrôle									
Variabilité	397,29	63,05	446,26	53,78	0,213	0,650	-0,591	18	0,562
Temps de réaction	346,57	16,45	344,40	12,71	0,403	0,534	0,104	18	0,918
Durée du mouvement	630,99	25,54	694,52	29,07	0,035	0,854	-1,642	18	0,965
Erreur directionnelle Initiale	6,85	0,64	6,99	0,38	7,110	0,016	-0,184	18	0,856
Séance pratique 1									
Variabilité	8884,38	1286,62	2995,66	651,26	5,005	0,038	4,084*	18	0,001
Temps de réaction	386,89	27,80	376,70	14,33	4,888	0,040	0,326	18	0,748
Durée du mouvement	1277,19	44,36	1280,42	59,72	1,128	0,302	-0,044	18	0,965
Erreur directionnelle Initiale	35,62	4,68	23,87	3,89	0,084	0,776	1,939	18	0,068
Séance pratique 5									
Variabilité	1492,87	416,53	1095,18	174,63	1,271	0,274	0,881	18	0,390
Temps de réaction	331,63	14,45	358,16	15,19	0,032	0,861	-1,265	18	0,222
Durée du mouvement	857,82	49,68	987,09	58,59	1,648	0,216	-1,683	18	0,110
Erreur directionnelle Initiale	18,73	5,08	11,39	0,82	4,043	0,060	1,426	18	0,186
Désadaptation									
Variabilité	1213,42	237,25	841,81	206,02	0,016	0,902	1,183	18	0,252
Temps de réaction	313,74	12,32	344,44	24,46	3,486	0,078	-1,121	18	0,277
Durée du mouvement	649,99	34,73	707,42	40,62	0,637	0,435	-1,075	18	0,297
Erreur directionnelle Initiale	11,08	0,82	10,07	1,31	2,283	0,148	0,658	18	0,519

Tableau 3.1 Analyse des moyennes : Test-t : Résultats obtenus pour l'ensemble des mesure de performance et d'adaptation au cours de chacun des séances. Résultats démontrant la présence ou non d'une distinction significative entre les deux groupes de dissociation * p=0,05, ** p= 0,01, ***p=0,001.

Tableau 3.2						
Analyse des moyennes : Test d'échantillons indépendants						
Segment	Direction	Test de Levene sur l'égalité des variances		Test-t pour égalité des moyennes		
		F	Sig.	t	ddl	Sig. (bilatérale)
Segment 1 - Essais 1 à 120	10°	2,708	,117	10 2,296*	18	,034
	30°	9,350	,007	30 2,315*	10,419	,042
	50°	48,933	,000	50 2,826*	9,976	,018
	70°	,725	,406	70 1,463	18	,161
	90°	12,987	,002	90 2,252*	10,751	,046
	110°	10,572	,004	110 2,563*	10,048	,028
	130°	6,780	,018	130 3,033**	18	,007
	150°	3,209	,090	150 2,428*	18	,026
	170°	7,836	,012	170 2,288*	18	,034
	190°	4,616	,046	190 0,979	18	,340
	210°	3,351	,084	210 2,873**	18	,010
	230°	22,973	,000	230 5,678***	9,128	,000
	250°	17,718	,001	250 4,143**	9,317	,002
	270°	11,970	,003	270 2,108	9,100	,064
	290°	1,758	,201	290 2,373*	18	,029
310°	10,830	,004	310 3,724**	10,074	,004	
330°	,230	,638	330 2,215*	18	,040	
350°	1,578	,225	350 -0,948	18	,356	
Segment 2 - Essais 121 à 240	10°	,017	,898	-0,209	18	,837
	30°	4,363	,051	0,671	18	,511
	50°	2,753	,114	3,887***	18	,001
	70°	4,024	,060	1,601	18	,127
	90°	1,411	,250	1,178	18	,254
	110°	6,676	,019	1,875	18	,077
	130°	3,316	,085	1,608	18	,125
	150°	3,653	,072	1,286	18	,215
	170°	2,863	,108	1,772	18	,093
	190°	3,784	,068	2,659*	18	,016
	210°	2,824	,110	-0,999	18	,331
	230°	11,378	,003	2,69*	10,004	,023
	250°	3,940	,063	1,812	18	,087
	270°	11,696	,003	1,918	9,372	,086
	290°	7,087	,016	2,894**	18	,010
310°	2,233	,152	0,713	18	,485	
330°	3,644	,072	1,670	18	,112	
350°	4,563	,047	1,245	18	,229	
Segment 3 - Essais 241 à 360	10°	3,582	,075	-2,019	18	,059
	30°	,373	,549	-0,032	18	,975
	50°	3,656	,072	1,386	18	,183
	70°	2,145	,160	1,370	18	,188
	90°	2,144	,160	1,205	18	,244
	110°	2,874	,107	1,404	18	,177
	130°	1,172	,293	0,632	18	,536
	150°	6,295	,022	1,203	18	,245
	170°	,167	,688	-0,346	18	,733
	190°	,179	,677	-1,487	18	,154
	210°	1,741	,204	-0,903	18	,379
	230°	3,010	,100	3,33**	18	,004
	250°	6,210	,023	2,160*	18	,045
	270°	5,166	,036	1,608	18	,125
	290°	90,672	,000	3,310**	9,144	,009
310°	,922	,350	1,142	18	,269	
330°	,032	,859	-0,227	18	,823	
350°	,026	,874	-0,405	18	,691	

Tableau 3.2 Analyse des moyennes : Test-t : Test-t comparant les deux groupes de participants (miroir vs inverse) sur la variabilité des trajectoires des 3 segments de 120 essais en fonction de la direction du mouvement (position de la cible). Résultats démontrant la présence ou non d'une distinction significative entre les deux groupes de dissociation * p=0,05, ** p= 0,01, ***p=0,001.

Chapitre 4 – Discussion

L'objectif principal de ce projet était d'examiner à quel degré les circuits neuronaux impliqués dans la planification des mouvements d'atteinte avant leur initiation et ceux responsables de la correction des mouvements d'atteinte pendant l'exécution, sont indépendants ou partagés. De façon à examiner la question, nous avons tenté de dissocier les deux processus soit la planification, préalable à l'initiation des mouvements, et la correction de la trajectoire au cours du mouvement. Dans le but de réaliser cette distinction, nous avons utilisé un paradigme à deux étapes, c'est-à-dire que les participants ont été entraînés à produire des mouvements d'atteinte dirigés vers une cible. Cette première étape de la tâche correspond à l'initiation du mouvement et permet d'explorer les temps de réaction liés à la planification du mouvement vers la cible. La deuxième étape correspond à la correction en temps réel du mouvement d'atteinte et est explorée cette fois par l'ajout de saut de cible après l'initiation du mouvement dans quelque rare essai. L'adaptation de ces deux mécanismes du mouvement d'atteinte a été explorée grâce à l'application d'une dissociation visuomotrice.

Plus précisément, nos participants ont appris à planifier des mouvements d'atteinte dans l'une de nos deux dissociations visuomotrices, une inversion miroir le long de l'axe sagittal médian (« l'axe des Y »), ou une complète inversion le long des axes X et Y. Cette tâche requiert de la part des participants qu'ils apprennent une nouvelle relation, entre l'information sensorielle et leur commande motrice, qui comprend les nouvelles règles de la dissociation entre la localisation visuelle de la cible et la direction du mouvement d'atteinte. Au cours de l'acquisition de la nouvelle relation visuomotrice par les participants, nous avons testé l'état des mécanismes de corrections rapides en temps réel en présentant de rares essais dans lesquels la cible produisait un saut inattendu de 10° dans le sens horaire ou antihoraire par rapport à la localisation initiale. Nous avons ensuite analysé les réponses correctives des participants aux sauts de la cible, dans le but de déterminer si oui ou non, elles démontraient des changements compatibles avec la dissociation visuomotrice qu'ils apprenaient. Des changements parallèles dans la planification et la réponse corrective du mouvement supporteraient l'hypothèse d'un seul

circuit neuronal ou encore un partage important de circuits neuronaux pour les deux processus. Toutefois, des différences entre les deux types de processus supporteraient l'hypothèse de circuits au moins partiellement indépendants.

Ce projet est motivé par deux études précédentes, soit celle de Gritsenko & Kalaska (2000) et celle d'Abdelghani et coll. (2000) dont les conclusions étaient largement divergentes. Nous avons cherché à déterminer si les distinctions entre les deux études pouvaient expliquer l'opposition des résultats. Les divergences touchaient particulièrement 4 sphères du protocole expérimental soit, le type de dissociation, la diversité de directions, le nombre d'essais de pratique ainsi que la présence de la rétroaction visuelle pendant le mouvement.

D'entrée de jeu, les deux études ont examiné la plasticité des mécanismes à l'aide de différentes dissociations visuomotrices. Ainsi, Gritsenko & Kalaska (2010) ont utilisé une dissociation miroir autour de l'axe des Y, alors qu'Abdelghani & Tweed (2010) ont utilisé une inversion complète autour des deux axes soit X et Y (Abdelghani & Tweed 2010, Gritsenko & Kalaska 2010).

Le projet de Gritsenko & Kalaska (2010) comprenait différents groupes de participants afin de vérifier le comportement du système moteur dans différentes conditions d'apprentissage. Ils ont tenté de déterminer si l'acquisition d'une nouvelle carte visuomotrice pour la planification du mouvement d'atteinte pouvait aussi permettre de corriger le mouvement lors d'un saut de cible. Ainsi, les participants ont commencé par une pratique de l'initiation du mouvement avec une dissociation visuomotrice sans saut de cible. Suivant cette première phase d'adaptation, ils ont testé les réponses correctives en ajoutant des sauts de cible à la tâche. Cette structure de tâche permet de voir si le fait d'avoir appris la dissociation pour l'initiation du mouvement est suffisant pour permettre une correction du mouvement en temps réel, sans nécessiter une adaptation supplémentaire. Abdelghani & Tweed (2010) ont quant à eux, entraîné des participants à produire des mouvements d'atteinte dirigés vers une cible avec un saut à chacun des essais. Cette structure de tâche leur permettait de voir l'adaptation des deux phases de mouvement de manière parallèle.

La tâche de l'étude de Gritsenko & Kalaska (2010) ne renfermait que 3 directions distinctes (60°, 90° et 120°) centrées sur l'axe de la dissociation miroir (l'axe des « Y ») à 90°, ainsi qu'un seul et même point de départ pour chacun des essais, alors que le projet d'Abdelghani & Tweed (2010) impliquait une multitude de points de départ et différentes directions du mouvement. De plus, la tâche de Gritsenko & Kalaska (2010) contenait une pratique d'un total de 300 essais ainsi qu'une phase test de 300 essais, alors que les participants d'Abdelghani & Tweed (2010) pratiquaient l'initiation dans une multitude de directions et la correction pour un total de 4000 essais.

