

Université de Montréal

Adaptation et généralisation spatiale :

**Étude d'une perturbation visuomotrice triaxiale dans un environnement virtuel
tridimensionnel**

par

Catherine Lefrançois

Département de kinésiologie

Mémoire présenté au département de kinésiologie
en vue de l'obtention du grade de Maître es Sciences

en Sciences de l'activité physique

Novembre 2016

© Catherine Lefrançois, 2016

Résumé

Lorsque le système nerveux central est exposé à une nouvelle association visuoproprioceptive, l'adaptation de la carte visuomotrice est nécessaire afin d'exécuter des mouvements précis. L'efficacité de ces processus adaptatifs correspond aussi à la capacité à les transférer dans des contextes différents de l'apprentissage de cette nouvelle association, par exemple dans de nouvelles régions de l'espace extrapersonnel (généralisation spatiale). Comme le contexte exerce une influence considérable sur les processus adaptatifs, les composantes multidimensionnelles de la tâche et de la perturbation pourraient constituer des éléments affectant considérablement l'adaptation et la généralisation spatiale. Ce mémoire présente une étude exploratoire de l'adaptation à une perturbation triaxiale, introduite graduellement, réalisée dans un environnement virtuel tridimensionnel et sa généralisation spatiale. Nos résultats suggèrent que les trois axes de l'espace présentent des différences importantes quant aux processus adaptatifs qui les sous-tendent. L'axe vertical présente à la fois une plus grande variabilité et de plus grandes erreurs spatiales au cours de l'adaptation comparativement à l'axe sagittal et à l'axe horizontal, tandis que l'axe sagittal présente une plus grande variabilité que l'axe horizontal. Ces différences persistent lors de l'effet consécutif, l'axe vertical affichant une désadaptation importante. Le test de généralisation spatiale montre une généralisation à l'ensemble des cibles, cependant, la généralisation semble plus faible le long de l'axe vertical. Ces résultats suggèrent que l'adaptation à une translation tridimensionnelle se généralise à travers l'espace le long des trois axes de l'espace et renforcent l'idée que le système nerveux central utilise une stratégie de décomposition modulaire des composantes de l'espace tridimensionnel.

Mots-clés : généralisation spatiale, adaptation visuomotrice, atteinte manuelle, intégration sensorielle, planification motrice

Abstract

We explored visuomotor adaptation and spatial generalization in the context of three-dimensional reaching movements performed in a virtual reality environment using a learning paradigm composed of four phases: pre-exposure, baseline, learning, and post-exposure (aftereffect and generalization). Subjects started by performing five reaching movements to six 3D memorized target locations without visual feedback (pre-exposure). Next, subjects performed twelve reaching movements to the learning target with veridical visual feedback (baseline). Immediately after, the 3D visuomotor dissociation (horizontal, vertical and sagittal translations) between actual hand motions and visual feedback of hand motions in the 3D virtual environment was gradually introduced (learning phase). Finally, subjects aimed at the pre-exposure and baseline targets without visual feedback (post-exposure). Although subjects were unaware of the visuomotor perturbation, they showed movement adaptation for each component of the triaxial perturbation, but they displayed reduced adaptation rate along the vertical axis. Subjects persisted in applying the new visuomotor association when the perturbation was removed, but the magnitude of this post-exposure shift was lower along the vertical axis. Similar trends were observed for movement aimed at pre-exposure targets. Furthermore, these post-exposure shifts were, on average, greater along the horizontal and sagittal axes relative to the vertical axis. These results suggest that the visuomotor map may be more adaptable to shifts in the horizontal and sagittal directions, than to shifts in the vertical direction. This finding supports the idea that the brain may employ a modular decomposition strategy during learning to simplify complex multidimensional visuomotor tasks.

Keywords : spatial generalization, visuomotor adaptation, reaching, sensorimotor integration, motor planning

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des figures.....	v
Liste des abréviations.....	vi
Remerciements.....	vii
Introduction.....	1
Chapitre 1 : Revue de la littérature.....	3
1. Qu'est-ce que l'adaptation motrice?.....	3
1.1. Étude de l'adaptation motrice.....	4
1.1.1 Le modèle interne : un concept pour l'étude de l'adaptation motrice.....	6
1.2. Caractéristiques de l'adaptation visuomotrice en contexte bidimensionnel.....	7
1.3. Caractéristiques de l'adaptation visuomotrice en contexte tridimensionnel.....	11
2. Qu'est-ce que la généralisation d'une adaptation motrice?.....	13
2.1. Caractéristiques de la généralisation spatiale en contexte bidimensionnel.....	14
2.2. Caractéristiques de la généralisation spatiale en contexte tridimensionnel.....	19
3. Objectifs de recherche.....	20
Chapitre 2 : Article scientifique.....	23

Chapitre 3 : Discussion générale.....	54
4.1. L’adaptation et la généralisation spatiale à une perturbation visuomotrice sont fortement influencées par le contexte	54
4.2 Les axes de l’espace seraient traités par des processus distincts	58
4.3 Limites de l’étude et pistes de recherches futures	60
Conclusion	62
Bibliographie.....	63

Liste des figures

Figure 1 : Représentation de l'environnement expérimental. Les sujets s'assoiaient sur une chaise, face à une table de plexiglas en portant des lunettes 3D. Une reconstitution des cibles et trajectoires apparaissait dans l'environnement 3D sous la table de plexiglas. Au début de chaque essai, le bout de l'index était placé sur le côté droit de la cuisse droite.

Figure 2 : Représentation du protocole expérimental (A) et de la position des cibles dans l'espace 3D (B). La cible identifiée avec la lettre « L » correspond à la cible d'apprentissage utilisée pendant toutes les phases de l'expérience. Les cibles 1 à 6 représentent les cibles du test de généralisation.

Figure 3 : Erreurs moyennes lors de la performance de base, la phase d'adaptation et d'effet consécutif. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard de la moyenne.

Figure 4 : Erreurs signées moyennes lors de la performance de base, la phase d'adaptation et d'effet consécutif pour l'axe horizontal, sagittal et vertical. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard de la moyenne.

Figure 5 : Variabilité moyenne lors de la performance de base et du dernier bloc de la phase d'adaptation. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard de la moyenne.

Figure 6 : Erreurs moyennes lors du test de généralisation. Les erreurs en phase pré-adaptation et post-adaptation sont représentées pour l'axe horizontal (A), sagittal (B) et vertical (C). La courte ligne pointillée représente la taille de la perturbation visuomotrice le long de cet axe.

Liste des abréviations

2D : Deux dimensions/bidimensionnel

3D : Trois dimensions/tridimensionnel

cm : centimètre

CNS : Central nervous system

Fig. : Figure

ms : milliseconds

s : seconds

SNC : Système nerveux central

Remerciements

Merci à ma directrice de recherche, Julie Messier, pour sa confiance, ses conseils et son soutien tout au long de ce projet. Je remercie aussi l'équipe du laboratoire de contrôle sensorimoteur qui m'a appuyée dans mes projets, mais avec qui j'ai aussi partagé nombre de discussions et fous rires : Stéphanie Bergeron, Mariève Blanchet et David Mongeon. Merci Stéphanie pour ton assistance sur mes projets, mais surtout merci pour nos échanges et ta présence. Merci à Marcel Beaulieu, ingénieur-électronicien au département de kinésiologie, qui a opéré sa magie à de nombreuses reprises.

Les études supérieures sont un chemin à la fois exaltant, enivrant et épuisant. Merci à mes collègues et ami-e-s du département et de l'AEKCS qui ont ponctué ce passage de défis, de luttes et de plaisirs. Merci aux professeures et professeurs qui nous ont soutenu-e-s dans ces moments forts et parfois houleux. Je remercie particulièrement Sophie Laforest, qui m'a fait découvrir d'autres horizons pendant ce projet. Sophie, tu es une inspiration pour toutes et tous.

Je remercie les personnes qui m'ont accompagnée à travers ce périple, parsemé d'embûches et de hiatus, du début à la fin, mais aussi à celles qui sont arrivées plus tardivement, ou celles dont nos chemins ont divergé pendant. Votre soutien a été inestimable. Un merci particulier à Sébastien, Catherine, Roxane, Amélie et Véronique qui y assistent depuis le début : votre amitié et votre soutien, malgré des océans, des autoroutes et des enfants, sont le plus beau cadeau qui soit. Merci à ma famille qui m'a toujours soutenue et encouragée et qui n'a jamais cessé de croire en moi. Merci à Charles d'être là, de partager mon quotidien et mon évasion de celui-ci.

Merci à vous, et à bien d'autres qu'une page de remerciements ne saurait contenir.

Introduction

Le mouvement constitue un médium privilégié pour interagir avec notre environnement immédiat. L'efficacité et la précision de nos mouvements dépendent grandement de notre capacité à intégrer les informations sensorielles de plusieurs sources, principalement la vision et la proprioception. Les informations sensorielles permettent de planifier les mouvements, contrôler les mouvements en temps réel et évaluer la performance motrice afin d'améliorer les mouvements subséquents. L'amélioration des mouvements au cours de plusieurs répétitions successives constitue la base de l'apprentissage et de l'adaptation des mouvements. Il s'agit d'une capacité essentielle afin d'utiliser de nouveaux objets avec précision dans la vie quotidienne, le travail et la performance sportive.

Un objectif majeur dans le domaine des neurosciences du mouvement est de comprendre comment le cerveau utilise les informations sensorielles visuelles et proprioceptives afin d'adapter les mouvements aux situations changeantes de la vie de tous les jours. Un aspect clé de ces processus adaptatifs que les neuroscientifiques tentent d'élucider est comment l'adaptation d'un mouvement à une condition particulière peut être généralisée ou extrapolée à une nouvelle situation.

Actuellement, les modèles théoriques de l'adaptation et de la généralisation des mouvements dérivent prioritairement d'études neurophysiologiques et comportementales menées dans un environnement bidimensionnel (2D). Or, la grande majorité des mouvements de la vie quotidienne s'effectue dans l'espace tridimensionnel (3D). Bien que les recherches utilisant des paradigmes de mouvements bidimensionnels continuent de faire progresser les connaissances relatives aux processus nerveux impliqués dans la planification et l'adaptation des mouvements, nous ne savons pas si ces connaissances peuvent être extrapolées aux mouvements tridimensionnels de la vie quotidienne.

Afin d'explorer ces processus, ce mémoire présente les résultats d'une étude de l'adaptation et de la généralisation spatiale dans un environnement virtuel tridimensionnel. Nous utilisons une tâche d'atteinte manuelle dans laquelle une perturbation visuomotrice est

introduite graduellement au cours de plusieurs essais successifs. Cette perturbation a la particularité d'opérer sur les trois axes de l'espace : horizontal, sagittal et vertical. À la suite de l'adaptation à la perturbation, les sujets sont ensuite exposés à des cibles non visitées pendant la phase d'adaptation afin d'évaluer si l'association visuomotrice récemment apprise se généralise à ces nouvelles régions de l'espace.

Dans le premier chapitre de ce mémoire, la recension des écrits, nous présenterons un sommaire des connaissances actuelles sur l'adaptation motrice et, plus particulièrement, l'adaptation et la généralisation visuomotrice dans des environnements 2D et 3D. Le deuxième chapitre exposera les résultats de notre étude portant sur l'adaptation et la généralisation spatiale d'une nouvelle association visuomotrice triaxiale dans un environnement virtuel tridimensionnel. Finalement, une discussion générale portant sur les principaux résultats de cette recherche sera présentée au quatrième chapitre.

Chapitre 1 : Revue de la littérature

Ce chapitre présente les concepts de base ainsi que l'état des connaissances actuelles sur l'adaptation et la généralisation spatiale des mouvements d'atteinte manuelle. Cette recension des écrits cherchera à répondre à quatre grandes questions : 1) qu'est-ce que l'adaptation motrice?; 2) quelles sont les caractéristiques de l'adaptation motrice en contexte bidimensionnel et tridimensionnel?; 3) qu'est-ce que la généralisation spatiale?; et 4) quelles sont les caractéristiques de la généralisation spatiale en contexte bidimensionnel et tridimensionnel?

1. Qu'est-ce que l'adaptation motrice?

Lorsqu'un mouvement est perturbé par un changement des conditions naturelles, la performance est détériorée. Cette diminution de performance peut être causée par des perturbations internes ou externes. Les perturbations internes sont notamment la fatigue musculaire, ou encore des problèmes dans la planification et la réalisation des mouvements. Les perturbations externes sont issues d'un changement au mouvement provenant d'une source autre que l'individu performant le mouvement. Il peut s'agir d'une résistance opposée à un mouvement, par exemple lorsque l'on soulève un objet contre la gravité, ou encore lorsqu'il y a une discordance entre les paramètres d'un mouvement réalisé et ceux d'un mouvement observé, tel que lors de l'usage d'une souris d'ordinateur. L'individu doit alors compenser la perturbation afin de retrouver son niveau initial de performance. Si la même perturbation est appliquée aux cours d'essais successifs, on observera alors une diminution progressive de l'erreur initiale produite par la perturbation. L'adaptation motrice désigne ce processus de réduction des erreurs afin de revenir au niveau initial de performance (Huang, Haith, Pietro et Krakauer, 2011; Krakauer, 2009).

L'adaptation motrice et l'apprentissage moteur désignent deux processus distincts. L'apprentissage moteur réfère au processus d'acquisition d'une nouvelle habileté motrice, c'est-à-dire d'un nouveau patron d'activation musculaire (Salmoni et al., 1984). L'adaptation

motrice, elle, réfère au processus d'adaptation d'une habileté motrice déjà apprise à une nouvelle situation (Krakauer, 2009; Krakauer et Mazzoni, 2011). Par exemple, l'habileté d'utiliser un bâton de baseball afin de frapper solidement une balle fait intervenir les processus d'apprentissage moteur. Cependant, lorsqu'on modifie le bâton utilisé, soit en changeant sa masse (ex : un bâton en bois pour un bâton en aluminium) ou encore en changeant sa longueur, les processus d'adaptation motrice permettront d'adapter le mouvement déjà appris aux nouvelles caractéristiques du bâton manipulé afin que la performance initiale soit retrouvée. Ces deux types d'adaptation ont lieu dans la vie quotidienne, mais peuvent aussi être reproduits en laboratoire afin de mieux comprendre les facteurs d'influence et les processus qui sous-tendent l'adaptation motrice.

1.1. Étude de l'adaptation motrice

La majorité des études portant sur les mécanismes d'adaptation motrice ont utilisé des mouvements d'atteinte manuelle vers des cibles visuelles. L'adaptation de l'atteinte manuelle est étudiée en perturbant artificiellement la relation entre le mouvement et ses conséquences sensorielles, soit en altérant la rétroaction visuelle ou en altérant la rétroaction proprioceptive du mouvement. Deux protocoles d'atteinte manuelle sont principalement utilisés : l'adaptation dynamique et l'adaptation cinématique. L'adaptation dynamique implique une perturbation proprioceptive, par exemple, lorsqu'une force externe s'oppose au mouvement ou lorsque l'inertie des membres est modifiée par l'utilisation d'un objet. Dans les protocoles d'adaptation dynamique, les sujets effectuent généralement des mouvements de bras planaires en manipulant un bras robotique auquel une force externe (champs de force) est appliquée perpendiculairement à la direction du mouvement (Shadmehr et Mussa-Ivaldi, 1994). Cette perturbation provoque une déviation de la trajectoire de la main et nécessite l'acquisition d'une nouvelle association entre la position de la cible et les forces nécessaires pour atteindre cette cible. Bien que les protocoles d'adaptation dynamique puissent être employés pour l'étude des processus adaptatifs et de la généralisation spatiale, ce mémoire s'intéressera spécifiquement à l'adaptation visuomotrice.

L'adaptation cinématique ou visuomotrice a lieu lorsque la rétroaction visuelle d'un mouvement est perturbée sans qu'un changement proprioceptif ait lieu (Shadmehr et al., 2010). Cette perturbation introduit une discordance entre le mouvement réalisé et sa conséquence visuelle. L'adaptation à cette perturbation nécessite donc l'acquisition d'une nouvelle association entre la position de la cible et le déplacement de la main requis pour atteindre cette cible. Plusieurs études antérieures ont utilisé une lunette prismatique afin de dévier latéralement la rétroaction visuelle du mouvement. Plus récemment, des systèmes de réalité virtuelle sont utilisés afin d'appliquer des perturbations visuelles variées. Cette approche expérimentale permet d'introduire une discordance entre la position réelle de la main et la position de la main présentée dans l'environnement virtuel sans altérer la position de la cible. Afin d'étudier les processus qui guident l'adaptation visuomotrice, les études réalisées dans un environnement virtuel ont appliqué soit une translation, une rotation ou encore un gain au déplacement de la main perçu dans l'environnement virtuel.

Les protocoles d'adaptation visuomotrice comportent généralement trois principales phases expérimentales : la performance de base, l'adaptation et le test post-adaptation. La performance de base est établie lors d'un ou plusieurs blocs d'essais sans qu'aucune perturbation ne soit appliquée. La seconde phase, la phase d'adaptation, comporte plusieurs blocs d'essais de pratique au cours desquelles une transformation de la rétroaction visuelle est appliquée. Cette phase permet d'évaluer la capacité des sujets à utiliser la rétroaction visuelle afin d'adapter leurs mouvements, c'est-à-dire de diminuer progressivement les erreurs spatiales causées par la perturbation visuelle au cours des essais successifs. Lors du premier essai suivant l'introduction de la perturbation, on observe généralement une augmentation de la taille de l'erreur correspondant à la taille de la perturbation. Au cours des essais successifs, les sujets réduisent progressivement la taille des erreurs spatiales à un niveau similaire à la performance de base en intégrant les paramètres de la perturbation aux commandes motrices; c'est le processus d'adaptation motrice. Graphiquement, la performance lors de l'adaptation motrice s'apparente à une asymptote. Finalement, la phase post-adaptation permet d'évaluer l'effet consécutif à l'adaptation motrice lors d'un dernier bloc d'essai où la perturbation est généralement retirée). Lorsque la perturbation est soudainement retirée, la trajectoire du

mouvement présentera une déviation dans la direction opposée à la perturbation. De plus, si l'adaptation motrice est complète, c'est-à-dire que la perturbation est entièrement compensée et que le niveau de précision initiale est retrouvé, l'erreur spatiale au premier essai post-adaptation sera de taille équivalente à la taille de la perturbation. Durant la phase post-adaptation, la rapidité avec laquelle le participant retrouvera le niveau de performance de base au cours des essais successifs (nombre d'essais) sera un indice du niveau ou de la profondeur de l'adaptation motrice.

1.1.1 Le modèle interne : un concept pour l'étude de l'adaptation motrice

Lorsque le mouvement subit une perturbation externe systématique, soit par une perturbation de la rétroaction visuelle ou de la rétroaction proprioceptive, la représentation sensorimotrice interne, ou association entre la vision et la proprioception, n'est plus adéquate et, pour rétablir la performance, elle doit donc être adaptée. Plusieurs théories populaires en neurosciences du mouvement suggèrent que cette adaptation s'opère via des modèles internes (Imamizu, Uno et Kawato, 1995; Kawato, 1999; Shadmehr et Mussa-Ivaldi, 1994; Wolpert et Ghahramani, 2000). Le modèle interne serait une représentation des segments corporels, de leur masse et des patrons d'activation musculaire nécessaires pour réaliser un mouvement : par exemple, pour saisir une tasse de café, le système nerveux central (SNC) doit planifier la trajectoire pour atteindre la tasse, estimer les forces à déployer pour amener la main à la tasse, puis saisir et soulever le café sans en renverser le contenu (Shadmehr et Wise, 2005; Wolpert, 1999). Dans cette perspective, le terme « modèle » signifie que le cerveau modélise l'interaction entre les systèmes sensoriels, les systèmes moteurs et l'environnement. Le terme « interne » quant à lui référerait au fait que ces processus sont intégrés dans le SNC (Wolpert et Ghahramani, 2000).

On considère que les modèles internes sont des processus neuronaux capables de simuler et adapter des comportements naturels (Shadmehr, 2004). Lors d'un changement des conditions normales, par exemple par l'introduction d'une perturbation, le modèle interne n'est plus adapté à la commande motrice demandée pour réaliser le mouvement adéquatement. S'ensuit alors une modification de ce modèle au cours d'essais successifs en présence de la

perturbation afin de prédire correctement la commande motrice à déployer dans ce nouveau contexte sensorimoteur (Wolpert et Ghahramani, 2000). L'adaptation de la performance au cours des essais successifs relèverait donc du remodelage du modèle interne sur la base des rétroactions sensorielles disponibles durant et/ou après le mouvement. Ce remodelage peut notamment s'observer lors de la persistance de l'effet consécutif à la suite du retrait d'une perturbation, ou encore lors du transfert de l'effet consécutif dans un nouveau contexte.

1.2. Caractéristiques de l'adaptation visuomotrice en contexte bidimensionnel

Une grande variété de protocoles expérimentaux a été utilisée pour étudier l'adaptation visuomotrice. Ces différents protocoles ont mené à une diversité de résultats parfois contradictoires, suggérant que les processus adaptatifs sont étroitement liés au contexte dans lequel l'adaptation a lieu. Plusieurs études ont suggéré que la taille de la perturbation et le décours temporel de son introduction influencent significativement les processus d'adaptation motrice (Kagerer, Contreras-Vidal et Stelmach, 1997; Michel, Pisella, Prablanc, Rode et Rossetti, Saijo et Gomi, 2010). Krakauer et al. (2000) ont observé que l'acquisition d'une nouvelle association sensorimotrice suit deux phases principales. La première prend place lorsqu'une perturbation de grande taille est introduite soudainement. On observe alors une diminution rapide des erreurs spatiales. La seconde phase a lieu lorsque les erreurs sont de petite taille et comprises dans l'étendue de la variabilité intersais du participant. La réduction des erreurs spatiales est alors plus graduelle et opère en évaluant les erreurs réalisées pendant plusieurs mouvements successifs. Ces deux phases refléteraient deux processus adaptatifs distincts, l'un explicite et l'autre implicite et impliqueraient différentes zones du cerveau (Hwang, Smith et Shadmehr, 2006; Keisler et Shadmehr, 2010; Kording, Tenenbaum et Shadmehr, 2007; Krakauer et al., 2004). Lorsque les erreurs sont grandes et consciemment détectées, une stratégie cognitive (ou explicite) est utilisée pour diminuer rapidement les erreurs. Ensuite, lorsque les erreurs sont de petites tailles et contenues dans l'enveloppe de la variabilité spatiale intersais du participant, des processus implicites participeraient au déclin plus graduel des erreurs et à la stabilisation de la performance.

En lien avec cette idée, certains chercheurs ont utilisé des protocoles qui varient la modalité d'introduction de la perturbation afin d'étudier ces deux mécanismes adaptatifs. L'étude de Kagerer, Contreras-Vidal et Stelmach (1997) est une des premières à avoir comparé ces deux protocoles dans une tâche d'adaptation visuomotrice. Un premier groupe était exposé soudainement à l'intégralité de la perturbation, soit une rotation de 90° de la rétroaction visuelle, tandis qu'un deuxième groupe était exposé à une perturbation de taille identique, mais introduite graduellement, par des incréments de 10° par bloc d'essais. Au terme de la phase d'adaptation, le groupe exposé à une perturbation introduite graduellement présentait de plus petites erreurs spatiales ainsi qu'un effet consécutif plus grand que le groupe exposé à une perturbation introduite soudainement. Il a été suggéré que l'introduction soudaine de la perturbation impliquerait l'emploi de stratégies correctives explicites, tandis que l'introduction graduelle impliquerait plutôt des processus implicites puisque les participants ne perçoivent généralement pas la perturbation, bien qu'ils adaptent leurs mouvements (Michel, Pisella, Prablanc, Rode et Rossetti, 2007; Mongeon et al., 2013; Taylor, Klemfuss et Ivry, 2010). Ces processus pourraient être à l'origine de l'effet consécutif généralement plus grand et plus persistant lors de l'introduction graduelle d'une perturbation que lorsqu'une perturbation est soudaine et produit des erreurs de grandes tailles détectées explicitement (Kagerer et al., 1997; Malfait, 2004; Michel et al., 2007; Saijo et Gomi, 2010). Ensemble, les résultats de ces recherches supportent l'idée que la taille et le décours temporel d'une perturbation visuomotrice sont deux aspects importants du contexte sensorimoteur influençant les processus nerveux d'adaptation motrice.

D'autres recherches ont souligné l'influence de la nature de la perturbation visuelle, ou transformation visuomotrice, sur les caractéristiques de l'adaptation motrice (Krakauer et al., 2000; Krakauer et al., 2004; Pine, Krakauer, Gordon et Ghez, 1996; Semrau, Perlmutter et Thoroughman, 2014). Comme mentionné précédemment, certaines études ont utilisé une rotation de la rétroaction visuelle tandis que d'autres études ont plutôt appliqué un gain ou une translation au déplacement virtuel de la main. Ces études rapportent des résultats variables qui ont souvent été interprétés en lien avec la perturbation utilisée. Cependant, très peu d'études ont directement comparé comment la nature de la perturbation visuelle influence les processus

d'adaptation motrice. Il s'agit d'une lacune importante puisque nous savons aujourd'hui que de nombreux paramètres du contexte sensorimoteur influencent l'adaptation motrice (Kagerer, Contreras-Vidal et Stelmach, 1997; Krakauer et al., 2000; Shabbott et Sainburg, 2010; Taylor et Ivry, 2013). L'utilisation de protocoles qui varient la nature des transformations visuomotrices en maintenant constants les autres paramètres de la tâche est donc nécessaire afin de dissocier les contributions respectives de différents aspects du contexte sensorimoteur à l'adaptation motrice.