Finalement, différents groupes de participants du projet de Gritsenko & Kalaska (2010) avaient une rétroaction visuelle sur la position du curseur pendant ou seulement après le mouvement, alors que les participants du projet d'Abdelghani & Tweed (2010) avaient la rétroaction visuelle tout au long de l'essai.

Par conséquent, le projet présenté ici a été construit comme une suite au projet de Gritsenko & Kalaska (2010) ainsi que celui d'Abdelghani & Tweed (2010) dans le but d'évaluer les effets des divergences entre les résultats causés par la structure de deux expériences. Dans ce mémoire, j'ai présenté les résultats de cette analyse de la cinématique du mouvement avec et sans dissociation visuomotrice pour les essais n'ayant pas eu de saut de cible.

Le mouvement d'atteinte en deux phases : initiation et précision finale

Nos observations, quant à la cinématique du mouvement en situation contrôle, vont de pair avec la littérature prédominante voulant que le mouvement produise des trajectoires quasi linéaires. En effet, les trajectoires des participants avaient des profils dont la variabilité entre les trajectoires regroupées par direction était relativement faible. Les **figures antérieures 3.2 et 3.3** présentent les données le long des trajectoires et démontrent qu'en moyenne les trajectoires convergent toutes vers la cible à atteindre. On peut donc en effet observer une diminution de la variabilité jusqu'à zéro ou presque. Ces observations soutiennent l'hypothèse du recrutement, par le système moteur, de circuits de rétroaction de l'information visuelle permettant de préciser la fin du mouvement.

Ces résultats concordent avec les études sur la vitesse du mouvement qui ont démontré que les mouvements d'atteinte sont planifiés en deux phases. Une première phase d'accélération suivit d'une seconde phase de décélération d'une durée supérieure à la première. Cette distinction suggère que la première phase soit planifiée avant le début du mouvement et de manière à ce que la seconde comporte les mêmes profils de vitesse angulaire que le premier. Soechting et Lacquaniti (1981) stipulent aussi que le prolongement de la durée de la seconde phase s'explique par la nécessité du système moteur à traiter l'information en cours de mouvement, et ce, dans le but d'ajuster et de préciser la position finale (Krigolson & Heath 2006, Ma-Wyatt & McKee 2007, Milner 1992, Soechting & Lacquaniti 1981). De ce point de vue, la planification et la correction du mouvement se distinguent au niveau de l'aspect temporel de leur processus de traitement de l'information, mais aussi du type de traitement qui s'opère. En effet, le processus de planification est représenté par un traitement préalable à l'initiation du mouvement alors que la correction serait un processus qui s'opère au cours du mouvement, c'est-à-dire en temps réel.

Adaptation de l'initiation du mouvement dans un contexte de dissociation visuomotrice

Selon Glover (2004), la première phase du mouvement est un processus, de planification du mouvement menant à son initiation. Il s'agit donc de circuits neuronaux servant à organiser l'information reçue afin de produire une sorte de carte relayant l'information sensorielle nécessaire au bon déroulement du mouvement. Ce dernier dépend non seulement de la carte visuomotrice, mais aussi de la capacité du système à intégrer certaines règles cognitives quant à l'objectif du mouvement. En d'autres mots, le système doit être en mesure de tenir compte des paramètres externes de la tâche telle que, produire un mouvement le plus rapidement et le plus précisément possible, en dépit de toute contrainte. L'objectif global du système de planification est spécifiquement lié à la sélection d'une réponse appropriée en fonction de l'objectif précis du mouvement. Il est possible d'inférer indirectement l'état de fonctionnement du processus de planification en enregistrant les temps de réaction, c'est-à-dire, le temps qui s'écoule entre la présentation

de la cible et le début du mouvement. Cette durée représente le temps nécessaire au système pour planifier adéquatement une réponse.

Une perturbation visuomotrice, telles que celles présentées dans ce mémoire, est soupçonnée de produire une augmentation du temps de traitement de l'information par rapport à la séance contrôle, sans dissociation visuomotrice (Georgopoulos & Massey, 1987). Toutefois, les résultats n'ont démontré aucune distinction significative à ce niveau d'analyse entre la séance contrôle et la première séance de pratique. Par ailleurs, il faut noter qu'il existe une différence entre les deux séances, indiquant que la première séance pratique présente des temps de réaction plus lents par rapport à la séance contrôle. Par contre, suite aux analyses celle-ci, elle ne s'est pas avérée significativement différente, toute chose étant égale, par ailleurs.

Sur ce point, il est important de rappeler que l'une des consignes claires données aux participants était de produire un mouvement d'atteinte le plus rapidement et le plus précisément que possible. De plus, les participants n'étaient pas avisés du type de dissociation qui leur serait conféré; il leur était dès lors impossible de planifier le mouvement à partir d'information préalablement reçue, et ce, autant du point de vue cognitif. Ainsi, l'information sur la dissociation ne pouvait être traitée que pendant le premier mouvement et intégrée par la suite à la planification du mouvement subséquent. Le manque de significativité des résultats portant sur le temps de réaction, bien que surprenante, semble soutenir qu'une nouvelle règle d'association main/curseur aux systèmes de planification puisse être apprise assez rapidement pour une dissociation de type miroir ou inverse.

Adaptation en phase de précision finale du mouvement dans un contexte de dissociation visuomotrice

Au cours de la seconde phase du mouvement, le système moteur doit parvenir à assurer l'atteinte de l'objectif du mouvement. Il aurait recours à des mécanismes de rétroaction de l'information sensorielle qui permettent d'assurer la précision de fin de mouvement. En d'autres termes, l'un des objectifs de ces mécanismes serait de minimiser l'écart entre la position finale et la position désirée, c'est-à-dire l'erreur finale.

L'application d'une nouvelle règle entre le mouvement du curseur (visuel) et le mouvement de la main (moteur) aurait pu produire une augmentation de la durée du mouvement expliqué par un délai nécessaire de traitement de l'information en temps réel, permettant de corriger/adapter le mouvement. Encore une fois, les résultats n'ont démontré aucune distinction significative entre la durée du mouvement lors de la première séance de pratique et la séance contrôle. Au niveau de la variabilité et de la directionnalité, les résultats ont révélé une distinction significative, entre la séance contrôle et la première séance de pratique.

Werner & Bock (2010) ont montré que les réponses des mouvements d'atteinte guidés visuellement pouvaient varier en fonction de la direction du mouvement. Bock (2003) a démontré une augmentation de la variabilité des mouvements diagonaux spécifiquement comparativement aux autres directions (Bock, 2003). Ces suggestions sont en accord avec Krakauer et coll. (2000) ainsi que Molier et coll. (2011), qui ont exposé une certaine influence de la direction du mouvement d'atteinte sur l'adaptation visuomotrice (Krakauer et coll.2000, Molier et coll. 2011, Werner & Bock 2010). Ils ont étudié le fonctionnement des modèles internes dans une condition d'adaptation à une dissociation visuomotrice. Leurs résultats ont soutenu que les mouvements le long de l'axe des X avaient une meilleure adaptation que les mouvements diagonaux (Krakauer et coll., 2000; Molier et coll., 2011). Nous avons observé cette même adaptation plus rapide le long de l'axe des X et plus difficile pour les mouvements du bras dans les diagonales. Elle semble beaucoup plus apparente pour les participants du groupe inverse que du groupe miroir.

Ainsi, la littérature suggère une distinction dans la variabilité des tracés en fonction de la direction de mouvements. Nos résultats soutiennent ces différentes observations, mais ajoutent qu'au cours des 120 premiers essais de la première séance d'adaptation à la dissociation, les trajectoires démontrent des caractéristiques d'adaptations différentes en fonction de la direction. En effet, nos analyses par Test-t étaient basées sur le mouvement du bras dans le but de comparer les deux groupes. Nous avons choisi d'utiliser le mouvement du bras, et non du curseur, dans nos analyses afin d'assurer que la distinction significative obtenue entre les deux groupes ne soit pas causée par une différence mécanique dans le mouvement, mais par une règle visuomotrice différente. Nos résultats

suggèrent une adaptation différente en fonction de la direction, mais aussi en fonction de la dissociation. Cette observation devrait être prise en compte lors de l'analyse de réponses correctives aux sauts de cibles. Ces résultats suggèrent aussi que certaines cartes visuomotrices peuvent être plus difficiles à créer selon les paramètres de l'organisation entre l'information visuelle et les commandes motrices adéquates. Nos résultats soutiennent la nécessité d'être parcimonieux lors de la comparaison de résultats provenant de tâches d'atteinte impliquant des règles sensorimotrices différentes.

Distinction entre les dissociations visuomotrices

Au cours de cette étude, nous avons testé deux dissociations visuomotrices distinctes pour déterminer s'il existe ou non une distinction à faire selon les règles visuospatiales qui doivent être acquises au cours de la tâche.

Au niveau de la phase de planification, nos principaux résultats ont démontré qu'en dépit de quelques distinctions au cours de la première séance pratique, les deux groupes parviennent à adapter leurs trajectoires selon les règles de leur dissociation visuomotrice, et ce, avant la fin de la première séance de pratique.

Les participants du groupe inverse ont démontré une adaptation plus rapide que les participants du groupe miroir. Ces résultats sont en accord avec certaines études portant sur l'adaptation à une dissociation visuomotrice de 180°, inversant les deux axes (Bock 2003, Cunningham 1989, Miyauchi et coll.2004) ainsi que d'autres études qui ont démontré une adaptation lente à une dissociation de type renversement gauche-droite, équivalente à notre condition miroir (Bock 2003, Cunningham 1989, Miyauchi et coll.2004). Nos résultats corroborent les résultats déjà présentés antérieurement dans la littérature.

Sur l'ensemble des mesures d'adaptation étudiées dans cette étude, seulement, deux composantes se sont avérées significativement, entre les groupes. Il s'agit de la variabilité et les erreurs directionnelles initiales. Les temps de réaction, la durée du mouvement n'ont présenté aucune distinction significative. L'erreur directionnelle initiale (**Figure antérieure 3.20**) présentait des distinctions significatives pour les mouvements du bras dirigé vers le corps. Ainsi, en plus de tenir compte des distinctions au niveau de la

variabilité des trajectoires, il nous faudra tenir compte des distinctions d'erreur directionnelle initiale.

Par contre, il est important de noter qu'aucune de ces distinctions intergroupes n'a subsisté au-delà des 240 premiers essais, de la première séance d'adaptation. L'ensemble des résultats discutés ici démontre que le système moteur parvient à s'adapter assez rapidement aux deux dissociations visuomotrices, tout en soulevant quelques petites distinctions.

Corrélat neuronal de la correction en temps réel du mouvement d'atteinte guidé visuellement

Le projet de recherche, rapporté dans ce mémoire, illustre des résultats qui soutiennent l'hypothèse de départ. Cette hypothèse dissocie, au moins partiellement, les mécanismes de planification et de correction en temps réel du mouvement volontaire du point de vue des circuits neuronaux. Les données comportementales de cette étude ne permettent pas d'inférer sur les circuits responsables des mécanismes de cartographie visuomotrice. Toutefois, dans cette section, nous allons présenter certaines évidences voulant que le cortex pariétal postérieur (CPP) soit en bonne posture pour être impliqué dans ces différents processus.