Pine et ses collègues (1996) ont utilisé cette approche. Ils ont comparé l'adaptation à une rotation et à un gain de la rétroaction visuelle du déplacement de la main dirigé vers les mêmes cibles. Au terme des essais de pratique, la taille des erreurs et la variabilité étaient plus grandes lors de l'adaptation à la rotation que lors de l'adaptation à un gain (Pine, Krakauer, Gordon et Ghez, 1996). Ces résultats démontrent que l'adaptation à la rotation visuomotrice est plus complexe et nécessite un plus grand nombre d'essais de pratique que l'adaptation à un gain visuomoteur, suggérant l'intervention de processus adaptatifs différents. En accord avec cette hypothèse, une étude en neuroimagerie menée par Krakauer et son équipe (2004) démontre que l'adaptation à un gain et à une rotation de la rétroaction visuelle active différentes zones corticales, et ce pour la phase initiale de réduction des erreurs ainsi que pour la seconde phase de l'adaptation motrice.

De façon intéressante, Shabbott et Sainburg (2010) ont suggéré que la disponibilité des informations visuelles pendant le mouvement aurait un impact majeur sur le déroulement temporel de l'adaptation à une rotation visuomotrice. Dans cette étude, les sujets recevaient une rétroaction visuelle continue ou terminale (connaissance du résultat) lors de l'adaptation à une rotation (Shabbott et Sainburg, 2010). Lorsque la rétroaction était continue, l'adaptation était complète, c'est-à-dire que les erreurs directionnelles lors du mouvement étaient près de zéro, tandis que lorsque la rétroaction visuelle était terminale, l'erreur demeurait élevée et la variabilité augmentait au cours de l'adaptation. De plus, aucun effet consécutif n'était observable lorsque les sujets avaient reçu uniquement une rétroaction visuelle terminale,

tandis que l'effet consécutif était grand lorsque la rétroaction visuelle était continuellement disponible lors du mouvement.

Dans la même veine, Peled et Karniel (2012) ont observé que les sujets ne parvenaient pas à revenir à leur niveau initial de performance lors de l'adaptation à une rotation visuomotrice de 22,5 degrés introduite graduellement sans vision de la main pendant le mouvement. Or, l'adaptation au gain visuomoteur s'avère complète indépendamment du type de rétroaction employée (Krakauer et al., 2000; Pine et al., 1996; Vindras et Viviani, 2002). Ensemble, ces observations concordent avec l'idée que l'adaptation à des perturbations visuomotrices différentes implique des processus adaptatifs différents. Un autre aspect qui pourrait influencer de façon importante les processus d'adaptation motrice est la biomécanique du mouvement. Desmurget et ses collègues (1997) ont suggéré que les contraintes imposées au mouvement, qu'il s'agisse d'une trajectoire spécifique ou de l'utilisation d'un outil qui modifie l'inertie du mouvement par un contact externe (souris d'ordinateur ou bras robotisé), impliquent des stratégies de planification différentes en comparaison à des mouvements de bras naturels.

Dans l'étude de Desmurget et al. (1997), lorsque les sujets recevaient une consigne leur demandant d'exécuter une ligne droite, la trajectoire du déplacement de la main était droite. A contrario, lorsque les sujets ne recevaient aucune consigne spécifique, la main suivait plutôt une trajectoire courbe. Lorsque ces derniers devaient utiliser un outil afin de déplacer un curseur virtuel sur un écran, la trajectoire de la main se rapprochait davantage d'une ligne droite, ressemblant fortement aux mouvements réalisés avec la consigne de tracer une ligne droite. Desmurget et ses collègues (1997) ont alors suggéré que ces différences de trajectoires pourraient s'expliquer par des processus de planification distincts lors de mouvements avec ou sans contraintes qui modifient la biomécanique du mouvement.

Aucune étude n'a, à notre connaissance, évalué directement l'impact de contraintes biomécaniques sur les processus d'adaptation motrice. Cependant, étant donné que la planification et l'adaptation des mouvements s'effectueraient sur la base de modèles internes des paramètres de la tâche à accomplir, il est vraisemblable que les processus d'adaptation

motrice soient influencés par les caractéristiques biomécaniques du mouvement. À cet effet, il est important de souligner que les mouvements d'atteinte manuelle planaires effectués dans l'espace bidimensionnel et les mouvements d'atteinte manuelle tridimensionnels comportent des caractéristiques biomécaniques différentes. Les mouvements de bras effectués dans l'espace tridimensionnel sont plus complexes. Ils impliquent un plus grand nombre de degrés de liberté articulaire en comparaison aux mouvements planaires et nécessitent le contrôle des interactions entre les moments de forces intersegmentaires et la force gravitationnelle. Dans cette perspective, il est probable que les processus d'adaptation motrice qui prennent place lors de mouvements planaires effectués dans l'espace 2D diffèrent de ceux qui interviennent lors de mouvements naturels effectués dans l'espace tridimensionnel.

1.3. Caractéristiques de l'adaptation visuomotrice en contexte tridimensionnel

Un nombre très limité d'études ont porté sur les processus d'adaptation motrice lors de mouvements effectués dans l'espace tridimensionnel (van den Dobbelen, Brenner et Smeets, 2003; Messier et al., 2007). L'étude de van den Dobbelen, Brenner et Smeets (2003) a comparé l'adaptation à différentes perturbations visuomotrices dans un environnement virtuel tridimensionnel. Les sujets devaient aligner un cube tenu dans la main avec une représentation visuelle du cube dans l'environnement virtuel. Une perturbation visuomotrice était introduite soudainement sur la rétroaction visuelle du déplacement de la main sous forme de gain, de translation ou de rotation. L'adaptation à une translation visuomotrice montrait le plus grand taux d'adaptation (40,2 %), suivie du gain visuomoteur (19,9 %) et de la rotation visuomotrice (8,4 % et 5,5 %). De façon similaire aux mouvements bidimensionnels, ces résultats suggèrent que des différences importantes existent dans les processus nerveux impliqués dans l'adaptation à ces différentes transformations visuomotrices.

Messier et al. (2007) ont conduit une étude dans laquelle une perturbation biaxiale était imposée dans un environnement virtuel tridimensionnel. De jeunes adultes en santé, des personnes âgées en santé et des personnes atteintes de Parkinson devaient s'adapter à une

translation de la rétroaction visuelle terminale le long des axes horizontal et vertical. Cette étude ne comporte pas de comparaison systématique entre l'adaptation aux composantes horizontale et verticale de la perturbation biaxiale. Néanmoins, l'analyse indépendante de la performance des trois groupes de sujets pour la composante horizontale et verticale de la perturbation visuomotrice a mené à deux observations principales. Premièrement, tous les groupes de sujets ont présenté une adaptation plus rapide à la composante horizontale qu'à la composante verticale de la perturbation biaxiale (comparaison des figures 2 et 3). Deuxièmement, les personnes atteintes de Parkinson ont montré de grandes difficultés, voire une impossibilité à adapter leurs mouvements afin de compenser la perturbation verticale. Ces résultats pourraient s'expliquer par la plus grande difficulté des personnes atteintes de Parkinson à adapter leurs mouvements à une perturbation biaxiale, c'est-à-dire une perturbation visuomotrice appliquée simultanément le long des axes horizontal et vertical lors de mouvements tridimensionnels. Il est également possible que les personnes atteintes de Parkinson présentent des difficultés à planifier et adapter leurs mouvements aux contraintes particulières de la dimension verticale. Dans cette perspective, il est vraisemblable que l'habileté à compenser pour une translation de la rétroaction visuelle appliquée le long des axes horizontal et vertical fait intervenir des mécanismes neuronaux différents.

Les travaux de Berkinblit et al. 1995 sont compatibles avec cette hypothèse. Ils ont manipulé le contexte sensorimoteur en variant la nature de la rétroaction visuelle lors de quatre conditions de mouvements d'atteinte vers des cibles tridimensionnelles : a) sans vision de la cible durant le mouvement, b) sans vision de la main et du bras durant le mouvement, c) avec vision du bout de l'index dans le noir et d) avec vision de la cible et de l'index. Les résultats ont révélé un impact différentiel des conditions de rétroaction visuelle sur les patrons d'erreurs produits le long des axes horizontal, sagittal et vertical. Sur la base de ces observations, ils ont suggéré que des processus neuronaux différents et relativement indépendants opèrent le long des axes horizontal, sagittal et vertical lors d'atteintes manuelles tridimensionnelles.

Par ailleurs, les travaux de Magescas et Prablanc (2006) ainsi que ceux de Biess et ses collègues (2007) ont suggéré qu'il existe des différences fondamentales entre la planification

des mouvements planaires effectués dans l'espace bidimensionnel et les mouvements tridimensionnels. Ces différences pourraient s'expliquer par une plus grande dépendance aux informations visuelles ainsi qu'une tendance à effectuer des mouvements davantage linéaires lors des mouvements planaires en comparaison aux mouvements tridimensionnels (Biess, Liebermann et Flash, 2007). Cette interprétation est confortée par les résultats d'une étude récente suggérant que les contributions de la vision et de la proprioception à la planification d'atteintes manuelles dans le plan vertical sont différentes de celles des mouvements effectués dans le plan horizontal et reflètent les demandes sensorielles et biomécaniques spécifiques à l'exécution de mouvements tridimensionnels effectués contre la force gravitationnelle (Apker et al. 2011).

En somme, les données disponibles à ce jour suggèrent que plusieurs facteurs influencent les processus d'adaptation des mouvements d'atteinte manuelle à une nouvelle association visuomotrice. Un élément clé de l'efficacité des mouvements de la vie quotidienne est la capacité d'extrapoler ou généraliser l'apprentissage d'une association visuomotrice récemment apprise à un nouveau contexte. La prochaine section présentera une brève revue des connaissances actuelles portant sur la généralisation d'une adaptation motrice.

2. Qu'est-ce que la généralisation d'une adaptation motrice?

Le terme généralisation est, dans le langage courant, utilisé pour désigner le transfert d'un élément à un autre contexte plus large. Dans le domaine des neurosciences du mouvement, la généralisation désigne plutôt le transfert d'une adaptation motrice à un autre contexte. Il peut s'agir du transfert d'une adaptation d'un membre à l'autre, d'une articulation à l'autre ou d'une région de l'espace à l'autre.

Un intérêt majeur de l'étude de la généralisation concerne les modèles internes. En effet, les patrons de généralisation constitueraient des manifestations fondamentales de l'adaptabilité du modèle interne (Shadmehr, 2004). Ainsi, si un véritable remodelage de la carte visuomotrice a opéré, ses manifestations devraient pouvoir s'observer au-delà des conditions spécifiques de l'adaptation : il s'agit là de la question spécifiquement adressée par

la généralisation (Shadmehr, 2004). Donc, si l'adaptation qui a eu lieu à la suite d'une perturbation constitue l'acquisition d'une habileté spécifique aux conditions précises de la tâche, tout changement au contexte, par exemple le retrait de la perturbation ou l'exploration d'une nouvelle région de l'espace, entraînera un retour à la performance pré-adaptation. En revanche, si l'adaptation mène à une recalibration perceptivo-motrice, ou un changement du modèle interne, la performance apprise persistera à la suite de l'adaptation, et ce bien qu'il y ait un changement de contexte ou un retrait de la perturbation.

Les études portant sur la généralisation d'une adaptation motrice utilisent principalement deux types de protocoles : le transfert d'adaptation inter-membre ou la généralisation spatiale. La généralisation inter-membre consiste à évaluer si l'adaptation qui a eu lieu sur le bras entraîné se transfère au bras non entraîné. La généralisation spatiale consiste plutôt à évaluer si l'adaptation motrice se transfère à des régions de l'espace autres que celles explorées pendant la période de pratique. Dans le contexte de ce mémoire, nous nous intéresserons spécifiquement à la généralisation spatiale. La généralisation spatiale est définie ici comme étant l'étendue dans laquelle les mouvements effectués dans une région de l'espace sont influencés par une association sensorimotrice apprise précédemment dans une autre région de l'espace (Mattar et Ostry, 2007).

2.1. Caractéristiques de la généralisation spatiale en contexte

bidimensionnel

De nombreux protocoles ont été employés pour étudier la généralisation spatiale lors de mouvement bidimensionnel. De façon similaire aux recherches portant sur l'adaptation motrice, plusieurs aspects du contexte sensorimoteur varient d'une étude à l'autre. Il peut s'agir du type de transformation employée (Ghahramani et Wolpert, 1996; Krakauer et al., 2000; Shabbott et Sainburg, 2010), du nombre de cibles d'entraînement (Krakauer et al., 2000; Neva et Henriques, 2013) du type de rétroaction visuelle offert aux sujets pendant la tâche (Shabbott et Sainburg, 2010; Taylor, Hieber et Ivry, 2012) ou encore du décours temporel de l'introduction de la perturbation (soudainement ou graduellement) (Heuer et Hegele, 2011; Kagerer, Contreras-Vidal et Stelmach, 1997; Michel, Pisella, Prablanc, Rode et Rossetti,

2007). Ces différences dans les protocoles pourraient être à l'origine de la diversité des résultats observés dans la littérature.