Revue historique de l'implication du CPP dans le mouvement

Il a longtemps été considéré que le CPP soit la région corticale impliquée dans l'intégration multisensorielle au niveau de la perception spatiale et de la planification motrice de haut niveau. Cette croyance provient des déficits observés chez les patients atteints d'une lésion au niveau du CPP. Ces déficits sont regroupés sous le nom de syndrome pariétal (Harvey et coll.1995). Cette première sous-section vise à démontrer que les symptômes présentés par les patients, atteints du syndrome pariétal, présentent des déficits au niveau de l'intégration sensorielle, liés à la perception de l'espace et la planification motrice.

Intégration multisensorielle pour la perception spatiale (Héminégligence)

La perception spatiale implique la capacité du système à intégrer l'information spatiale provenant de différents sens, afin de se représenter l'espace dans lequel le corps se meut, et interagit. Certaines études ont démontré qu'une lésion au niveau du cortex pariétal droit peut provoquer une altération de l'attention consciente de l'espace visuel. Ce syndrome est reconnu sous le nom d'héminégligence spatiale (Bisiach et coll.1979, Colombo et coll.1976, Gainotti et coll.1972)

Les patients ayant un syndrome d'héminégligence présentent des difficultés à percevoir de manière consciente, les stimulations visuelles situées dans l'hémichamp visuel controlatéral à l'hémisphère endommagé par la lésion (Bisiach et coll.1979, Colombo et coll.1976, Gainotti et coll.1972). Dans le but de diagnostiquer un trouble de la perception consciente de l'espace, tel que l'héminégligence, les patients sont soumis à trois différents tests; division de l'espace visuel, annulation d'objet et une tâche de copie de dessin. La tâche de division de l'espace visuel implique simplement que le patient divise une image, en deux segments égaux. La tâche consiste donc à dessiner un trait au centre de l'image. Les patients présentant un syndrome d'héminégligence auront des profils de réponse souvent biaisés, mais aussi variant selon la localisation de leur lésion. Un patient avec une lésion corticale droite aura tendance à produire un trait au niveau de l'hémicentre droit de l'image. En d'autres mots, le patient trace une ligne qui représente le quart droit de l'image. Une telle réponse indique une forme d'omission dans le traitement de l'information au niveau du champ visuel gauche (Ishiai et coll.2000, Koyama et coll.1997, Reuter-Lorenz & Posner 1990). Le test d'annulation d'objet implique que les patients doivent tracer une ligne au centre d'objets situés de part et d'autre de leur champ visuel. Les patients atteints d'héminégligence auront tendance à omettre les objets présentés dans le champ visuel controlatéral à leur lésion (Sarri et coll.2009). Finalement, le test de copie d'un dessin est particulièrement révélateur du syndrome d'héminégligence. Les patients vont typiquement délaissier les composantes du dessin situées dans la section du champ visuel, controlatéral à la lésion (Colombo et coll.1976, Ishiai et coll.1997).

Par conséquent, ces résultats ont mené les chercheurs à considérer que le CPP contient des cellules dont l'activation dépend de l'attention que le sujet porte sur l'espace visuel. En effet, l'héminégligence peut être centré sur l'observateur ou sur l'objet (Driver et coll.1994, Driver & Pouget 2000, Hillis et coll.1998, Tipper & Behrmann 1996), c'est-à-dire que si on demande à un patient de porter attention à un objet ou à son environnement, il en identifiera seulement le côté controlatéral à sa lésion. En d'autres termes, cette anomalie est liée, spécifiquement, au point d'intérêt de l'attention du patient. Ces résultats permettent de supposer l'implication du CPP dans le traitement de l'information sensorielle nécessaire à la représentation spatiale de l'environnement pour l'exécution d'une tâche cognitive impliquant l'attention.

Intégration multisensorielle permettant une planification motrice de haut niveau

Les composantes du syndrome pariétal ont aussi révélé un certain rôle du CPP dans la planification motrice de haut niveau. En effet, une lésion au niveau du CPP, peut aussi causer des syndromes tels que l'ataxie optique (AO) qui se décrit comme un déficit au niveau des mouvements d'atteinte guidés visuellement (Battaglia-Mayer et coll.2006, Battaglia-Mayer & Caminiti 2002, Rossetti et coll.2003).

L'AO est un syndrome qui a d'abord été démontré au niveau de la périphérie du champ visuel, certaines études ont démontré que dans certaines conditions, il en affecte aussi le centre. En effet, l'absence de rétroaction visuelle, par exemple lors d'un mouvement effectué dans la noirceur, les déficits sont présents pour l'ensemble des mouvements sans égard à la position dans le champ visuel (Battaglia-Mayer et coll.2006, Battaglia-Mayer & Caminiti 2002, Rossetti et coll.2003). Conséquemment, les carences liées à la présence de lésion au niveau du lobe pariétal induisent l'hypothèse que le CPP soit, bel et bien, impliqué dans le traitement de l'information sensorielle nécessaire à la production de mouvements. Il est important de souligner que les symptômes présentés plus haut ne renferment aucune incapacité à produire un mouvement. Il s'agit de problèmes touchant soit l'attention ou l'organisation adéquate du mouvement. Cette distinction importante, entre lacune motrice et sensorielle, permet de préciser le rôle

putatif de CPP, en l'identifiant au niveau de la planification du mouvement d'atteinte guidé visuellement.

Théorie des voies visuelles distinctes

Vers la fin des années 1960, les études comportementales de lésions au niveau du cortex visuel chez le rongeur, ont mené certains chercheurs à proposer une distinction fonctionnelle et anatomique du système visuel. En 1969, Schneider s'intéresse aux effets comportementaux d'une lésion au niveau des aires 17 et 18 du cortex visuel, ou au niveau du tectum, chez les rongeurs. Suite à ses observations, il propose de diviser le système visuel en deux voies, soit une première voie, géniculostriée, qui permet l'apprentissage de la discrimination spatiale, ainsi qu'une seconde voie, rétino-tectale, qui régit l'orientation spatiale (Schneider 1969).

Au début des années 1980, Mishkin & Ungerleider (1982) se sont intéressés, pour la première fois, à cette distinction des voies visuelles dans le cadre d'une recherche neuropsychologique menée chez les primates non humains. Ils ont d'abord démontré fait ressortir une différenciation importante entre leurs résultats et ceux de Schneider (1969). En effet, chez le singe, les voies sous-corticales présentaient une implication très minimale dans la perception visuelle spatiale. Selon les résultats obtenus, les fonctions discriminatives du système visuel sont, plutôt, assurées par la voie ventrale occipito-temporale, liant le cortex strié et les régions extrastriées au cortex inférotemporal de manière bilatérale. Mishkin & Ungerleider (1982) ont en effet démontré qu'une lésion au niveau de ce circuit, dit « ventral », provoque des déficits au niveau de la discrimination d'objets tout en laissant intacte la perception spatiale de relation entre les objets. Les fonctions de perception spatiale sont, pour leur part, déficitaires lorsqu'une interruption de la voie dite « dorsale » liant le cortex strié au CPP. En plus d'annihiler les capacités de percevoir la relation spatiale entre les objets dans l'espace, les singes dont la voie dorsale avait été lésée présentaient des troubles d'orientation du mouvement vers un objet ou de localisation d'objets, symptôme qui se révèle semblable à une AO.

Ces résultats ont permis à Mishkin & Ungerleider (1982) de revoir la théorie de double voie de traitement de l'information visuelle proposée par Schneider (1969) à partir

de données primates. La nouvelle version de la théorie implique, d'une part, la voie ventrale du « Quoi », c'est-à-dire qu'elle est impliquée dans la reconnaissance des caractéristiques intrinsèques des objets, et d'autre part, la voie dorsale du « Où », qui traite les caractéristiques extrinsèques, c'est-à-dire, l'information visuospatiale qui permet de localiser l'objet dans l'espace (Mishkin & Ungerleider 1982).

Cette théorie rejoint les premières évidences qui précisent l'implication du CPP dans le traitement de l'information visuospatiale utilisée par le système moteur pour la production de mouvements volontaires guidés visuellement. Compte tenu du fait que cette information est nécessaire à la planification du mouvement volontaire guidé visuellement, l'hypothèse d'une implication du CPP dans le processus de planification maintient sa validité.

Implication du CPP dans la planification du mouvement

Avec l'arrivée de nouvelles techniques d'investigation en neurosciences, il a été possible d'approfondir les connaissances sur les propriétés d'activation des cellules du CPP. Les études qui suivent ont permis de soutenir, à l'aide d'enregistrements neurophysiologiques, le rôle du CPP dans la planification du mouvement.

Propriétés somatiques et visuelles des cellules du CPP

L'activité cellulaire du CPP est modulée par différentes caractéristiques qui permettent de soutenir qu'il s'y construit une représentation de la posture du bras. En effet, des neurones dont les propriétés d'activation sont d'ordre kinesthésique ont été trouvés dans le CPP. Majoritairement localisé au niveau de l'aire 5 (Leinonen et coll.1979, Leinonen & Nyman 1979, Mountcastle et coll.1975, Sakata et coll.1973), ce type de cellule est activé par des stimulations passives de jonctions articulaires du bras (épaule, coude, poignet). Sakata et coll. (1973) ont enregistré l'activité de cellules du CPP chez des singes en état d'éveil, mais dont on avait induit une paralysie. Ils ont trouvé que la manipulation du bras par l'expérimentateur provoque des bouffées d'activités cellulaires lorsque la conformation de l'articulation change. L'activation de ces cellules pour un mouvement passif implique que la cellule ne soit pas liée au mouvement, mais bien au changement de

relation entre les articulations. Mountcastle et coll. (1975) ont répliqué l'expérience avec des singes en état d'éveil et non paralysés. Ils ont démontré que l'aire 5 contient des neurones dont l'activité cellulaire était principalement modulée par l'information somesthésique, tel que, liées aux articulations (2/3) pour un mouvement passif du bras. La majorité de ces cellules (82 %) étaient modulées par le mouvement passif au niveau d'une seule jonction articulaire, alors qu'une plus faible quantité de cellules étaient activées par le changement de conformation du bras impliquant deux ou trois jonctions articulaires. Les cellules de l'aire 7, situées plus latéralement par rapport à l'IPS, présentent des profils de réponses qui s'accordent plutôt avec les mouvements d'exploration visuelle et dont l'activation dépend de l'intérêt de l'animal par rapport avec l'objet dans l'espace.

Ces différentes études suggèrent que l'aire 5 du CPP se spécialise dans le traitement de l'information sensorielle dite somesthésique alors que l'aire 7 se concentre sur l'information visuelle.

Implication sensorielle des cellules du CPP dans le mouvement volontaire

Les études réalisées chez les animaux non paralysés rendent possible l'étude de l'implication de cellules du cortex dans le mouvement volontaire. Ce type de protocole permet d'étudier les propriétés motrices de cellules enregistrées. C'est en utilisant des protocoles de recherche impliquant l'apprentissage d'une tâche de mouvement d'atteinte dirigé vers une cible, que Hyvarinen & Poranen (1974) et Mountcastle et coll. (1975), ont découvert des cellules dont l'activité était liée à différentes composantes du mouvement volontaire.

Ainsi, du point de vue des implications motrices des cellules du CPP, trois différentes propriétés d'activation cellulaire ont été répertoriées; l'activation liée au mouvement d'atteinte, à la manipulation d'objets ainsi qu'au mouvement oculaire (Hyvarinen & Poranen 1974, Mountcastle et coll.1975). De manière générale, les protocoles d'expérimentation impliquaient l'entraînement de primates non humains à produire des mouvements d'atteinte dirigés vers une cible lumineuse. L'objectif du

mouvement d'atteinte était d'appuyer sur la plaquette afin d'obtenir une récompense sous forme de jus.

Les cellules activées par un mouvement d'atteinte ont d'abord été découvertes dans l'aire 7, par Hyvarinen & Poranen (1974), et identifiées sous le nom de « cellule d'atteinte de la main ». Elles avaient la caractéristique particulière d'être activée à partir du moment où la cible lumineuse était allumée jusqu'au moment précédent l'atteinte de la cible. De plus, elles atteignaient un pic d'activation pendant le mouvement vers la cible. Mountcastle et coll. (1975) ont trouvé des cellules ayant des caractéristiques similaires, au niveau de l'aire 5, qu'ils ont nommée « cellule de projection du bras ». Ils ont déterminé que l'activité de ces cellules était influencée par le mouvement en général. En effet, l'activité ne semblait pas dépendre de détails du mouvement tels que le guidage ou les indices sensoriels.

Les cellules dont l'activité était liée à la manipulation d'objet ont été découvertes par Sakata et coll. (1973) majoritairement au niveau de l'aire 7 b du CPP. Ces cellules étaient particulièrement activées lorsque le singe semblait en processus d'exploration manuelle dans le but d'aller appuyer sur la plaquette. Mountcastle et coll. (1975) ont également découvert la présence de ces cellules, au niveau de l'aire 5, qu'ils ont nommée « cellule de manipulation manuelle ». En effet, plusieurs cellules étaient activées par des stimulations cutanées (Hyvarinen & Poranen 1974, Leinonen et coll.1979, Leinonen & Nyman 1979, Mountcastle et coll.1975, Sakata et coll.1973). Parmi les propriétés les plus remarquables de ces cellules, on retrouve une modulation de leur activité en fonction du mouvement de la stimulation ainsi qu'une dépendance sélective à la direction du frottement sur la peau (Hyvarinen & Poranen 1974, Leinonen et coll.1979, Leinonen & Nyman 1979, Mountcastle et coll.1975, Sakata et coll.1973).

Implication de cellules du CPP dans la planification de saccades

Hyvarinen & Poranen (1974) ont découvert des cellules dans l'aire 7 dont l'activité était modulée par un mouvement oculaire dans la direction du mouvement de la stimulation cutanée. Ces cellules ont été nommées « cellule de regard » pour souligner la caractéristique volontaire cette activation (Hyvarinen & Poranen, 1974).

La présence de ces cellules a été confirmée par Mountcastle et coll. (1975). Ils ont entraîné des singes à fixer et poursuivre des cibles lumineuses afin de déterminer le rôle du CPP dans la production de mouvements de saccades. Trois types de cellules ont été répertoriés selon les propriétés oculomotrices de leur activation soit les cellules de fixation visuelle, de poursuite visuelle ainsi que d'espace visuel. Les cellules de poursuite visuelle correspondent aux cellules de regard déjà répertoriées par Hyvarinen & Poranen (1974). Les cellules de fixation visuelle étaient particulièrement actives pendant les périodes de fixation de la cible d'intérêt (Mountcastle et coll. 1975). Sakata et coll. (1980) ont trouvé des cellules correspondantes aux cellules de fixation, dont l'activation dépendait de l'angle du regard dans l'aire 7a. De plus, ils ont trouvé des cellules dont l'activité dépendait de la distance entre l'animal et le point de fixation (Sakata et coll. 1980). Ils ont divisé ces cellules en deux groupes, en fonction de leur pic d'activité maximale. En effet, ils ont découvert que ces cellules sont sélectives à la distance entre l'animal et l'objet à fixer, ainsi certaines cellules sont impliquées dans la fixation rapprochée, soit de 5 à 30 cm, alors que d'autres s'intéressent plutôt à la fixation éloignée, soit de 1 à 3 mètres.

Les cellules de perception spatiale visuelle sont des cellules activées lors de la présentation d'une stimulation visuelle d'intérêt dans la partie latérale du champ visuel (Mountcastle et coll. 1975). Elles ont été étudiées plus longuement par Motter et Mountcastle (1981). Ils ont démontré que ces neurones déchargeaient avec une latence de 50 à 290 ms pour les stimulations visuelles et en fonction de l'angle du regard. Elles étaient activées uniquement pour les stimulations situées à l'extérieur du point de fixation, c'est-à-dire hors de la fovéa. En plus d'être influencées par la direction du mouvement de la stimulation visuelle périphérique, les cellules avaient des champs récepteurs bilatéraux correspondant à des vecteurs d'orientation. Ces résultats ont mené Motter & Mountcastle (1981) à suggérer que la fonction de ces cellules était d'assurer une perception visuelle de l'environnement d'une manière générale à l'affût de stimulations visuelles importantes pour la tâche (Motter & Mountcastle 1981).

Kalaska, Caminiti & Georgopoulos (1983) se sont ensuite intéressés au rôle de l'aire 5 du CPP dans le contrôle du mouvement sur le plan spatial. Sachant que l'aire 5 contient

des connexions importantes avec les aires précentrales motrices (Jones & Powell 1969a, Jones & Powell 1969b, Zarzecki et coll.1978), ils proposent que la nature de cette interconnexion soit liée au contrôle du mouvement. Ils présentent alors des évidences que les cellules du CPP encodent particulièrement en fonction de la direction du mouvement (Kalaska et coll.1983). Schmidt et coll. (1975) et Georgopoulos et coll. (1982,1983) avaient déjà caractérisé certaines cellules dont l'activité était modulée par la direction du mouvement.

Kalaska et coll. (1983) ont tenté de caractériser plus en profondeur la nature de cette relation à la direction des cellules du CPP. Ils ont donc entraîné 3 singes à produire des mouvements d'atteinte à l'aide d'un manipulandum vers l'une des 8 cibles présentées selon la demande de la tâche. Une fois les animaux apprivoisés à la tâche, ils ont enregistré l'activité cellulaire de l'aire 5. Ils observent la présence de cellules dont l'activité est liée au mouvement du bras (182/210), mais plus précisément, parmi ces cellules, la grande majorité (151/182) avait, bel et bien, une activité modulée en fonction de la direction du mouvement (Kalaska et coll, 1983). Ils soulèvent aussi cette similitude avec l'activité de cellules du cortex moteur qui a été démontrée comme fortement liée à la direction du mouvement (Georgopoulos et coll.1983).

Globalement, les aires 5 et 7 sont composées d'une multitude de cellules activées selon différentes composantes sensorielles nécessaires à la planification du mouvement. L'aire 5 contient une multitude de cellules somato-sensorielles, soit entre ~65 % à ~90 % de neurones retrouvés selon les expérimentations (Chapman et coll.1984, Kalaska et coll.1983, Mountcastle et coll.1975, Taoka et coll.1998). On y retrouve des cellules liées à la proprioception (~45 % à 65 %), à la perception tactile (~15 %) ainsi qu'à la convergence de champs récepteurs (~15 % à ~35 %) (Duffy & Burchfiel 1971, Hyvarinen 1982, Mountcastle 1975, Sakata et coll.1973). Parmi les différentes stimulations évaluées pour déterminer leurs implications, les mouvements combinés tels que les rotations de plusieurs segments du bras avaient le plus d'influence (Mountcastle 1975, Sakata et coll.1973, Taoka et coll.1998).

L'implication du CPP dans les transformations sensorimotrices : circuit pariéto-frontal.

Afin de planifier un mouvement, le système moteur doit produire des transformations sensorimotrices, c'est-à-dire qu'il doit pouvoir traiter l'information sensorielle et la transformer en commande motrice adéquate. Les études qui suivent permettront de soutenir le rôle du CPP, au sein d'un circuit le liant aux lobes frontaux, dans la production de ces transformations sensorimotrices.

C'est en positionnant le CPP dans sa structure anatomique englobant ses interconnexions que l'on parvient à découvrir que le CPP joue un rôle fondamental dans les transformations sensorimotrices. Graziano et coll. (1994) proposent que les cellules impliquées dans les transformations sensorimotrices encodent l'information sensorielle dans un système de coordonnées centrées sur le membre effecteur du mouvement (Graziano et coll.1994). Par exemple, une activité cellulaire, dont le système de coordonnées serait centré sur la rétine, serait modulée par un mouvement de l'œil dans l'orbite, puisque l'information à traiter serait différente suivant chaque mouvement. Il faudrait produire une nouvelle carte avec de nouvelles coordonnées, qui se traduirait par un changement dans l'activité de la cellule (Colby & Duhamel 1991, Duhamel et coll.1992, Duhamel et coll.1998).

Ainsi, l'ensemble de l'information sensorielle relative à la position de la cible à atteindre s'y trouve encodé en fonction du membre effecteur, ce qui permet d'utiliser l'information sensorielle comme signal moteur.

La fin du circuit : cortex prémoteur ventral (PMv)

Le PMv se situe au niveau postérieur du cortex frontal, antérieurement au cortex moteur primaire (M1) (Gentilucci et coll.1988). Il a été démontré que le PMv contient des cellules à champs récepteurs bimodaux. De manière générale, ces cellules bimodales encodent l'information dans un système de coordonnées centré sur la partie du corps d'où proviennent les champs récepteurs (Fogassi et coll.1992, Fogassi et coll.1996, Gentilucci et coll.1983, Graziano & Gross 1998, Graziano et coll.1997, Graziano et coll.1994). En d'autres mots, l'activité de ces cellules est modulée, uniquement, par un mouvement du

membre en question. Par exemple, PMv contient des cellules ayant des champs récepteurs tactiles au niveau du bras, ont également un champ visuel dont l'activité est modulée au mouvement du bras (Graziano et coll.1997, Graziano et coll.1994). En d'autres termes, ces cellules encodent l'information visuelle dans un système de coordonnées centrées sur le bras. Gentilucci et coll. (1988) ont démontré que ces neurones sont actifs au cours du mouvement en plus de produire une réponse motrice lorsqu'ils sont stimulés.