Plusieurs recherches suggèrent que le type de perturbation employé lors d'une tâche d'adaptation visuomotrice aurait une influence majeure sur la généralisation spatiale. Les études qui ont utilisé une transformation visuomotrice qui modifie l'amplitude du déplacement virtuel de la main (ou gain visuomoteur) ont montré une généralisation non seulement à travers les distances, mais aussi à travers plusieurs directions de mouvement (Heuer et Hegele, 2011; Krakauer et al., 2000; Pearson, Krakauer et Mazzoni, 2010; Pine, Krakauer, Gordon et Ghez, 1996; Vindras et Viviani, 2002).

Ces résultats diffèrent de ceux observés lors de l'adaptation à une rotation visuomotrice. À cet effet, Krakauer et al. (2000) ont comparé la généralisation spatiale suivant une adaptation à un gain et à une rotation de la rétroaction visuelle du déplacement de la main. Lorsqu'il n'y avait qu'une seule cible d'entraînement, les sujets ne parvenaient pas à généraliser l'adaptation à la rotation visuomotrice à différentes directions de mouvement. Un plus grand nombre de cibles d'entraînement était nécessaire afin que l'adaptation à la rotation puisse être généralisée. Lorsqu'une seule cible d'entraînement était utilisée, peu de généralisation était observée (moins de 20 %). Cependant, lorsque les chercheurs ont utilisé huit cibles d'entraînement disposées de façon circulaire et séparées par un angle de 45 degrés des cibles de généralisation, une généralisation de la même taille que l'adaptation était observée. Par contre, lorsque les cibles de généralisation étaient situées à une distance angulaire de plus de 45 degrés des cibles d'entraînement, la taille de la généralisation chutait drastiquement, diminuant d'environ 75 %. Contrairement à la rotation, l'adaptation au gain visuomoteur se généralisait à travers l'espace à la suite de l'adaptation sur une seule cible d'entraînement, et ce, même lorsque la configuration articulaire de l'épaule était changée. Ces observations sont cohérentes avec l'hypothèse selon laquelle l'adaptation des mouvements 2D opère sous un schéma cartésien, dans lequel la direction et l'amplitude du mouvement sont planifiées et adaptées de façon indépendante par des processus neuronaux différents (Krakauer et al., 2000).

Les résultats observés pour la rotation visuomotrice s'apparentent à ce qui s'observe lors de tâches de généralisation dynamique (adaptation à un champ de force). Notamment, l'augmentation du nombre de cibles d'entraînement lors de l'adaptation à une rotation augmente la généralisation spatiale si leurs positions permettent de réaliser un mouvement dont les synergies musculaires s'apparentent à celui qui sera réalisé lors de la généralisation (Mattar et Ostry, 2007; 2010). Les caractéristiques hautement intrinsèques de la généralisation d'une adaptation dynamique étant bien connues, les similitudes entre les résultats de la généralisation d'une rotation visuomotrice et d'une perturbation dynamique suggèrent que ce type de perturbation visuomotrice pourrait avoir des caractéristiques différentes des autres transformations visuomotrices.

La généralisation à la suite de l'adaptation à des translations a été moins étudiée au cours de la dernière décennie, bien que ce type de perturbations revête un caractère fonctionnel notable et aisément transposable dans la vie quotidienne. L'étude de Ghahramani, Jordan et Wolpert (1996) a montré que la généralisation à d'autres directions que celle entraînée est possible suivant l'adaptation à une translation. Dans leur tâche, les sujets devaient s'adapter à une translation de la rétroaction visuelle terminale. Un groupe s'adaptait à une translation horizontale de la rétroaction visuelle, alors qu'un autre groupe s'adaptait plutôt à une translation le long de l'axe sagittal. Une fois la phase d'adaptation terminée, les sujets pointaient ensuite vers des cibles disposées tout autour de la cible d'entraînement. Pour les deux groupes, la généralisation était plus grande pour les régions de l'espace situées près du corps que pour les régions plus éloignées. Aussi, la généralisation était plus grande pour les cibles disposées le long du même axe que celui de la perturbation. Ainsi, les sujets s'étant adaptés à une perturbation le long de l'axe horizontal présentaient une plus grande généralisation pour les cibles disposées à gauche et à droite de la cible que pour les cibles situées devant ou derrière la cible d'apprentissage. Les sujets qui s'adaptait à une perturbation le long de l'axe sagittal présentaient quant à eux une plus grande généralisation pour les cibles présentant une variation de leur position le long de l'axe sagittal. De plus, la généralisation s'observait dans davantage de régions de l'espace et à des distances plus éloignées de la cible d'entraînement lorsque la perturbation était appliquée le long de l'axe

horizontal que lorsqu'elle était appliquée le long de l'axe sagittal. Ces résultats suggèrent que les processus adaptatifs qui prennent place lors de mouvements effectués le long de ces deux axes sont différents.

Une étude de Shabbott et Sainburg (2010) a démontré un effet de généralisation spatiale uniquement lorsqu'une rétroaction visuelle concurrente était fournie aux sujets. La généralisation opérait alors à la fois à travers la distance, c'est-à-dire une cible située dans la même direction que la cible d'entraînement et plus éloignée, ainsi qu'à travers l'espace, c'est-à-dire des cibles dont la position de départ est située hors de l'espace exploré lors de l'entraînement. Dans cette étude, la rétroaction visuelle était fournie soit : a) sous forme de connaissance du résultat (rétroaction terminale) et b) sous forme de rétroaction visuelle continue (en temps réel). Deux groupes recevaient une rétroaction visuelle continue : l'un avait la consigne de réaliser des corrections à leur mouvement en cours d'exécution, tandis que les autres avaient la consigne de ne pas réaliser les corrections pendant le mouvement. La généralisation était la même pour les deux groupes ayant reçu une rétroaction visuelle continue, la généralisation étant près de 100 % pour les cibles variant en distance et 80 % pour les cibles situées dans d'autres régions de l'espace. Les sujets qui recevaient uniquement la connaissance du résultat ont montré un effet consécutif moins important et une généralisation moins grande que les sujets ayant reçu une rétroaction visuelle continue, à la fois pour la distance (80 % vs 100 %) et la région de l'espace (60 % vs 80 %). Selon les auteurs de cette étude, ces résultats s'expliqueraient par la perception simultanée des informations visuelles et proprioceptives, indépendamment des ajustements en temps réel. Cette perception simultanée permettrait au système nerveux de procéder à une réelle recalibration perceptivo-motrice (*visuomotor remapping*), un processus important pour la généralisation spatiale.

Par ailleurs, Wang et Sainburg (2005) ont observé une plus grande généralisation de l'adaptation à une rotation visuomotrice lorsque l'entraînement était effectué sur un plus grand nombre de cibles et lorsque les cibles déviaient de moins de 45 degrés des cibles entraînées. Ils ont comparé la généralisation à de nouvelles cibles à partir de différentes positions de départ qui n'étaient pas utilisées durant la phase d'entraînement. Les chercheurs ont observé

une généralisation complète dans de nouvelles régions de l'espace lorsque les mouvements étaient réalisés dans la même direction que l'entraînement (Wang et Sainburg, 2005). Une généralisation partielle s'observait aussi pour des mouvements réalisés dans des directions différentes de celles entraînées et dans de nouveaux endroits de l'espace (Wang et Sainburg, 2005). Ces résultats diffèrent largement de ceux de Baraduc et Wolpert (2002) qui avaient plutôt observé une faible généralisation à la suite de l'adaptation à des prismes, des lunettes qui créent une déviation du champ visuel, lorsque la position du bras était changée. Il a été suggéré que ces différences relèvent notamment du type de test de généralisation employé. Baraduc et Wolpert (2002) ont évalué le transfert de l'effet consécutif, alors que Wang et Sainburg (2005) ont plutôt employé des essais de généralisation sporadiquement présentés pendant des blocs où la perturbation visuomotrice était maintenue. Une étude récente dans laquelle les sujets devaient s'adapter à un gain ou une rotation de la rétroaction visuelle continue (Cressman et Henriques, 2015) a montré des tendances semblables aux résultats de Wang et Sainburg (2005). Cependant, le pourcentage de généralisation spatiale était moins élevé. Ces différences importantes suggèrent que le test de généralisation employé constitue un élément important à tenir compte dans l'élaboration de protocoles d'étude de la généralisation.

Taylor et Ivry (2013) ont obtenu des résultats controversés en faisant varier la position des cibles de généralisation lors de l'adaptation à une rotation ou à une translation. Les études de la rotation visuomotrice ont généralement disposé les cibles de généralisation sous forme de cercle autour de la cible d'entraînement, tandis que la translation emploie plutôt une disposition linéaire (Ghahramani, Jordan et Wolpert, 1996; Krakauer et al., 2000; Shabbott et Sainburg, 2010; Wang et Sainburg, 2005). Afin de mieux comprendre le rôle du contexte lors de la généralisation, Taylor et Ivry (2013) ont comparé la généralisation lorsque les cibles sont disposées de façon circulaire autour de la cible d'entraînement et lorsque les cibles sont disposées de façon rectilinéaire (le long d'une ligne uniaxiale), et ce pour deux perturbations introduites soudainement : la translation et la rotation visuomotrice. En comparant la généralisation à la suite de l'adaptation à chacune de ces perturbations dans les deux contextes, les chercheurs ont obtenu des résultats surprenants. En effet, lorsque les cibles

de généralisation étaient disposées de façon circulaire, la généralisation était de très petite taille, à la fois pour la rotation et pour la translation visuomotrice. Par contre, lorsque les cibles étaient disposées de façon rectilinéaire, la généralisation était grande et s'approchait de la taille de la perturbation, et ce pour les deux perturbations. Les auteurs ont alors suggéré que le contexte aurait une plus grande influence sur la généralisation que le type de perturbation employé. Ces résultats novateurs mettent en lumière l'influence importante qu'exerce le contexte de l'adaptation sur la généralisation. Surtout, ces résultats soulignent l'ampleur des paramètres à prendre en compte lors de l'étude de l'adaptation visuomotrice et de la généralisation spatiale et notre connaissance encore limitée de ceux-ci.

De façon similaire à l'adaptation motrice, l'étude de la généralisation spatiale s'est réalisée presque exclusivement dans le contexte de mouvements planaires effectués dans l'espace 2D. Étant donné que les données actuelles retrouvées dans la littérature suggèrent que l'adaptation visuomotrice et la généralisation spatiale sont influencées par le contexte sensorimoteur et les contraintes biomécaniques du mouvement, il est raisonnable de se poser la question suivante : est-ce que les connaissances relatives à la généralisation spatiale établie sur la base de mouvements planaires effectués dans l'espace 2D se généralisent aux mouvements naturels effectués dans l'espace tridimensionnel?

2.2. Caractéristiques de la généralisation spatiale en contexte tridimensionnel

À notre connaissance, une seule étude s'est intéressée à la généralisation à la suite de l'adaptation à une translation en contexte tridimensionnel (Vetter et al., 1999). Les chercheurs ont employé une translation de la rétroaction visuelle effectuée le long de l'axe horizontal. Lors de la phase d'adaptation, les sujets devaient s'adapter à un déplacement graduel de la rétroaction visuelle introduit au cours d'essais successifs. La perturbation totale de 6 cm était introduite au cours de 17 essais, puis maintenue pendant 33 essais. Les sujets recevaient une rétroaction visuelle continue lorsqu'ils approchaient à moins de 3 cm de la cible et devaient l'atteindre pour que se termine le mouvement. Au terme de l'expérience, un seul des sujets a détecté la perturbation de la rétroaction visuelle, suggérant que cette adaptation fait intervenir

prioritairement des mécanismes implicites. À la suite de l'adaptation, la phase post-exposition permettait d'évaluer l'effet consécutif et la généralisation de l'adaptation à 35 cibles disposées dans l'espace virtuel. Lors de cette phase, à chaque trois essais, la perturbation était introduite de nouveau afin de prévenir la désadaptation et une diminution de la généralisation. Les résultats obtenus par Vetter et ses collègues dans un contexte de mouvements 3D démontrent une généralisation à travers l'ensemble de l'espace, indépendamment de la distance de la cible. Ces observations ne concordent pas avec ceux de Ghahramani, Wolpert et Jordan (1996) qui ont aussi utilisé une translation le long de l'axe horizontal ou le long de l'axe sagittal, mais dans un environnement 2D. Puisqu'il s'agit de la seule étude de la généralisation spatiale en contexte 3D et que d'autres aspects de la tâche diffèrent entre ces deux études, il est difficile de savoir à quoi peuvent être attribués ces résultats discordants.

Comme mentionné précédemment, l'analyse systématique de la littérature révèle que de nombreux facteurs influencent la généralisation spatiale d'une adaptation visuomotrice. Le type et les paramètres de la perturbation visuomotrice semblent posséder des propriétés spécifiques en généralisation (Heuer et Hegele, 2011; Krakauer et al., 2000; Pearson, Krakauer et Mazzoni, 2010; Pine, Krakauer, Gordon et Ghez, 1996; Vindras et Viviani, 2002). Néanmoins, il est important de souligner que seulement deux études ont étudié la translation et présentent des différences notables (Ghahramani, Wolpert et Jordan 1996; Vetter et al., 1999). Qui plus est, l'axe employé pour la perturbation en contexte 2D influençait l'étendue de la généralisation, suggérant des différences entre les axes de l'espace (Ghahramani, Wolpert et Jordan, 1996), mais l'étude de Vetter et al. (1999) n'a pas comparé l'adaptation à une perturbation le long de différents axes. Nous disposons de peu d'informations sur les translations et les caractéristiques liés aux propriétés des axes de la perturbation et de l'espace.