Relais de l'information du CPP au PMv pour les transformations sensorimotrices

Nous avons vu que les cellules du CPP sont activées par une convergence de stimulation multimodale (Andersen et coll.1997, Felleman & Van Essen 1991, Goodale et coll.1994). De plus, plusieurs études ont démontré que le CPP est particulièrement connecté au cortex prémoteur ventral (PMv) (Jones & Powell 1969a, Jones & Powell 1969b, Matelli et coll.1986). Les différentes études ont démontré que le CPP est divisé en sections en fonction de leur positionnement par rapport au sulcus intrapariétal, mais aussi, en fonction du type de mouvement auquel l'activité cellulaire est associée.

Jeannerod, Arbib, Rizzolatti & Sakata (1995) ont étudié le circuit pariéto-frontal chez le singe au niveau du sillon intrapariétal antérieur (AIP). Ils ont démontré des évidences que l'activité des cellules de l'AIP est fortement liée à la sélection de la configuration de la main pour la préhension d'objets. En effet, leurs résultats suggèrent que l'activité de cette section du circuit dépend de propriétés physiques d'objets (Sakata et coll. 1995). De plus, Gallese et coll. (1992) ont démontré que l'inactivation de la section rostrale du CPP, altère la capacité des singes à préformer la main pour la préhension d'objets. Ces résultats suggèrent donc que l'aire AIP soit impliquée dans les transformations visuomotrices de mouvement guidé visuellement vers une cible pour la préhension (Jeannerod et coll.1995, Sakata et coll.1997).

Plusieurs études suggèrent que la zone intrapariétale ventrale (VIP) soit impliquée dans le traitement de l'espace péripersonnel en référence au corps, ainsi qu'à la localisation d'objets dans ce même espace (Graziano & Gross 1998, Matelli & Luppino 2001, Rizzolatti et coll.1998). La zone VIP du CPP serait en mesure de produire la transformation passant de cette information sensorielle à un mouvement approprié en

direction de l'objet espace (Graziano & Gross 1998, Matelli & Luppino 2001, Rizzolatti et coll.1998). Sur ce point, Colby & Duhamel (1996) ont démontré que les cellules de la VIP sont modulées par des stimulations visuelles en mouvement et plus spécialement sélectives pour la direction du mouvement de la stimulation. Les cellules que Colby & Duhamel (1996) dénomment « cellule ultra proche » sont des cellules visuelles qui ne répondent qu'à des stimulations très près du singe, voire plus précisément, près de son visage. Ils soutiennent que ces cellules représentent la présence d'objets pouvant être atteinte avec la bouche. Rizzolatti et ses collègues avaient par ailleurs démontré que les cellules de VIP projettent vers le cortex prémoteur, mais plus particulièrement vers une région du cortex prémoteur responsable des mouvements de la bouche et de la tête (Rizzolatti et coll.1981a, Rizzolatti et coll.1981b). D'autres cellules, les cellules de trajectoires, seraient responsables de spécifier la présence d'un contact causé par un mouvement de la stimulation par rapport à l'animal. Elles ont une réponse plus importante lorsqu'il y a un risque de contact entre la stimulation en mouvement et l'animal lui-même. Ils ont démontré que l'information est encodée dans des coordonnées centrées sur la tête, et non de coordonnées rétinienne (Colby & Duhamel 1991, Duhamel et coll.1992, Duhamel et coll.1998). Ainsi, les cellules de la VIP ont des propriétés de représentation spatiale dans des coordonnées centrées sur la tête et produisent des cartes permettant des mouvements d'atteinte avec la bouche et les mains. Elles sont modulées, par exemple, lorsque les yeux sont fixés pendant une stimulation visuelle en périphérie (Colby & Duhamel 1991, Duhamel et coll.1992, Duhamel et coll.1998). Ces cellules seraient à l'origine de la perception qui permet de guider les mouvements de la tête (Colby et coll.1993).

Snyder et coll. (1997) ont enregistré l'activité du CPP chez des singes entraînés à produire des mouvements de saccades ou d'atteinte avec le bras guidés par la mémoire de la localisation de la cible. De cette étude, deux régions sont ressorties comme principalement impliquée dans la planification du mouvement, la région intrapariétale latérale (LIP) pour la planification de saccades ainsi que la région pariétale de mouvement d'atteinte (PRR) pour la planification de mouvements d'atteinte avec le bras. La région LIP, qui compose un circuit avec la région frontale lié au mouvement des yeux (FEF), serait

impliquée dans l'intégration de l'information sur la position des yeux et la représentation rétinotopique de l'espace visuelle pour déterminer la position de la cible à atteindre pour la fixation (Matelli & Luppino, 2001). De son côté, la PRR est reconnue pour être précisément engagée dans la production de la planification du mouvement d'atteinte. Batista & Andersen (2001) ont entraîné des singes à produire des mouvements d'atteinte vers des cibles dont la localisation est d'abord mémorisée. Ils ont trouvé que les cellules de PRR modulent leur activité de manière à toujours représenter la direction du mouvement d'atteinte à produire afin d'exécuter le mouvement.

Battaglia-Mayer et coll. (2000) se sont intéressées aux signaux contenus dans les cellules se situant au début du circuit pariéto-frontal, soit au niveau pariéto-occipital, afin d'en déterminer les propriétés d'activation. Ils ont utilisé une approche par tâche multiple qui permet d'investiguer le comportement de cellules dans différentes conditions. Ils présentent l'hypothèse que les neurones de CPP ont des propriétés de modulation pour la direction et la localisation yeux-mains, sur la plupart des cellules situées à la jonction pariéto-occipitale. Cette hypothèse provient de l'importance de la direction dans l'activation de cellules. En effet, les cellules enregistrées avaient la propriété d'avoir une activité sélective à une direction particulière à tous les moments de chacune des différentes tâches. Ils proposent que le CPP soit un site où l'ensemble de l'information nécessaire à la production du mouvement converge dans un regroupement en fonction de la direction des stimulations et du mouvement à produire. Ainsi, l'information sensorielle serait regroupée pour être transformée dans un seul et même système de coordonnées déjà, au tout début du processus de planification du mouvement. (Battaglia-Mayer et coll. 2000)

Ils ont trouvé plusieurs cellules (56 %) modulées au cours de la préparation du mouvement de la main et du bras, dans une condition de tâche d'atteinte incluant des délais. De manière très intéressante, cette modulation était aussi présente lorsque la tâche était exécutée à la noirceur (59 %). Cette modulation sans rétroaction visuelle laisse sous-entendre une réponse en fonction du mouvement global. Autrement dit, cette activité semble être liée à l'intention motrice plutôt qu'aux aspects précis du mouvement (Battaglia-Mayer et coll. 2000).

Plus récemment, Buneo & Andersen (2012) ont tenté d'éclaircir la nature des mécanismes de transformations visuomotrices, en enregistrant les cellules de CPP pendant la planification du mouvement. Ils ont enregistré 109 cellules dont l'activité semble intégrer, conjointement, l'information de la position du bras ainsi que de la position de la cible, de manière très consistante. Plus précisément, ils ont trouvé que les 2/3 des cellules unitaires enregistrées encodent la localisation initiale de la main, et de la cible séparément alors que 1/3 des cellules encodent l'information de la position de la main et de la cible conjointement. Ils ont conclu que le CPP utilise des schèmes consistant à créer des vecteurs du mouvement d'atteinte dans différentes parties de l'espace de travail qui sont robustes aux changements dans la présence ou non d'indices somatique ou visuelle sur la position de la main.

Les résultats des études présentés mènent à l'hypothèse que le CPP contient à la fois l'information sensorielle relative à la position et au mouvement du corps dans l'espace ainsi que le plan établi afin de produire un mouvement d'atteinte dans l'espace égocentrique immédiate de l'animal. Jusqu'ici, l'AO est considérée comme une perturbation dans la planification du mouvement. Toutefois, certaines évidences suggèrent que le CPP soit aussi impliqué dans le contrôle en temps réel du mouvement.

CPP et contrôle en temps réel du mouvement

Nous avons vu précédemment (voir introduction) que le système moteur est en mesure de corriger un mouvement en cours, pour un saut de cible, par exemple, de manière très fluide. Le rôle du cortex pariétal dans les transformations visuomotrices permettant de planifier le mouvement est donc bien supporté par une multitude d'études psychophysiques et cliniques. Toutefois, cette planification ne représente que la première phase du mouvement. En effet, une fois que le mouvement est initié, il pourrait être modulé afin d'assurer une certaine précision de fin de mouvement ou encore pour modifier la trajectoire si un changement survient dans l'environnement. Les évidences voulant que le cortex pariétal supérieur soit impliqué dans le contrôle en temps réel du mouvement sont de plus en plus proéminentes.

Le contrôle en temps réel du mouvement implique que le système soit en mesure d'acquérir l'information de la position du bras et de la cible au cours du mouvement et de l'intégrer dans les circuits de contrôle du mouvement. L'ensemble du circuit permettant de produire un mouvement d'atteinte guidé visuellement, doit comporter une sorte de mise à jour de cette information afin de pouvoir contrôler le mouvement et assurer une précision de fin de mouvement.

Plusieurs évidences du contrôle en temps réel du mouvement d'atteinte guidé visuellement proviennent d'études impliquant un changement de position de la cible à l'initiation ou en cours de mouvement (Pelisson et coll.1986). Il a été également mentionné plus haut, que les réponses correctives à de telles perturbations sont plus rapides que le temps nécessaire à l'information visuelle d'être utilisées pour moduler le mouvement. Goodale et coll. (1986) ont démontré que ce type de correction rapide peut se produire même lorsque le participant n'est pas conscient du changement de localisation de la cible (Prablanc et coll. 1986; Goodale et coll. 1986). De plus, Day & Lyon (2000) ont démontré que ce mécanisme de correction n'était pas modulé par une règle cognitive indiquant de supprimer ou d'inverser la trajectoire de la main par rapport à la position de la cible. Ainsi, les mécanismes de correction rapide du mouvement ont été perçus comme étant « automatiques » et produits de manière inconsciente (Desmurget & Grafton, 2000).

Considérant l'importance du rôle du CPP dans les transformations visuomotrices permettant la planification du mouvement, le CPP pourrait avoir un rôle important dans la correction en temps réel du mouvement d'atteinte guidé visuellement. Cette hypothèse est soutenue par différentes études de stimulation corticale. La planification implique un modèle forward (prédiction de la trajectoire à partir de commandes motrices) (figure antérieure 1.3) dans lequel on retrouve une copie du modèle inverse, c'est-à-dire la copie efférente de la commande motrice qui est envoyée aux muscles ainsi que l'information sur l'état du système au moment de produire la commande ce qui permet une forme de prédiction du résultat de la commande. Par exemple, il a été démontré que lors d'un mouvement d'atteinte visant à la préhension d'un objet, la main module sa conformation au cours du mouvement d'atteinte, en plus d'atteindre la bonne conformation avant même d'avoir touché l'objet (Jeannerod et coll.1995; Jeannerod et coll.1984).

Toutefois, Jeannerod & Michel (1984) ont étudié les effets comportementaux d'une lésion au niveau du lobe pariétal touchant le gyrus postcentral et le lobule pariétal supérieur, chez un patient. Ils ont observé que ce patient présentait une perte importante au niveau de la conformation de la main (controlatérale à la lésion) avant la préhension d'objets. Pisella et coll. (2000) ont démontré que les patients atteints d'AO causé par des lésions bilatérales au niveau du CPP, ont des difficultés à produire des corrections, automatiques et rapides, de mouvements d'atteinte à la suite d'un saut de cible. De plus, Gréa et coll. (2002) ont démontré que ce même patient présente des difficultés à ajuster la conformation de sa main pour la préhension en temps réel. En effet, il présente des réponses coupées au niveau de la direction du mouvement. En d'autres termes, il répond en deux temps, d'abord en direction de la localisation initiale du mouvement et s'arrête pour ensuite ré-initier son mouvement vers la nouvelle localisation.

Goodale et Milner (1992) ont étudié le cas de deux patientes, une dame DF, ayant une lésion bilatérale au niveau du cortex occipito-temporal, donc une atteinte à la route ventrale, et AT atteinte d'une lésion occipito-pariétale susceptible d'avoir atteint la route dorsale. Alors que DF présentait des troubles au niveau de la reconnaissance d'objets, malgré sa capacité à estimer manuellement la grosseur de l'objet en question, elle n'était pas en mesure de reconnaître l'objet. Alors qu'inversement, la seconde patiente, AT, parvenait à reconnaître et estimé la grosseur de l'objet sans être en mesure de préformer sa main pour la préhension de l'objet en question.

Ces résultats suggéraient que les attributs des objets soient traités de manière différente selon la tâche à exécuter. S'il s'agit de la reconnaissance d'objets, il est nécessaire d'aller chercher l'information sémantique liée à l'objet, alors que si la tâche n'implique que de prendre l'objet, alors il s'agit d'un traitement plus pragmatique, des attributs spatiaux et intrinsèques de l'objet. Ces deux traitements peuvent être influencés l'un par l'autre, puisque par exemple, AT qui n'était pas en mesure de préformer sa main pour l'atteinte d'un cylindre en plastique était en mesure de préformer sa main pour un objet plus familier tel qu'un rouge à lèvres.

Goodale et Milner (1992) proposent de modifier la théorie de Mishkin et Ungerleider (1982) en modifiant l'objectif ou le rôle des deux voies. Plutôt que de

considérer que les deux voies se distinguent au niveau de l'information reçue (forme vs spatiale), ils stipulent que les voies seraient distinctes au niveau du traitement fait sur l'information visuelle. Les deux voies reçoivent l'information sur les traits et sur leur relation spatiale, mais les voies traiteraient l'information de différentes manières, l'une pour la perception (ventrale), l'autre pour l'action (dorsale).

Desmurget et coll. (1999) ont démontré qu'une stimulation du CPP au cours du mouvement, à l'aide de la stimulation magnétique transcrânienne (TMS), annule les réponses correctives au changement de localisation de la cible. Les études cliniques ont aussi permis de soutenir cette hypothèse. En effet, nous avons vu que les patients ayant une lésion, au niveau des lobules supérieurs du cortex pariétal (SPL), développent des difficultés au niveau du traitement de l'information spatiale. Pisella et coll. (2000; 2002) ont démontré qu'un patient ayant une lésion bilatérale du CPP est en mesure de produire un mouvement de pointage ou de préhension, mais ne parvient pas à corriger son mouvement en temps réel lorsque la cible change de localisation. L'objectif de l'étude était de déterminer le rôle du CPP dans l'aspect volontaire du mouvement. Ils ont produit une tâche qui permet de déterminer si la réaction motrice est intentionnelle ou automatique à un changement de localisation de la cible suite à l'initiation du mouvement. Ils ont recruté des participants normaux ainsi que des participants ayant des lésions bilatérales au niveau du CPP. De manière très intéressante, ils ont découvert que les participants n'ayant aucune lésion ne parvenaient pas à inhiber leur réponse corrective, alors que les patients atteints au niveau du CPP, ne présentaient aucune réponse rapide et « automatique ». Ces résultats ont mené Pisella et coll. (2000) à conclure que le CPP avait un rôle de « pilote automatique » qui permettrait de produire une réponse rapide et en temps réel à la suite d'un changement dans l'environnement. Ainsi, ils proposent qu'AO soit le résultat de lésions empêchant le CPP de produire ladite réponse « automatique ».

Battaglia-Mayer et coll. (1998, 2002) proposent que l'ataxie optique soit causée par un dysfonctionnement au niveau des mécanismes de correction en temps réel. Ils présentent l'ataxie optique comme une perturbation au niveau de l'intégration dynamique de l'information obtenue par le circuit de rétroaction. Les substrats neuronaux de cette intégration sont les champs de modulation globale multimodaux de neurones de la partie

médiane de SPL ainsi que des boucles de connectivité entre le lobe frontal et le lobe pariétal. Ce circuit pariéto-frontal joue un rôle de pilote automatique pour la main, utilisant l'information visuelle ainsi qu'une estimation de la position courante pour gérer une commande pour bouger la main vers la cible (Pisella et coll. 2000).

Encore plus important, Milner et coll. (1999; 2001) ont étudié deux cas cliniques d'OA qui démontrent que le cortex pariétal joue un rôle important dans le contrôle en temps réel du mouvement. Les deux patients sont atteints de lésions bilatérales importantes au niveau du cortex pariétal. Ils ont demandé aux deux patients de produire des mouvements de pointage (Milner et coll. 1999) et une tâche de préhension d'objets (Milner et coll. 2001). Ils ont démontré que les patients étaient en mesure de produire des mouvements de pointage et de préhension aussi bien que les participants normaux lorsqu'on leur demandait d'utiliser leur mémoire visuelle de la cible ou de l'objet. Ces résultats soutiennent l'hypothèse de Mishkin et Ungerleider (1982) de deux voies visuelles distinctes. En effet, les patients des études de Milner et collègues ont des lésions au niveau de la voie dorsale, la voie du « où », laissant la voie ventrale intacte, « quoi ».

Retour sur les voies partiellement séparées

Ainsi, le CPP pourrait contribuer aux transformations sensorimotrices pour la planification et le contrôle en temps réel du mouvement. La méthode de stimulation magnétique transcrânienne a permis de découvrir que la stimulation du lobe pariétal inférieur (IPL) lors d'un mouvement d'atteinte guidé visuellement produit un déficit au niveau de la planification du mouvement (Rushworth et coll. 2001).

Le modèle perception-action de Goodale & Milner (1992) propose qu'une fois que l'information visuelle quitte le lobe occipital, elle se divise en deux voies, une voie ventrale servant à la perception ainsi qu'une voie dorsale traitant l'information dans le but de produire une réponse motrice. La voie ventrale consiste en un transfert de l'information visuelle portant sur le contexte ainsi que les informations non spatiales de la tâche du lobe occipital vers le lobe temporal inférieur pour y être traité et envoyé au lobe pariétal inférieur qui module l'information avant de la relayer au niveau des lobes frontaux afin d'être jumelé à l'objectif et la planification du mouvement. La voie dorsale traite

l'information spatiale de la scène ainsi que les propriétés des objets qui y sont présents au niveau de SPL et renvoie l'information au IPL aux fins d'intégration au plan et ensuite être traité par les lobes frontaux.

Milner et coll. (1991), ainsi que plusieurs autres études ont démontré qu'une lésion au niveau de la voie ventrale produit un déficit dans la planification du mouvement et non dans la correction en temps réel (Milner et coll. 1991; Carey et coll. 1996; Goodale et coll. 1994 b; Milner & Goodale., 1995). Ainsi, la voie ventrale aurait pour objectif d'utiliser l'information visuelle afin de planifier le mouvement, alors que la voie dorsale permettrait de traiter l'information visuelle dans le but de contrôler le mouvement de manière adéquate. Ainsi, le modèle de Milner & Goodale (1992) soutient que le système moteur construit une représentation visuelle de la scène qu'il utilise pour la planification du mouvement et qui est nourrie par rétroaction visuelle de la voie dorsale pour corriger et préciser le mouvement.

Mulliken et coll. (2008) ont tenté de déterminer si le CPP pouvait être un site intéressant où retrouver le modèle « forward » proposé par les théories du contrôle du mouvement. Ils ont entraîné des singes à fixer et produire des mouvements d'atteinte vers une cible. Ils ont enregistré l'activité de l'aire 5 et de PRR et ont analysé la corrélation de l'activité de cellules avec l'angle correspondant au vecteur formé par la position initiale du curseur et la position de la cible à atteindre. De plus, ils ont enregistré l'activité de cellules pendant que les animaux produisaient des mouvements impliquant l'évitement d'obstacles en fixant un point central dans l'espace de travail. Leur analyse des neurones liés à l'angle du mouvement a démontré que le CPP serait un mécanisme dynamique de contrôle sensorimoteur capable d'estimer le résultat d'une commande motrice, c'est-à-dire d'encoder les changements de position du curseur ainsi que sa position future. Leurs résultats ont permis de déterminer que l'aire 5 et PRR encodent l'état du curseur tel qu'attendu par un système représentant un modèle « forward ». Ainsi, leurs résultats proposent que le CPP forme une estimation de la position du curseur en avance dans le temps.

En conclusion, le projet présenté dans ce mémoire visait à examiner les mécanismes impliqués dans la planification et la correction en temps réel du mouvement.

D'un point de vue anatomique et neurophysiologique, le CPP semble contenir les propriétés d'activation cellulaire et les connexions nécessaires à la planification et au contrôle en temps réel du mouvement. Alors qu'IPL serait possiblement plutôt impliqué dans la planification du mouvement, SPL avec PRR serait responsable du contrôle en temps réel du mouvement. Cette légère distinction entre SPL et IPL vont de paires avec l'hypothèse que la planification et la correction du mouvement en temps réel soient orchestrées par des circuits au moins partiellement séparés.

Faiblesses du projet

La préparation d'un projet de recherche vise à répondre à une question spécifique laissée sans réponse dans la littérature. Malgré toute la bienveillance des acteurs de cette étude, certaines faiblesses ont persisté dans l'élaboration du projet.

Nous avons tenté de réduire la liste des distinctions entre l'étude de Gritsenko & Kalaska (2000) et Abdelghani & Tweed (2000) qui puissent expliquer la divergence notoire au niveau des conclusions. Nous avons inclus une plus grande variété de directions de mouvement, une plus grande période de pratique des dissociations ainsi qu'ajouter l'une des dissociations visuomotrices (inverse) incluses dans le projet d'Abdelghani & Tweed (2000). Nous avons, volontairement exclu l'ajout d'un saut de cible à chacun des essais, dus à la possibilité pour les sujets d'adapter leur correction du mouvement en temps réel de manière parallèle à l'initiation du mouvement. Cette adaptation parallèle aurait pu masquer la présence d'un mécanisme de correction en temps réel. Toutefois, il aurait été préférable d'ajouter un groupe de participants dont les conditions auraient spécifiquement inclus les sauts de cible à chacun des essais, afin d'exclure ou d'inclure cette l'hypothèse voulant que ce paramètre soit la cause des résultats obtenus par Abdelghani & Tweed (2000).