3. Objectifs de recherche

L'adaptation et la généralisation sont des capacités essentielles du SNC. La grande majorité des études portant sur l'adaptation motrice et la généralisation spatiale ont été réalisées dans un environnement bidimensionnel dans lequel le mouvement est contraint par l'utilisation d'un outil (souris d'ordinateur ou bras robotisé) qui modifie l'inertie du

mouvement, ou encore ont employé une rétroaction visuelle présentée dans un plan différent de celui dans lequel les mouvements étaient effectués. Ces exigences peuvent modifier la précision des mouvements en comparaison aux mouvements naturels avec une rétroaction visuelle présentée dans le même espace que le mouvement (Desmurget et al., 1997; Messier et Kalaska 1997).

La majorité des mouvements de la vie quotidienne, du sport et du travail sont effectués dans l'espace tridimensionnel. La biomécanique des mouvements d'atteinte manuelle tridimensionnels est plus complexe que celle des mouvements planaires effectués dans l'espace bidimensionnel. Les mouvements tridimensionnels impliquent un plus grand nombre de degrés de liberté articulaires en comparaison aux mouvements planaires et nécessitent le contrôle des interactions entre les moments de forces intersegmentaires et la force gravitationnelle. Qui plus est, des études ont suggéré que l'utilisation des informations visuelles et proprioceptives diffère entre les mouvements planaires et les mouvements tridimensionnels (Berkinblit et al., 1995; Biess et al., 2007; Magescas et Prablanc, 2006). Or, l'utilisation appropriée de ces deux sources d'informations sensorielles est un aspect fondamental de l'adaptation visuomotrice et de la généralisation spatiale.

Un nombre très limité de recherches ont porté sur les processus d'adaptation motrice et de généralisation spatiale dans le contexte d'atteintes manuelles tridimensionnelles. Or, la littérature disponible sur cette question nous apprend que le contexte dans lequel l'adaptation a lieu a une importance cruciale sur le déroulement temporel de l'adaptation et l'étendue de sa généralisation spatiale. Dans cette perspective, il est probable que les processus d'adaptation motrice et de généralisation spatiale qui prennent place lors de mouvements planaires effectués dans l'espace bidimensionnel diffèrent de ceux qui interviennent lors de mouvements naturels effectués dans l'espace tridimensionnel.

Cette recherche comporte deux principaux objectifs. Le premier consiste à explorer l'adaptation motrice et la généralisation spatiale dans le contexte de mouvements d'atteinte manuelle effectués dans l'espace tridimensionnel. Pour ce faire, nous avons utilisé un système de réalité virtuelle afin d'appliquer une perturbation visuomotrice triaxiale : une discordance

entre le déplacement réel de la main et le déplacement de la main présentée dans la scène virtuelle. Cette discordance triaxiale était créée par une translation du déplacement réel de la main le long des axes horizontal, vertical et sagittal. Le second objectif de cette recherche vise à documenter les différences dans l'adaptation et la généralisation de cette nouvelle association visuomotrice entre les trois axes de l'espace (horizontal, sagittal et vertical)

Afin d'explorer les capacités d'adaptation et de généralisation spatiale dans le contexte de mouvements tridimensionnels, nous avons demandé à de jeunes adultes en santé d'effectuer des mouvements d'atteinte manuelle vers des cibles présentées dans l'environnement virtuel. La performance était d'abord évaluée sans l'application d'une perturbation visuelle. Ensuite, une translation triaxiale de la rétroaction visuelle était graduellement appliquée lors de la phase d'adaptation. Les sujets devaient alors modifier leurs mouvements successifs afin d'augmenter leur précision. Au terme de la période d'adaptation, les sujets réalisaient des mouvements d'atteinte manuelle sans rétroaction visuelle vers la cible d'adaptation afin d'évaluer l'effet consécutif ainsi que vers des cibles non explorées lors de la phase d'adaptation afin d'évaluer la généralisation.

Basée sur la littérature antérieure, nous posons l'hypothèse que l'adaptation aux trois composantes de la perturbation triaxiale sera différente. En particulier, nous prédisons que l'adaptation à la composante horizontale de la perturbation triaxiale sera plus importante que celle qui prendra place le long des axes sagittal et vertical. Dans la même veine, nous posons l'hypothèse que nous observerons un effet de généralisation spatiale significatif, mais que cet effet sera plus grand pour les composantes horizontales et sagittales

Chapitre 2 : Article scientifique

Adaptation and spatial generalization to a triaxial visuomotor perturbation

Catherine Lefrançois¹ and Julie Messier^{1,2}

Département de kinésiologie, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada¹

Institut universitaire de gériatrie de Montréal, Université de Montréal, Montréal, Québec,
Canada²

Address for correspondence:

Julie Messier

Université de Montréal

Département de kinésiologie

2100, boul. Édouard-Montpetit,

bureau 8225

Montreal, QC, H3T 1J4

CANADA

Abstract

We explored visuomotor adaptation and spatial generalization in the context of three-dimensional (3D) reaching movements performed in a virtual reality environment. We used a learning paradigm composed of four phases: pre-exposure, baseline, learning, and post-exposure (aftereffect and generalization). In the pre-exposure phase, subjects performed five reaching movements to six 3D memorized target locations without visual feedback. Next, subjects performed the baseline phase by making twelve reaching movements to one target (different from pre-exposure targets) with veridical visual feedback i.e., a 3D reconstruction of the subject's hand trajectory was presented in the virtual reality scene along with the target after each movement. Immediately after, they were required to adapt their movements to a triaxial visuomotor perturbation (horizontal, vertical and sagittal translations) between actual hand motion and visual feedback of hand motion in the 3D virtual environment (learning phase). The perturbation was applied gradually in small undetectable steps over many trials. Finally, in the post-exposure phase of the experiment, subjects aimed at the same six targets as in the pre-exposure phase as well as at the baseline target without visual feedback. Although subjects were unaware of the visuomotor perturbation, they showed movement adaptation for each component of the triaxial perturbation. However, they displayed reduced adaptation rate along the vertical axis compared to the horizontal and sagittal axes. Analysis of post-exposure trials revealed that their reach endpoints were significantly shifted in the direction opposite to the visual perturbation along the horizontal, sagittal and vertical axes when aiming to the baseline target (aftereffect). However, the magnitude of this post-exposure shift was significantly greater along the horizontal and sagittal axes compared to the vertical axis. Similar trends were observed for movement aimed at pre-exposure targets (generalization). Subjects' reach endpoints were systematically shifted in the direction opposite to the visual perturbation along all three axes of 3D space indicating a partial generalization of visuomotor learning to novel regions of space. Furthermore, these post-exposure shifts were, on average, greater along the horizontal and sagittal axes relative to the vertical axis. These results suggest that the motor system may be more adaptable to shifts in the horizontal and sagittal directions,

than to shifts in the vertical direction. This finding supports the idea that the brain may employ a modular decomposition strategy during learning to simplify complex multidimensional visuomotor tasks.

Introduction

The plasticity in sensorimotor circuits of the brain allows us to flexibly adapt movements to various contexts. Adapting a mastered motor skill to new demands, such as reaching with a hammer or a computer mouse, requires the acquisition of novel visuomotor associations. Our ability to learn novel arbitrary visuo-proprioceptive associations is a crucial aspect of efficient everyday motor actions, especially if it generalizes to unfamiliar contexts or spatial regions without further training. Spatial generalization refers to the extent to which a newly-learned visuomotor association within a specific region of space transfers to different untrained spatial regions.

Visuomotor adaptation and generalization skills have been intensively studied using a variety of reaching paradigms where participants aimed at a visual target with distorted visual feedback of their hand position. Converging evidence demonstrated that these adaptive processes are tightly linked to the context in which movements are performed (Desmurget et al., 1997; Michel et al., 2007, 1997, Krakauer et al., 2000; Taylor and Ivry, 2013). Several factors related to the reaching task features and training conditions such as the type of visuomotor perturbation introduced, the size and awareness of the visuomotor distortion as well as the spatial arrangements of the training and generalization targets have been shown to impact on adaptation and generalization capabilities (Kagerer et al., 1997; Shabbott and Sainburg, 2010; Taylor and Ivry, 2013).

Another critical factor that might affect our ability to learn and transfer a novel visuomotor association is the biomechanics of the movements. Almost all previous studies assessing visuomotor adaptation and spatial generalization have used 2D tasks involving

movements restricted to the horizontal plane. However, the vast majority of everyday life's movements are performed in a 3D workspace. Three-dimensional movements are biomechanically more complex than planar movements. They involve more degrees of freedom to be controlled as well as compensation for the gravitational force field which increases the proprioceptive processing demand.

Of particular relevance, it was recently suggested that the contribution of vision and proprioception differs for planned movements in the vertical plane and reflects the multisensory and biomechanical demands associated with moving against gravity (Apker et al., 2011). Another recent study used an elegant paradigm where horizontal movements were perceived as vertical. Their findings suggested that gravity strongly influences visuomotor adaptation to a visual rotation (Toma et al., 2014). However, since these recent reports involved movements performed in a single plane they do not provide direct insights on how three-dimensional movements are adapted along the vertical axis.

The learning of many functional motor skills involves simultaneous movement adaptation along all three axes of 3D space. However, most anterior studies of visuomotor adaptation to a translational shift of the visual feedback have used a perturbation applied along a single axis of the workspace (Ghahramani et al., 1996; Heuer and Sülzenbrück, 2012; Vetter et al., 1999). In one study, subjects were exposed to either a horizontal or a sagittal visuomotor translation in separated experiments involving planar movements (Ghahramani et al., 1996). They showed faster rate of adaptation to the horizontal than the sagittal translational shift suggesting that adaptation along these two axes may take place through distinct independent neural processes.

Moreover, in two previous reports of three-dimensional movements, we used a translational shift applied simultaneously either to two axes (biaxial perturbation, horizontal and vertical) or three axes of 3D space (triaxial perturbation) to test visuomotor adaptive skills of healthy subjects and patients suffering from Parkinson's disease (Messier et al., 2007; Mongeon et al., 2013). All subject groups tended to show a slower rate of adaptation when compensating for the vertical component of the perturbation. This suggests that adapting

three-dimensional movements along the vertical axis might represent a more challenging condition than movement adaptation along the horizontal and sagittal axes. However, the rate of adaptation to the horizontal, sagittal and vertical component of the visuomotor perturbation was not directly compared and also importantly, spatial generalization of visuomotor adaptation was not assessed in these prior studies.

The assessment of visuomotor adaptation and spatial generalization skills using natural three-dimensional movements as well as a perturbation that simulate everyday visuomotor adaptation challenges might provide a more complete portrait of human adaptation and generalization capabilities. Furthermore, investigating the plasticity of the visuomotor system using more real-world situations is of basic importance to understanding the central nervous system and also importantly to develop knowledge for sport training and rehabilitation of movement disorders.

In the present study, we explored visuomotor adaptation and spatial generalization in the context of natural unconstrained three-dimensional reaching movements. We used a three-dimensional virtual reality environment to introduce a gradual triaxial visuomotor perturbation, i.e. a progressively increasing translational shift of the visual feedback applied simultaneously along the horizontal, sagittal and vertical axes. A particular feature of this study was to compare the rate and magnitude of adaptation to the horizontal, sagittal and vertical component of a triaxial perturbation and to assess whether such visuomotor adaptation generalizes to different spatial regions of the three-dimensional workspace.

Based on previous work, we expect different adaptation learning rate to the three components of the triaxial perturbation. In particular, we predict faster adaptation to the horizontal compared to the sagittal and vertical components of the triaxial visual distortion, with the slowest adaptation rate along the vertical axis. In a similar vein, we predict that subjects will generalize adaptation along all three spatial axes. However, we expect that the magnitude of the generalization to novel regions of space will be the greatest along the horizontal axis, intermediate along the sagittal axis and the lowest along the vertical axis.

Methods

Subjects

Fourteen university students (mean age= 23.1, SD= 2.7 years) participated voluntarily in this study. All participants had normal or corrected-to-normal vision and were right handed, measured by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971). The experimental protocol was approved by the institutional review board of the University of Montreal. Participants were not informed about the specific purposes of the study and no information was provided about the specific nature of the visuomotor perturbation applied in the virtual reality (VR) world.

Experimental Procedure

Subjects sat in the dark in front of the virtual reality system (Fig. 1). A specialized software (IST, inc.) was used to present the VR visual scene, to calibrate the VR world and to monitor arm movements using an Optotrak Certus motion capture system (NDI, Inc.). Subjects wore stereoscopic glasses (Crystal Eyez, Stereographic inc.) to view the virtual three-dimensional scene. The VR world was calibrated before each session so that the participant had a coherent stereo visual input and to ensure that the VR scene was continually adjusted to the subject's head movements. This calibration was achieved by both the initial measurements of the subject's inter-pupillary distance and viewpoint (point directly between the two eyes) and the continuous monitoring of signals from four infrared-emitting diodes (IREDs) fixed on the stereoscopic glasses. Finally, the position of the hand was recorded by signals from an IRED positioned on the right index fingertip.

--- Insert figure 1 approximately here ---

The experimental session consisted of a series of phases. The first was a “familiarization” phase in which participants performed reaching movements in the VR world until they demonstrated a clear understanding of the task (5-10 trials per target). A piece of

sandpaper (1.5 cm²) placed on the subject's right thigh at a distance of 10 cm from the hip served as the start position of each movement. Since the experiment took place in the dark and the start position was not in the natural visual field, subjects never had direct vision of their hand or fingertip position during the experimental session.

Each trial began with the presentation of a green target (1 cm sphere) for 1 s in the VR scene. Immediately after, an auditory signal instructed subjects to reach out to the remembered target location to hold their final hand position at the estimated target location for 1 s before returning their hand to the initial position. After each movement, a 3D reconstruction of the subject's hand trajectory and final hand position were shown simultaneously with the target location for 2 s. The target appeared as a virtual three-dimensional green sphere and the trajectory of the hand was presented in a static form as a series of white dots (10/s) that match the actual handpath in space with a red sphere (1 cm) indicating the reaching endpoint.

After this hand trajectory feedback, subjects were required to return to the initial start location. Subjects were instructed to use the visual feedback of the previous trial to enhance their accuracy on the next trial, i.e. to point to the spatial position that would minimize the distance between the red and green spheres along the horizontal, sagittal and vertical axes. There was no instruction to initiate movements rapidly, which might have influenced reaction time. Subjects were encouraged to perform straight and uncorrected reaches at a natural speed with their right index extended to place their index fingertip at the memorized target location as accurately as possible.

The second phase consisted of “pre-exposure” trials during which subjects completed thirty reaches aimed at six targets presented in a pseudo-random order (5 trials per target). The pre-exposure targets were distributed around the learning target, i.e. they were positioned on each side of the learning target at a distance of 8 cm along the horizontal, sagittal and vertical spatial axes (Fig. 2A). However, in contrast to the familiarization phase, no visual feedback was provided to the subjects after their movements. This allowed us to measure their initial accuracy level while aiming to these specific spatial locations, before any learning took place in the VR environment.

--- Insert figure 2 approximately here ---

The third and fourth phases were “baseline” and “learning” trials. In the baseline trials, subjects performed twelve reaches aimed at the learning target in absence of any perturbation and received veridical visual feedback about their hand trajectory after the movement. By contrast, in the learning phase, subjects performed 60 trials while exposed to a gradually increasing triaxial visuomotor perturbation. Subjects were thus required to adapt their movements along the horizontal, sagittal and vertical axes to accurately compensate the visual distortion. This involved learning a new association between their hand trajectory feedback presented in the VR scene after the movement and the actual hand displacement sensed using proprioception. The perturbation was introduced gradually in small steps over the course of six blocks of 10 trials (blocks 2-7) such that subjects never experienced large movement errors (increasing in small undetectable steps). After the first trial of each learning block, the perturbation shifted the hand trajectory feedback 1.3 cm to the left, 1.3 cm further and 1.3 cm higher than the hand trajectory feedback provided in the previous block of trials such that the veridical hand trajectory was displaced by 7.8 along each spatial axis at the end of the learning phase (3D displacement of hand trajectory = 13.5 cm). The learning phase terminated with three additional blocks of 10 trials during which subjects were exposed to the perturbation at full scale.

The learning phase was followed by a post-exposure phase (aftereffect and generalization). In the aftereffect and generalization trials, participants performed reaching movements in absence of any visual perturbation, i.e., with veridical visual feedback of their hand trajectory as in baseline. In the aftereffect, participants completed 5 trials aimed at the training target, whereas in the generalization they performed 5 trials to each of the six pre-exposure targets. The learning as well as the six pre-exposure targets was presented in a pseudorandom order.

Kinematic recording and data analysis

The 3D spatial coordinates of the IRED placed on the right index fingertip was sampled at a rate of 160 Hz with a motion analysis system (2 Optotrak Certus, Northern Digital, Inc., Waterloo, Ontario, Canada). The times series of IRED coordinated were then digitally low-pass filtered with a Butterworth filter with a cut-off frequency of 8 Hz. Customized analysis software (Matlab, The Mathworks, inc.) was used to display and process trials. Movement onset was defined as the first time the 3D index fingertip velocity exceeded 3% of index fingertip peak velocity and remained above that value until peak velocity was attained. Movement endpoint was defined as the first time the velocity decreased below 3% of index fingertip peak velocity and remained under that value for 100 ms.

Performance indices

Since the visuomotor perturbation was applied along each axis of 3D space (triaxial visuomotor perturbation), we examined 3D absolute errors as well as horizontal, sagittal and vertical constant errors. The 3D absolute errors were calculated as the 3D distance in space from the index finger endpoint position to the position of the target. Absolute 3D error values provide a measure of the overall size of endpoint errors made during movement adaptation.

Constant horizontal, sagittal and vertical errors were computed as the deviation between the coordinates of the target and those of index finger endpoint in the horizontal (lateral direction 'x'), sagittal (radial direction 'y') and vertical (vertical direction 'z') dimensions. Constant errors (signed errors) were assessed to indicate the spatial location of the hand or bias relative to the target during the learning phase and also importantly during the pre- and post-exposure phases in order to assess spatial generalization. The visuomotor perturbation shifted the hand trajectory feedback to the right along the horizontal axis, which produced constant horizontal errors of positive signs. By contrast, the sagittal and vertical component of the triaxial perturbation shifted the hand trajectory feedback respectively closer and lower from the subject thereby producing negative values of sagittal and vertical constant

errors. To represent constant errors made along all three spatial axes on the same scale so that they can be appropriately compared, the signs of constant sagittal and vertical errors were inverted for analyses.

During the first baseline trials, subjects increased their accuracy level and stabilized their performance. For this reason, only spatial errors made during the five last trials of baseline condition were analysed in this study. Furthermore, to test for changes in trial-to-trial variability by the end of the learning phase, the standard deviation of endpoint errors of each subject over the course the baseline and the last learning block was computed.

Statistics

To assess learning and generalization of the three-dimensional visuomotor perturbation, data from the different reaching task phases were subjects to three separate repeated-measure ANOVAs. First, to examine movement adaptation to the triaxial visuomotor perturbation a one-way repeated-measure ANOVA (11 blocks) was applied on 3D absolute errors made during the baseline, learning and post-exposure phases (aftereffect). Second, to test for differences in the ability of subjects to adapt movements to the horizontal, sagittal and vertical components of the triaxial visuomotor perturbation, we conducted a two-factor repeated-measure ANOVA (11 blocks x 3 spatial axes) on horizontal, sagittal and vertical constant errors. Third, the variability along the horizontal, sagittal and vertical axes was compared using a two-factor repeated-measure ANOVA (2 blocks x 3 spatial axes).

Finally, a three-factor repeated-measure ANOVA (2 exposure phases (pre- and post-exposures) x 3 spatial axes x 6 targets), was applied on horizontal, sagittal and vertical constant errors made during the pre- and post-exposure phases to evaluate spatial generalization of adaptation to the triaxial visuomotor transformation.

For conciseness, only main effects and interactions including either the factor exposure phase or spatial axis will be reported for all analysis of variance. A significance level

of 0.05 was used for all variance analyses performed in this study. Post hoc pair-wise comparisons across blocks of trials and task phases were made using Bonferroni corrections.

Results

Learning a triaxial visuomotor perturbation

In the baseline phase, subjects made small and consistent 3D absolute errors across trials (mean=3 cm, SD= 0.5 cm; Fig. 3). This indicates that they adequately perceived the target location presented in the VR scene as well as efficiently used their hand trajectory feedback to improve final accuracy over successive trials.

Although the size of the visuomotor perturbation increased progressively during the course of the learning phase, the average level of 3D errors displayed only a slight increase relative to the baseline phase level during initial trials of most learning blocks. Notably, the magnitude of 3D errors remained well below the size of the visuomotor perturbation throughout the training trials. However, the 3D errors made during the aftereffect trials (mean=9,8 cm) were, on average, three times greater than those made during the baseline condition (3 cm). It is also worth mentioning that the average 3D absolute error made on the first aftereffect trial (mean=12.7 cm) was of similar size to the visuomotor perturbation (mean=13.5 cm). Altogether, these observations indicate that subjects adjusted their movements to the visuomotor perturbation.

Accordingly, the ANOVA performed on the 3D absolute errors made during the baseline, learning and aftereffect trials revealed a main effect of block ($F_{(4,6, 59.7)} = 51.2$; $P<0.05$). Post-hoc analyses indicated that the mean level of 3D errors of only one learning block (block #7) significantly differed than the magnitude of 3D errors made during baseline trials. Furthermore, the 3D absolute errors made during the aftereffect trials were significantly greater than those made during the baseline as well as all learning blocks ($P<0.05$).

--- Insert figure 3 approximately here ---

We further investigated how subjects learn the triaxial visuomotor perturbation by comparing the magnitude of constant errors made during the baseline, learning and aftereffect trials (Fig. 4). During the baseline trials, horizontal, sagittal and vertical constant errors were very small and similar. However, differences in the magnitude of constant errors made along each spatial axis arose during initial learning trials and persisted throughout the course of the learning phase. Horizontal and sagittal constant errors tended to decrease over the successive trials of each learning block indicating that subjects efficiently adjusted their movements to the horizontal and sagittal component of the triaxial perturbation. However, this trend was less pronounced for constant vertical errors. Moreover, these learning differences between spatial axes were particularly prominent in the aftereffect trials. The overall average level of constant vertical errors is smaller compared to horizontal and sagittal constant errors, especially during the last aftereffect trials.

Consistent with these observations, the ANOVA revealed a main effect of block ($F_{(4,27, 55.6)} = 131.426; P < 0.05$), a main effect of axis ($F_{(1,25, 16.2)} = 5.06; P < 0.05$), as well as a block by axis interaction ($F_{(3,34, 43.4)} = 5.841; P < 0.05$). Post-hoc analyses of the main effect of axis did not reach the significance level. However, the block by axis interaction indicated several important results. First, there was no difference in the magnitude of constant errors made along the different spatial axes during the baseline phase. Second, while horizontal and sagittal constant errors were similar during all learning blocks, the vertical and horizontal constant errors made during learning block 6, as well as vertical and sagittal constant errors made during learning blocks 9 and 10 significantly differed ($P < 0.05$). Third, as for the learning phase, constant horizontal and sagittal errors were similar in magnitude during the aftereffect phase. However, there was a significant difference both between the horizontal and vertical constant errors as well as between the sagittal and vertical constant errors made during the aftereffect block of trials ($P < 0.05$).

--- Insert figure 4 approximately here ---

The analysis of intertrial variability between the baseline and the last learning block revealed different trends across the spatial axes. The average level of trial-to-trial variability was smaller along the horizontal axis compared to both the sagittal and vertical axes. As such, the ANOVA found a main effect of axis ($F_{(1.56, 20.3)} = 11.577$; $P < 0.05$). Post-hoc analyses revealed significant differences between the horizontal axis and both the sagittal and vertical axes ($P < 0.05$). Furthermore, the ANOVA revealed no significant main effect of phase ($F_{(1, 13)} = 4.214$; $P > 0.05$) as well as no block by axis interaction ($F_{(1.91, 24.9)} = 0.881$; $P > 0.05$).

--- Insert figure 5 approximately here ---

Generalization of visuomotor adaptation

For all six targets and all three axes, the average size of constant errors increased between the pre- and post-exposure phases. Furthermore, in all cases, this change in errors took place on the opposite side of the visuomotor perturbation. This indicates that subjects applied the recently-learned visuomotor association to these novel regions of space, suggesting that spatial generalization occurred. Consistent with these observations, the ANOVA showed a main effect of phase ($F_{(1, 13)} = 101.1$; $P < 0.05$). Although, the difference between the pre-exposure and post-exposure accuracy level was systematically smaller for the vertical axis than both the horizontal and sagittal axes, the phase by axis interaction was marginally insignificant ($F_{(1.45, 34.5)} = 0.079$). However, the ANOVA revealed a significant phase by axis by target interaction ($F_{(2.91, 34.1)} = 0.033$). Post-hoc tests indicated that the vertical constant errors made while aiming to target 7 during the pre- and post-exposure phases did not differ ($P > 0.05$). However, for all other targets and component errors, there was a significant difference between the pre- and post-exposure phases.

--- Insert figure 6 approximately here ---

Discussion

The present study is the first to investigate adaptation and spatial generalization skills using both unconstrained three-dimensional movements and a visuomotor translation perturbation applied along all three axes of 3D space. We used a gradually introduced triaxial translation of the terminal visual feedback of hand trajectory and compared how young adults adapt their movements to the horizontal, sagittal and vertical components of a triaxial visuomotor perturbation as well as how the newly-learned visuomotor association generalizes to novel untrained regions of space.