De plus, les participants de notre expérimentation recevaient continuellement une rétroaction de l'information visuelle sur la position de leur curseur. Il est possible que la présence permanente de l'information visuelle permette une recalibration des circuits du contrôle en temps réel. Si tel est le cas, alors le mieux que les participants pouvaient faire, était d'« ignorer » la rétroaction visuelle pour le contrôle rapide en temps réel.

Futur : Analyse de la correction du mouvement.

L'objectif de cette première partie de l'expérimentation était d'obtenir des données quantitatives sur l'adaptation des mécanismes d'initiation du mouvement en présence de dissociation visuomotrice.

La seconde phase d'analyse de ce projet comprendra le traitement de l'information quantitative décrivant l'adaptation des mécanismes de correction du mouvement dans les mêmes conditions expérimentales.

La dernière étape consistera donc à comparer les résultats obtenus suite à nos analyses dans les deux premières étapes, pour tenter de déterminer si l'adaptation des deux phases du mouvement se fait de manière parallèle ou séparée.

Des résultats illustrant une adaptation parallèle des réponses motrices impliqueraient la possibilité qu'un seul mécanisme, soit responsable, des deux phases du mouvement soit l'initiation et la correction du mouvement.

À contrario, des résultats démontrant même une fine distinction adaptative entre deux réponses nous obligerait à maintenir l'hypothèse que les mécanismes impliqués dans l'initiation et la correction du mouvement soient générés par des circuits au moins partiellement indépendants.

Conclusion générale

L'objectif de cette première analyse visait à examiner l'adaptation de la carte visuomotrice permettant la planification et l'initiation du mouvement dans une dissociation visuomotrice.

Les conclusions générales de ses analyses sont que les participants parviennent éventuellement à apprendre à planifier et amorcer la direction du mouvement d'atteinte selon leur condition de dissociation visuomotrice. Ces résultats offrent le contexte pour l'analyse des réponses correctives à un saut de cible, de nos participants. Ces analyses seront décrites dans une future publication.

Pour l'instant, contentons-nous d'enregistrer ce constat et de verser les informations obtenues dans une analyse subséquente sur ce sujet fort complexe, mais en même temps enrichissant sur le plan de la valeur heuristique.

Bibliographie

- Abdelghani MN, Lillicrap TP, Tweed DB. 2008. Sensitivity derivatives for flexible sensorimotor learning. *Neural computation* 20: 2085-111
- Abdelghani MN, Tweed DB. 2010. Learning course adjustments during arm movements with reversed sensitivity derivatives. *BMC neuroscience* 11: 150
- Abend W, Bizzi E, Morasso P. 1982. Human arm trajectory formation. *Brain : a journal of neurology* 105: 331-48
- Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J. 1997. Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual review of neuroscience* 20: 303-30
- Atkeson CG, Hollerbach JM. 1985. Kinematic features of unrestrained vertical arm movements. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 5: 2318-30
- Barrett NC, Glencross DJ. 1989. Response amendments during manual aiming movements to double-step targets. *Acta psychologica* 70: 205-17
- Batista AP, Andersen RA. 2001. The parietal reach region codes the next planned movement in a sequential reach task. *Journal of neurophysiology* 85: 539-44
- Battaglia-Mayer A, Archambault PS, Caminiti R. 2006. The cortical network for eye-hand coordination and its relevance to understanding motor disorders of parietal patients. *Neuropsychologia* 44: 2607-20
- Battaglia-Mayer A, Caminiti R. 2002. Optic ataxia as a result of the breakdown of the global tuning fields of parietal neurones. *Brain : a journal of neurology* 125: 225-37
- Bennett DJ. 1994. Stretch reflex responses in the human elbow joint during a voluntary movement. *The Journal of physiology* 474: 339-51
- Bisiach E, Luzzatti C, Perani D. 1979. Unilateral neglect, representational schema and consciousness. *Brain : a journal of neurology* 102: 609-18
- Bock O. 2003. Sensorimotor adaptation to visual distortions with different kinematic coupling. *Experimental brain research* 151: 557-60

- Buneo CA, Andersen RA. 2012. Integration of target and hand position signals in the posterior parietal cortex: effects of workspace and hand vision. *Journal of neurophysiology* 108: 187-99
- Burdet E, Milner TE. 1998. Quantization of human motions and learning of accurate movements. *Biological cybernetics* 78: 307-18
- Carlton LG. 1981. Processing visual feedback information for movement control. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance* 7: 1019-30
- Chapman CE, Spidalieri G, Lamarre Y. 1984. Discharge properties of area 5 neurones during arm movements triggered by sensory stimuli in the monkey. *Brain research* 309: 63-77
- Colby CL, Duhamel JR. 1991. Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia* 29: 517-37
- Colby CL, Duhamel JR, Goldberg ME. 1993. The analysis of visual space by the lateral intraparietal area of the monkey: the role of extraretinal signals. *Progress in brain research* 95: 307-16
- Colombo A, De Renzi E, Faglioni P. 1976. The occurrence of visual neglect in patients with unilateral cerebral disease. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior* 12: 221-31
- Connolly JD, Goodale MA. 1999. The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Experimental brain research* 125: 281-6
- Cunningham HA. 1989. Aiming error under transformed spatial mappings suggests a structure for visual-motor maps. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance* 15: 493-506
- Day BL, Lyon IN. 2000. Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Experimental brain research* 130: 159-68
- Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST. 1999. Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nature neuroscience* 2: 563-7
- Desmurget M, Grea H, Grethe JS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST. 2001. Functional anatomy of nonvisual feedback loops during reaching: a positron emission tomography study. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 21: 2919-28
- Desmurget M, Pelisson D, Rossetti Y, Prablanc C. 1998. From eye to hand: planning goal-directed movements. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 22: 761-88

- Dipietro L, Krebs HI, Fasoli SE, Volpe BT, Hogan N. 2009. Submovement changes characterize generalization of motor recovery after stroke. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior* 45: 318-24
- Donchin O, Francis JT, Shadmehr R. 2003. Quantifying generalization from trial-by-trial behavior of adaptive systems that learn with basis functions: theory and experiments in human motor control. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 23: 9032-45
- Driver J, Baylis GC, Goodrich SJ, Rafal RD. 1994. Axis-based neglect of visual shapes. *Neuropsychologia* 32: 1353-65
- Driver J, Pouget A. 2000. Object-centered visual neglect, or relative egocentric neglect? *Journal of cognitive neuroscience* 12: 542-5
- Duffy FH, Burchfiel JL. 1971. Somatosensory system: organizational hierarchy from single units in monkey area 5. *Science* 172: 273-5
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. 1992. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 255: 90-2
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. 1998. Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *Journal of neurophysiology* 79: 126-36
- Felleman DJ, Van Essen DC. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral cortex* 1: 1-47
- Fogassi L, Gallese V, di Pellegrino G, Fadiga L, Gentilucci M, et coll. 1992. Space coding by premotor cortex. *Experimental brain research* 89: 686-90
- Fogassi L, Gallese V, Fadiga L, Luppino G, Matelli M, Rizzolatti G. 1996. Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of neurophysiology* 76: 141-57
- Gainotti G, Messerli P, Tissot R. 1972. Qualitative analysis of unilateral spatial neglect in relation to laterality of cerebral lesions. *Journal of neurology, neurosurgery, and psychiatry* 35: 545-50
- Gentilucci M, Fogassi L, Luppino G, Matelli M, Camarda R, Rizzolatti G. 1988. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements. *Experimental brain research* 71: 475-90
- Gentilucci M, Scandolara C, Pigarev IN, Rizzolatti G. 1983. Visual responses in the postarcuate cortex (area 6) of the monkey that are independent of eye position. *Experimental brain research* 50: 464-8

- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Caminiti R, Massey JT. 1982. On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 2: 1527-37
- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Caminiti R, Massey JT. 1983. Interruption of motor cortical discharge subserving aimed arm movements. *Experimental brain research* 49: 327-40
- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Massey JT. 1981. Spatial trajectories and reaction times of aimed movements: effects of practice, uncertainty, and change in target location. *Journal of neurophysiology* 46: 725-43
- Georgopoulos AP, Massey JT. 1988. Cognitive spatial-motor processes. 2. Information transmitted by the direction of two-dimensional arm movements and by neuronal populations in primate motor cortex and area 5. *Experimental brain research* 69: 315-26
- Gielen CC, Ramaekers L, van Zuylen EJ. 1988. Long-latency stretch reflexes as co-ordinated functional responses in man. *The Journal of physiology* 407: 275-92
- Gomi H, Abekawa N, Nishida S. 2006. Spatiotemporal tuning of rapid interactions between visual-motion analysis and reaching movement. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 26: 5301-8
- Goodale MA, Meenan JP, Bulthoff HH, Nicolle DA, Murphy KJ, Racicot CI. 1994. Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current biology : CB* 4: 604-10
- Goodale MA, Pelisson D, Prablanc C. 1986. Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 320: 748-50
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. 1994. Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Experimental brain research* 99: 97-111
- Graziano MS, Gross CG. 1998. Spatial maps for the control of movement. *Current opinion in neurobiology* 8: 195-201
- Graziano MS, Hu XT, Gross CG. 1997. Visuospatial properties of ventral premotor cortex. *Journal of neurophysiology* 77: 2268-92
- Graziano MS, Yap GS, Gross CG. 1994. Coding of visual space by premotor neurons. *Science* 266: 1054-7