Visuomotor adaptation to a triaxial perturbation during 3D reaching movements

The results provide evidence that subjects can adjust natural three-dimensional reaches to a gradually increasing translational shift applied simultaneously along the three axes of space. During the learning phase, the mean level of 3D absolute errors made by subjects were generally of similar magnitude to those made during the baseline phase, with only one late learning block showing a higher level of 3D absolute errors than baseline trials. Also, the initial aftereffect trial was, on average, of very similar size to the full visuomotor perturbation and remained much greater than those made during baseline trials in late aftereffect trials. These observations support and extend previous works showing that healthy subjects can adapt three-dimensional reaching movements to translations of the visual feedback (Messier et al. 2007, Mongeon et al., 2013; van den Dobbelen, Brenner and Smeets, 2003).

Visuomotor adaptation skills differed across spatial axes during 3D reaching movements

A major finding of this study was that participants showed spatial axis-dependent visuomotor adaptation capacities. They showed a similar level of spatial accuracy along the horizontal, sagittal and vertical axes during the baseline phase. In striking contrast, while subjects displayed similar rates of adaptation to the horizontal and sagittal components of the triaxial perturbation, they exhibited a slower adaptation rate as well as a much less persistent

adaptation (aftereffect) to the vertical component of the visuomotor perturbation. This finding indicates that subjects were able to adequately plan, control and adjust their movements along the horizontal, sagittal and vertical axes during the baseline phase, when there was no adaptation learning requirement. However, when the visuomotor distortion was introduced, subjects faced difficulties in simultaneously compensating for the three components of the triaxial distortion, which resulted in greater spatial errors along the vertical axis.

How the sensorimotor system adapts three-dimensional reaching movements to various contexts such as change in visual feedback is largely undetermined. Many studies suggested that different movement parameters, such as direction and extent of reaches, may be planned, controlled and adapted separately by distinct mechanisms (Soechting and Flanders, 1989; Gordon et al., 1994; Krakauer et al., 2000; Messier and Kalaska, 1997, 1999). In this line, one study found that varying visual feedback conditions during three-dimensional movements differentially altered radial distance, azimuth and elevation errors suggesting that subjects plan and control motion along all three axes relatively independently (Berkinblit et al. 1995). However, we know very little about how the motor system process spatial errors made along the horizontal, sagittal and vertical axes to adapt movements to novel visuomotor conditions.

Of particular interest, Ghahramani and colleagues (1996) used a planar reaching paradigm and compared visuomotor adaptation to a uniaxial translational shift applied either to the horizontal or the sagittal axis in separated experiments. Their results indicated a faster rate of adaptation to the horizontal than the sagittal translational shift of the visual feedback. They suggested that this difference in movement adaptability across spatial axes might be attributed, in part, to biomechanical factors such as anisotropies in the geometry and dynamics of the limb. Our finding that subjects exhibited similar adaptation rates along the horizontal and sagittal axes would appear inconsistent with this prior study. However, there were several methodological differences between the present study and the task paradigm of Ghahramani et al. (1996).

Notably, in the present study, subjects were required to simultaneously adapt their movements to a triaxial translational shift of the visual feedback while controlling a greater

number of degrees of freedom as well as compensating for the complex interactions between inertial and gravitational forces. Therefore, the combination of complexities arising both from the requirements to learn a novel multiaxial visuomotor association and the biomechanical demands of three-dimensional reaching movements likely impacted on the planning and adaptation mechanisms in this study. Nevertheless, both the overall greater intertrial variability level along the sagittal and vertical axes compared to the horizontal axis as well as the slower adaptation learning rate along the vertical axis relative to the horizontal and sagittal axes are consistent with the general idea that separated independent planning and adaptation mechanisms may take place along the horizontal, sagittal and vertical axes.

Furthermore, it is worth mentioning that in the two previous studies that examined adaptation of three-dimensional movements using either a biaxial (horizontal and vertical) or a triaxial translational visuomotor perturbation, subjects displayed a slower mean rate of movement adaptation along the vertical axis (Messier et al., 2007; Mongeon et al., 2013). Our results support and extend these previous findings and suggest that adapting three-dimensional movements along the vertical axis represent a greater challenge for the sensorimotor system than movement adaptation along the horizontal and sagittal axes.

Of relevance, evidence suggests that movement planning along the vertical axis rely on processes involving vision and proprioception that differ from movements performed in the horizontal plane (Apker et al., 2011). In particular, proprioception is considered to contribute more strongly than vision to movement planning in the vertical plane (Proske, 2005; Apker et al., 2011). Furthermore, one study used a visuomotor paradigm in which horizontal movements were perceived as vertical (Toma et al., 2015). Their findings indicated that gravity significantly impacts on motor learning and that moving along the vertical axis engaged a reweighting process between visual and proprioceptive information.

Along the same lines as the studies mentioned above, we suggest that the slower rate of adaptation seen along the vertical axis compared to the horizontal and sagittal axes reflects the greater proprioceptive demand of arm movements in the vertical plane. In this perspective, we propose that efficient proprioceptively-based visuomotor adaptation requires more learning

trials than visually-based adaptation. That is, when the demand for proprioceptive processing is higher, such as when adapting movement along the vertical axis, the number of trials required to reach asymptotic performance is greater. This hypothesis is consistent with the frequently reported observation that adapting planar movements to a novel force field, which is considered to depend more greatly on proprioceptive processing, present a slower time course than visuomotor adaptation (Krakauer et al., 1999).

This sensory channel specialisation hypothesis for movement planning and adaptation across spatial axes is consistent with a modular decomposition strategy to visuomotor adaptation (Ghahramani and Wolpert, 1997). According to this scheme, participants may have simplified the complex multiaxial adaptive problem by learning separate visuomotor maps according to the unique visuo-proprioceptive demands of moving along each spatial axis. In this view, it is possible that the motor system prioritized adaptation along the horizontal and sagittal axes because such adaptation depends on more similar visuo-proprioceptive requirements compared to adaptive updating along the vertical axis which likely involves both a more profound reweighting process between vision and proprioception and the integration of vestibular inputs (Le Seac'h and McIntyre, 2007; Mars et al., 2003). Future studies comparing proprioceptively-based and visually-based visuomotor adaptation in the context of single and multiaxial visuomotor perturbations are required to elucidate these questions.

Visuomotor adaptation to a triaxial perturbation generalizes to novel spatial regions

We assessed, for the first time, the spatial generalization of a gradually introduced triaxial perturbation in a 3D virtual environment. While remaining unaware of the large visuo-proprioceptive discrepancy, subjects were able to generalize the novel visuomotor association to untrained regions of the workspace. As for the learning phase, the average level of spatial generalization was systematically smaller along the vertical than along the horizontal and sagittal axes. However, this between axis difference in spatial generalization reached significance for only one target.

Studies of spatial generalization have used a wide array of experimental paradigms. Several factors related to the reaching task features and training conditions seem to account for the differences in the magnitude of spatial generalization across studies (Ghahramani et al., 1996; Vetter et al., 1999; Pearson et al., 2010; Taylor and Ivry, 2013; Bédard and Song, 2013). The single study (Vetter et al., 1999) assessing spatial generalization in three-dimensional space used an experimental paradigm that differed from our protocol in several important respects. First, their study involved a translation shift of the visual feedback applied along a single axis (horizontal) of 3D space. Simultaneously processing spatial errors along the horizontal, sagittal and vertical axes in order to adapt movements to a triaxial visuomotor perturbation might represent a greater challenge for the motor system. Second, while we did not use any refresher visual feedback, Vetter and colleagues (1999) provided such feedback every three trials. Frequent reminder of the newly learned visuomotor association is used to prevent decay of learning and may enhance spatial generalization. Third, in their paradigm, the perturbation size was consistently smaller than in the present study. It has been suggested that perturbation size influence the stability of adaptation (Krakauer et al., 2005; Ruttle et al., 2016; Joiner et al., 2013). Although, our results do not allow dissociating the impact of these factors, they all likely contributed to the observed apparent smaller generalization magnitude in the present study compared to Vetter et al. (1999). Nevertheless, the overall significant changes in pointing behavior between the pre- and postexposure phases support and extend their main conclusion that the motor system can broadly generalize visuomotor adaptation of three-dimensional movements even when using a single learning target, i.e. when subjects are exposed to a highly localized visuomotor remapping.

Ghahramani et al. (1996) reported larger adaptive changes following adaptation to shifts in the horizontal axis compared to the sagittal axis, which was reflected in the following generalization. In contrast, the difference in the magnitude of spatial generalization across spatial axes reached significance for only one target along the vertical axis in this study. While this result appears inconsistent with the markedly smaller learning effect found along the vertical axis, the large variability measured along the vertical axis during all experimental phases and especially during the generalization test likely produced a shortfall in statistical

power. Reaching to visual target in the three-dimensional workspace generally increases endpoint variability compared to planar movements. In the present study, additional variability might also have resulted both from the attempt to simultaneously compensate for spatial errors introduced along each spatial axis over successive blocks of trials during the learning phase and also possibly from the gradual decay of learning during the generalization phase.

It is also plausible that the distance between the training and the generalization target explains, in part, the magnitude of generalization in the present study. Previous studies found a decaying pattern of generalization as distance between the learning and generalization targets increases (Ghahramani et al., 1996, Mattar and Ostry, 2007). Our study does not allow us to assess this possibility since all generalization targets were equidistant from the learning target along the horizontal, sagittal and vertical axes. Future studies of three-dimensional movements varying the nature and the size of the visuomotor perturbation as well as the spatial arrangements of the generalization targets are needed to better understand the process of visuomotor learning during natural unconstrained movements.

In conclusion, our exploratory study supports the idea that adapting three-dimensional movements might involve distinct processes according to the specific sensorimotor integration requirements of moving along each spatial axis. Furthermore, our findings indicated that the learning of a novel triaxial visuomotor association is not limited to the area of training. The superior parietal lobule might play a significant role in such adaptive mechanisms as neurons in this region displayed neural tuning along the distance, azimuth and elevation axes (Lacquaniti et al., 1995). Basal ganglia might also represent a neural substrate of such complex adaptive behavior given both its contribution to sensorimotor learning and its modular organization (Graybiel et al., 1994). Understanding the plasticity of the visuomotor system in situations that simulate the challenges of daily adaptations is of capital importance if we seek to elucidate processes underlying everyday motor actions, athletics performance or rehabilitation of movement disorders.

Acknowledgements

This work was supported by the Fondation GO in Quebec, Canada. We wish to thank Marcel Beaulieu, the engineer who provided expert technical assistance, as well as David Mongeon and Stéphanie Bergeron who helped us throughout this experiment.

References

Apker, G. A., Karimi, C. P., and Buneo, C. A. (2011). Contributions of vision and proprioception to arm movement planning in the vertical plane. *Neuroscience Letters*, 503(3), 186-190.

Berkinblit, M. B., Fookson, O. I., Smetanin, B., Adamovich, S. V. and Poizner, H. (1995). The interaction of visual and proprioceptive inputs in pointing to actual and remembered targets. *Experimental Brain Research*, 107(2), 326-330.

Biess, A., Liebermann, D. G. and Flash, T. (2007). A Computational Model for Redundant Human Three-Dimensional Pointing Movements: Integration of Independent Spatial and Temporal Motor Plans Simplifies Movement Dynamics. *The Journal of Neuroscience*, 27(48), 13045–13064.

Desmurget, M., Jordan, M., Prablanc, C. and Jeannerod, M. (1997). Constrained and unconstrained movements involve different control strategies. *Journal of Neurophysiology*, 77(3), 1644-1650.

Ghahramani, Z., Wolpert, D. M. and Jordan, M. I. (1996). Generalization to local remappings of the visuomotor coordinate transformation. *The Journal of Neuroscience*, 16(21), 7085-7096.

Ghilardi, M. F., Gordon, J. and Ghez, C. (1995). Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *Journal of Neurophysiology*, 73(6), 2535–2539.

Goodbody, S. J. and Wolpert, D. M. (1998). Temporal and amplitude generalization in motor learning. *Journal of Neurophysiology*, 79(4), 1825-1838.

Gordon, J., Ghilardi, M. F., Cooper, S. E. and Ghez, C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Experimental Brain Research*, 99(1), 112-130.

Graybiel, A. M., Aosaki, T., Flaherty, A. W. and Kimura, M. (1994). The basal ganglia and adaptive motor control. *Science*, 265(5180), 1826-1831.

Heuer, H. and Sülzenbrück, S. (2012). A progression of approximations to internal models of complex visuo-motor transformations. *Human Movement Science*, 31, 1056-1070.

Joiner, W. M., Brayanov, J. B. and Smith, M. A. (2013). The training schedule affects the stability, not the magnitude, of the interlimb transfer of learned dynamics. *Journal of Neurophysiology*, 110(4), 984-998.