- Gritsenko V, Kalaska JF. 2010. Rapid online correction is selectively suppressed during movement with a visuomotor transformation. *Journal of neurophysiology* 104: 3084-104
- Hammond PH. 1956. The influence of prior instruction to the subject on an apparently involuntary neuro-muscular response. *The Journal of physiology* 132: 17-8P
- Harvey M, Milner AD, Roberts RC. 1995. An investigation of hemispatial neglect using the Landmark Task. *Brain and cognition* 27: 59-78
- Hasan Z. 2005. The human motor control system's response to mechanical perturbation: should it, can it, and does it ensure stability? *Journal of motor behavior* 37: 484-93
- Hillis AE, Rapp B, Benzing L, Caramazza A. 1998. Dissociable coordinate frames of unilateral spatial neglect: "viewer-centered" neglect. *Brain and cognition* 37: 491-526
- Hyvarinen J. 1982. Posterior parietal lobe of the primate brain. *Physiological reviews* 62: 1060-129
- Hyvarinen J, Poranen A. 1974. Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys. *Brain : a journal of neurology* 97: 673-92
- Ishiai S, Koyama Y, Seki K, Orimo S, Sodeyama N, et coll. 2000. Unilateral spatial neglect in AD: significance of line bisection performance. *Neurology* 55: 364-70
- Ishiai S, Koyama Y, Seki K, Sato S, Nakayama T. 1997. Dissociated neglect for objective and subjective sizes. *Journal of neurology* 244: 607-12
- Jeannerod M, Arbib MA, Rizzolatti G, Sakata H. 1995. Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends in neurosciences* 18: 314-20
- Jeannerod M, Michel F, Prablanc C. 1984. The control of hand movements in a case of hemianaesthesia following a parietal lesion. *Brain : a journal of neurology* 107 (Pt 3): 899-920
- Jones EG, Powell TP. 1969a. Connexions of the somatic sensory cortex of the rhesus monkey. I. Ipsilateral cortical connexions. *Brain : a journal of neurology* 92: 477-502
- Jones EG, Powell TP. 1969b. Connexions of the somatic sensory cortex of the rhesus monkey. II. Contralateral cortical connexions. *Brain : a journal of neurology* 92: 717-30
- Kalaska JF, Caminiti R, Georgopoulos AP. 1983. Cortical mechanisms related to the direction of two-dimensional arm movements: relations in parietal area 5 and comparison with motor cortex. *Experimental brain research* 51: 247-60
- Keele SW, Posner MI. 1968. Processing of visual feedback in rapid movements. *Journal of experimental psychology* 77: 155-8

- Kimura T, Haggard P, Gomi H. 2006. Transcranial magnetic stimulation over sensorimotor cortex disrupts anticipatory reflex gain modulation for skilled action. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 26: 9272-81
- Koyama Y, Ishiai S, Seki K, Nakayama T. 1997. Distinct processes in line bisection according to severity of left unilateral spatial neglect. *Brain and cognition* 35: 271-81
- Krakauer JW, Pine ZM, Ghilardi MF, Ghez C. 2000. Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 20: 8916-24
- Krigolson O, Heath M. 2006. A lower visual field advantage for endpoint stability but no advantage for online movement precision. *Experimental brain research* 170: 127-35
- Kurtzer I, Pruszynski JA, Scott SH. 2009. Long-latency responses during reaching account for the mechanical interaction between the shoulder and elbow joints. *Journal of neurophysiology* 102: 3004-15
- Kurtzer IL, Pruszynski JA, Scott SH. 2008. Long-latency reflexes of the human arm reflect an internal model of limb dynamics. *Current biology : CB* 18: 449-53
- Lacquaniti F, Maioli C. 1989. Adaptation to suppression of visual information during catching. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 9: 149-59
- Leinonen L, Hyvarinen J, Nyman G, Linnankoski I. 1979. I. Functional properties of neurons in lateral part of associative area 7 in awake monkeys. *Experimental brain research* 34: 299-320
- Leinonen L, Nyman G. 1979. II. Functional properties of cells in anterolateral part of area 7 associative face area of awake monkeys. *Experimental brain research* 34: 321-33
- Ma-Wyatt A, McKee SP. 2007. Visual information throughout a reach determines endpoint precision. *Experimental brain research* 179: 55-64
- Marsden CD, Rothwell JC, Day BL. 1983. Long-latency automatic responses to muscle stretch in man: origin and function. *Advances in neurology* 39: 509-39
- Matelli M, Camarda R, Glickstein M, Rizzolatti G. 1986. Afferent and efferent projections of the inferior area 6 in the macaque monkey. *The Journal of comparative neurology* 251: 281-98
- Matelli M, Luppino G. 2001. Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *NeuroImage* 14: S27-32

- Messier J, Kalaska JF. 1999. Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Experimental brain research* 125: 139-52
- Miall RC. 1996. Task-dependent changes in visual feedback control: a frequency analysis of human manual tracking. *Journal of motor behavior* 28: 125-35
- Milner TE. 1992. A model for the generation of movements requiring endpoint precision. *Neuroscience* 49: 487-96
- Milner TE, Ijaz MM. 1990. The effect of accuracy constraints on three-dimensional movement kinematics. *Neuroscience* 35: 365-74
- Mishkin M, Ungerleider LG. 1982. Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behavioural brain research* 6: 57-77
- Miyauchi S, Egusa H, Amagase M, Sekiyama K, Imaruoka T, Tashiro T. 2004. Adaptation to left-right reversed vision rapidly activates ipsilateral visual cortex in humans. *Journal of physiology, Paris* 98: 207-19
- Molier BI, van Asseldonk EH, Prange GB, Buurke JH. 2011. Influence of reaching direction on visuomotor adaptation: an explorative study. *IEEE ... International Conference on Rehabilitation Robotics : [proceedings]* 2011: 5975374
- Morasso P. 1981. Spatial control of arm movements. *Experimental brain research* 42: 223-7
- Motter BC, Mountcastle VB. 1981. The functional properties of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex studied in waking monkeys: foveal sparing and opponent vector organization. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 1: 3-26
- Mountcastle VB. 1975. The view from within: pathways to the study of perception. *The Johns Hopkins medical journal* 136: 109-31
- Mountcastle VB, Lynch JC, Georgopoulos A, Sakata H, Acuna C. 1975. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of neurophysiology* 38: 871-908
- Pelisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M. 1986. Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Experimental brain research* 62: 303-11
- Prablanc C, Desmurget M, Grea H. 2003. Neural control of on-line guidance of hand reaching movements. *Progress in brain research* 142: 155-70

- Prablanc C, Echallier JE, Jeannerod M, Komilis E. 1979a. Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biological cybernetics* 35: 183-7
- Prablanc C, Echallier JF, Komilis E, Jeannerod M. 1979b. Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. I. Spatio-temporal characteristics of eye and hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. *Biological cybernetics* 35: 113-24
- Prablanc C, Pelisson D, Goodale MA. 1986. Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Experimental brain research* 62: 293-302
- Pruszynski JA, Kurtzer I, Nashed JY, Omrani M, Brouwer B, Scott SH. 2011a. Primary motor cortex underlies multi-joint integration for fast feedback control. *Nature* 478: 387-90
- Pruszynski JA, Kurtzer I, Scott SH. 2008. Rapid motor responses are appropriately tuned to the metrics of a visuospatial task. *Journal of neurophysiology* 100: 224-38
- Pruszynski JA, Kurtzer I, Scott SH. 2011b. The long-latency reflex is composed of at least two functionally independent processes. *Journal of neurophysiology* 106: 449-59
- Pruszynski JA, Scott SH. 2012. Optimal feedback control and the long-latency stretch response. *Experimental brain research* 218: 341-59
- Reuter-Lorenz PA, Posner MI. 1990. Components of neglect from right-hemisphere damage: an analysis of line bisection. *Neuropsychologia* 28: 327-33
- Rizzolatti G, Luppino G, Matelli M. 1998. The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalography and clinical neurophysiology* 106: 283-96
- Rizzolatti G, Scandolara C, Matelli M, Gentilucci M. 1981a. Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. I. Somatosensory responses. *Behavioural brain research* 2: 125-46
- Rizzolatti G, Scandolara C, Matelli M, Gentilucci M. 1981b. Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. II. Visual responses. *Behavioural brain research* 2: 147-63
- Rossetti Y, Pisella L, Vighetto A. 2003. Optic ataxia revisited: visually guided action versus immediate visuomotor control. *Experimental brain research* 153: 171-9
- Sakata H, Shibutani H, Kawano K. 1980. Spatial properties of visual fixation neurons in posterior parietal association cortex of the monkey. *Journal of neurophysiology* 43: 1654-72

- Sakata H, Taira M, Kusunoki M, Murata A, Tanaka Y. 1997. The TINS Lecture. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends in neurosciences* 20: 350-7
- Sakata H, Takaoka Y, Kawarasaki A, Shibutani H. 1973. Somatosensory properties of neurons in the superior parietal cortex (area 5) of the rhesus monkey. *Brain research* 64: 85-102
- Sarlegna F, Blouin J, Bresciani JP, Bourdin C, Vercher JL, Gauthier GM. 2003. Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Experimental brain research* 151: 524-35
- Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM. 2004. Online control of the direction of rapid reaching movements. *Experimental brain research* 157: 468-71
- Sarri M, Greenwood R, Kalra L, Driver J. 2009. Task-related modulation of visual neglect in cancellation tasks. *Neuropsychologia* 47: 91-103
- Scheidt RA, Dingwell JB, Mussa-Ivaldi FA. 2001. Learning to move amid uncertainty. *Journal of neurophysiology* 86: 971-85
- Schenk T, Schindler I, McIntosh RD, Milner AD. 2005. The use of visual feedback is independent of visual awareness: evidence from visual extinction. *Experimental brain research* 167: 95-102
- Schmidt EM, Jost RG, Davis KK. 1975. Reexamination of the force relationship of cortical cell discharge patterns with conditioned wrist movements. *Brain research* 83: 213-23
- Schneider GE. 1969. Two visual systems. *Science* 163: 895-902
- Snyder LH, Batista AP, Andersen RA. 1997. Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature* 386: 167-70
- Soechting JF, Flanders M. 1989a. Errors in pointing are due to approximations in sensorimotor transformations. *Journal of neurophysiology* 62: 595-608
- Soechting JF, Flanders M. 1989b. Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *Journal of neurophysiology* 62: 582-94
- Soechting JF, Lacquaniti F. 1981. Invariant characteristics of a pointing movement in man. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 1: 710-20
- Supuk T, Kodek T, Bajd T. 2005. Estimation of hand preshaping during human grasping. *Medical engineering & physics* 27: 790-7

- Taoka M, Toda T, Iwamura Y. 1998. Representation of the midline trunk, bilateral arms, and shoulders in the monkey postcentral somatosensory cortex. *Experimental brain research* 123: 315-22
- Tipper SP, Behrmann M. 1996. Object-centered not scene-based visual neglect. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance* 22: 1261-78
- Vesia M, Vander H, Yan X, Sergio LE. 2005. The time course for kinetic versus kinematic planning of goal-directed human motor behavior. *Experimental brain research* 160: 290-301
- Werner S, Bock O. 2010. Mechanisms for visuomotor adaptation to left-right reversed vision. *Human movement science* 29: 172-8
- Wijdenes LO, Brenner E, Smeets JB. 2013a. Comparing online adjustments to distance and direction in fast pointing movements. *Journal of motor behavior* 45: 395-404
- Wijdenes LO, Brenner E, Smeets JB. 2013b. Online Manual Movement Adjustments in Response to Target Position Changes and Apparent Target Motion. *Motor control*
- Zarzecki P, Strick PL, Asanuma H. 1978. Input to primate motor cortex from posterior parietal cortex (area 5). II. Identification by antidromic activation. *Brain research* 157: 331-5
- Zelaznik HN, Hawkins B, Kisselburgh L. 1987. The effects of movement distance and movement time on visual feedback processing in aimed hand movements. *Acta psychologica* 65: 181-91
- Zelaznik HZ, Hawkins B, Kisselburgh L. 1983. Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *Journal of motor behavior* 15: 217-36