Kagerer, F. A., Contreras-Vidal, J. L. and Stelmach, G. E. (1997). Adaptation to gradual as compared with sudden visuo-motor distortions. *Experimental Brain Research*, 115(3), 557-561.

Krakauer, J. W., Ghez, C. and Ghilardi, M. F. (2005). Adaptation to visuomotor transformations: consolidation, interference, and forgetting. *The Journal of Neuroscience*, 25(2), 473–478.

Krakauer, J. W., Ghilardi, M. F. and Ghez, C. (1999). Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nature Neuroscience*, 2(11), 1026-1031.

- Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M. F. and Ghez, C. (2000). Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *The Journal of Neuroscience*, 20(23), 8916–8924.
- Lacquaniti, F., Guigon, E., Bianchi, L., Ferraina, S. and Caminiti, R. (1995). Representing spatial information for limb movement: role of area 5 in the monkey. *Cerebral Cortex*, 5(5), 391-409.
- Le Seac'h, A. B. and McIntyre, J. (2007). Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neuroscience Letters*, 423(3), 211-215.
- Mars, F., Archambault, P. S. and Feldman, A. G. (2003). Vestibular contribution to combined arm and trunk motion. *Experimental Brain Research*, 150, 515-519.
- Mattar, A. A. G. and Ostry, D. J. (2007). Modifiability of Generalization in Dynamics Learning. *Journal of Neurophysiology*, 98(6), 3321–3329.
- Messier, J., Adamovich, S., Jack, D., Hening, W., Sage, J. and Poizner, H. (2007). Visuomotor learning in immersive 3D virtual reality in Parkinson's disease and in aging. *Experimental Brain Research*, 179(3), 457-474.
- Messier, J. and Kalaska, J. F. (1997). Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Experimental Brain Research*, 115(3), 469-478.
- Messier, J. and Kalaska, J. F. (1999). Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Experimental Brain Research*, 125, 139-152.
- Michel, C., Pisella, L., Prablanc, C., Rode, G. and Rossetti, Y. (2007). Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prisms. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(2), 341-350.

- Mongeon, D., Blanchet, P. and Messier, J. (2013). Impact of Parkinson's disease and dopaminergic medication on adaptation to explicit and implicit visuomotor perturbations. *Brain and Cognition*, 81(2), 271–282. doi : 10.1016/j.bandc.2012.12.001
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113.
- Pearson, T. S., Krakauer, J. W. and Mazzoni, P. (2010). Learning not to generalize: modular adaptation of visuomotor gain. *Journal of Neurophysiology*, 103(6), 2938-2952.
- Pine, Z. M., Krakauer, J. W., Gordon, J. and Ghez, C. (1996). Learning of scaling factors and reference axes for reaching movements. *Neuroreport*, 7(14), 2357-2361.
- Proske, U. (2005). What is the role of muscle receptors in proprioception? *Muscle Nerve*, 31, 780–787.
- Ruttle, J. E., Cressman, E. K., Marius't Hart, B. and Henriques, D. Y. (2016). Time course of reach adaptation and proprioceptive recalibration during visuomotor learning. *PLoS One*, 11(10), e0163695.
- Soechting, J. F. and Flanders, M. (1989). Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *Journal of Neurophysiology*, 62(2), 582-594.
- Taylor, J. A., Hieber, L. L. and Ivry, R. B. (2013). Feedback-dependent generalization. *Journal of Neurophysiology* 109(1), 202-215.
- Taylor, J. A. and Ivry, R. B. (2013). Context-dependent generalization. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. doi : 10.3389/fnhum.2013.00171
- Toma, S., Sciutti, A., Papaxanthis, C. and Pozzo, T. (2015). Visuomotor adaptation to a visual rotation is gravity dependent. *Journal of Neurophysiology*, 113(6), 1885-1895.
- van den Dobbelen, J. J., Brenner, E. and Smeets, J. B. (2003). Adaptation of movement endpoints to perturbations of visual feedback. *Experimental Brain Research*, 148(4), 471–481. doi:10.1007/s00221-002-1321-4

Vetter, P., Goodbody, S. J. and Wolpert, D. M. (1999). Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. *Journal of Neurophysiology*, 81(2), 935-939.

Vindras, P. and Viviani, P. (2002). Altering the visuomotor gain. Evidence that motor plans deal with vector quantities. *Experimental Brain Research*, 147(3), 280–295.
doi:10.1007/s00221-002-1211-9

Wolpert, D. M., Diedrichsen, J. and Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(12), 739-751.

Figures legend

Figure 1 : Representation of the experimental setup. Subjects sat on a chair while facing a plexiglass table with 3D glasses. Targets and trajectories reconstitutions appeared in the 3D virtual environment below the plexiglass. In the starting position, subjects had their fingertip on the right side of their hip.

Figure 2 : Representation of the experimental protocol (A) and targets' location in the 3D space (B). The “L” target represents the learning target used during all phases of the experiment, while target 1 through 6 are the targets for the generalization test.

Figure 3 : Mean 3D errors for the baseline, adaptation and after-effect phases. The error bars represent the standard error of the mean

Figure 4: Mean signed errors for the baseline, adaptation and after-effect phases for the horizontal, sagittal and vertical axes. Error bars represent the standard error of the mean.

Figure 5 : Mean variability for the baseline block and the last learning block (block #9). Error bars represent the standard error of the mean.

Figure 6 : Mean signed errors for the generalization test. Pre-adaptation and post-adaptation errors are represented for the horizontal axis (A), sagittal axis (B) and vertical axis (C). The small dotted line represent the magnitude of the visuomotor perturbation for the axis.

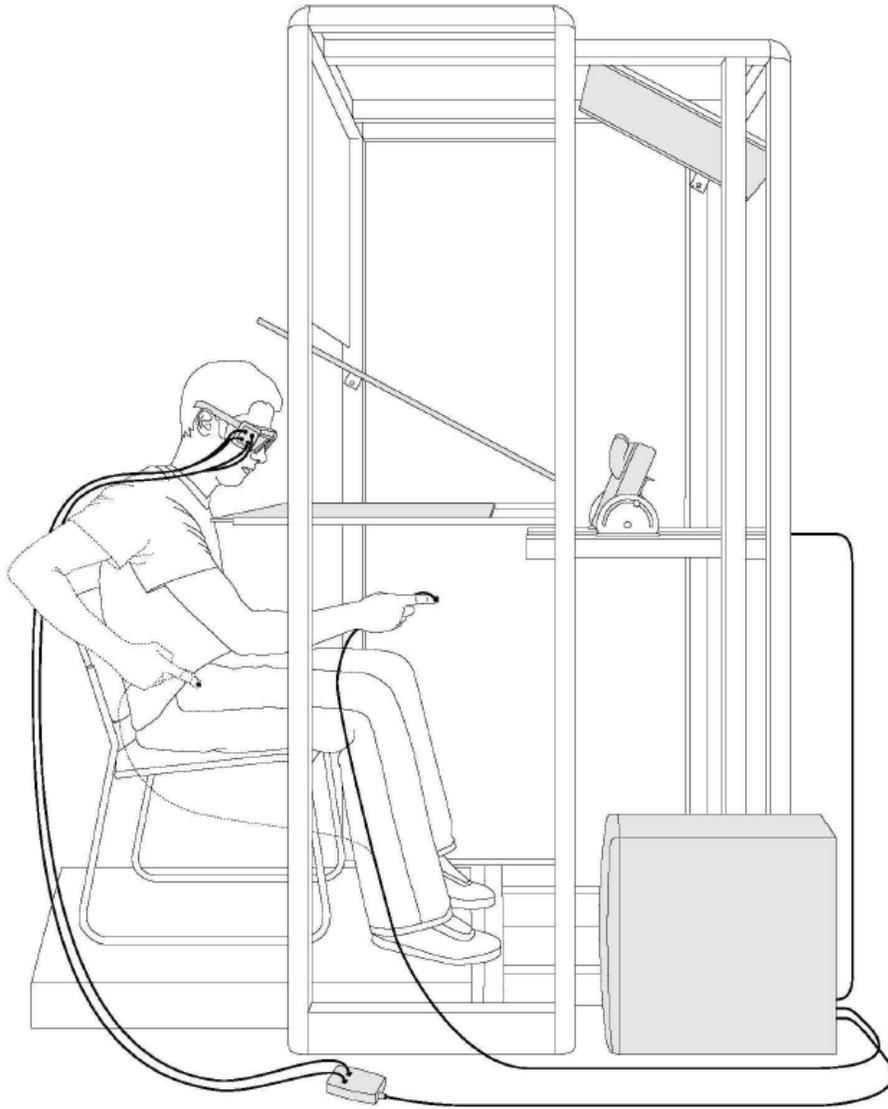
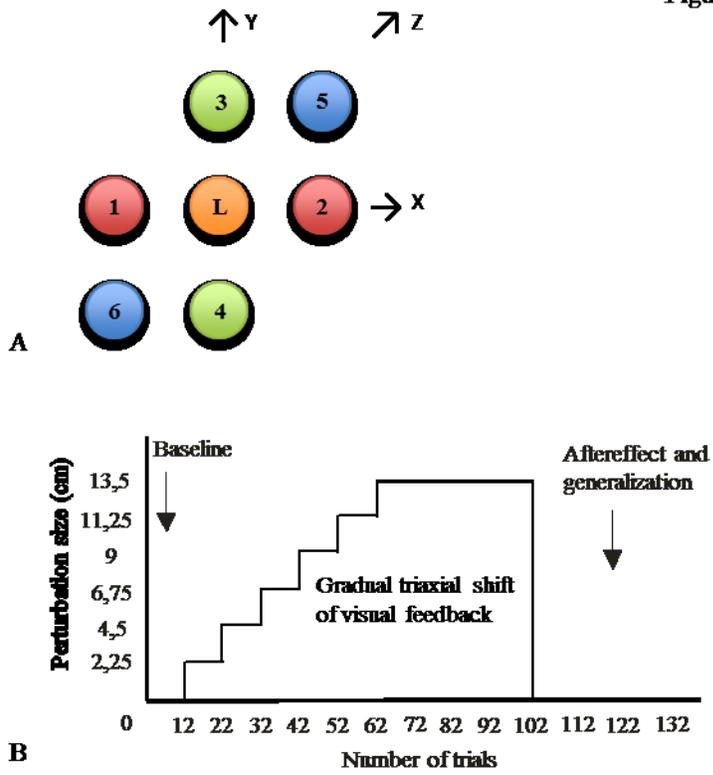


Figure 1

Figure 2



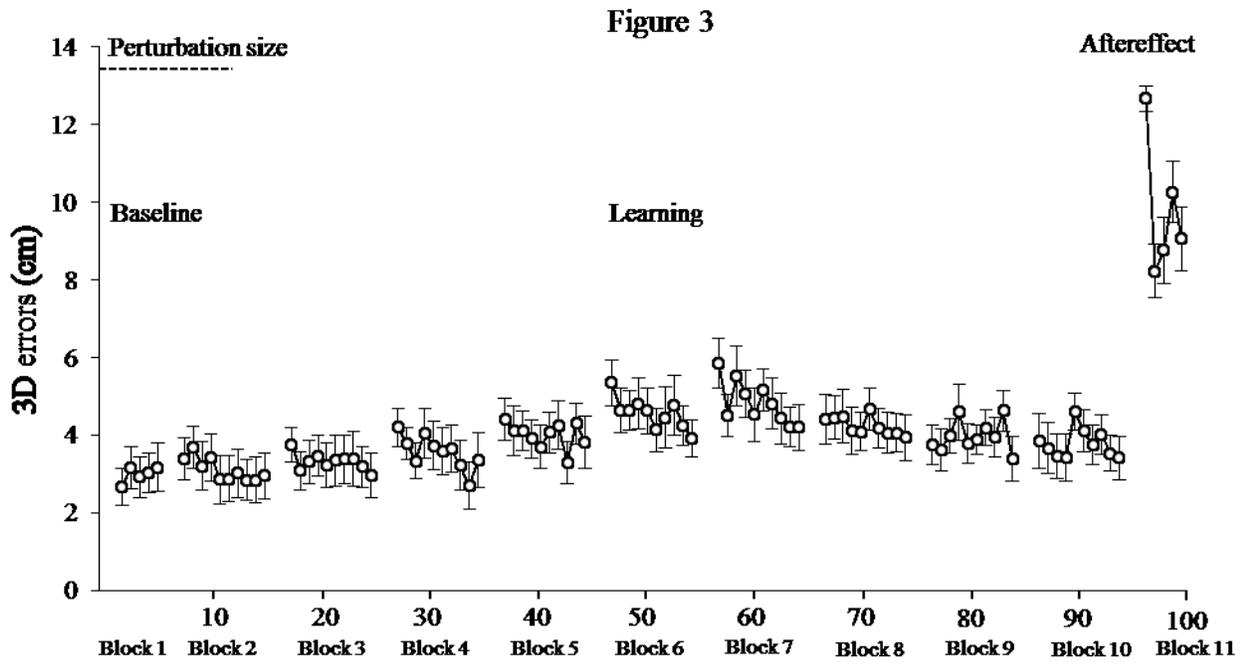


Figure 4

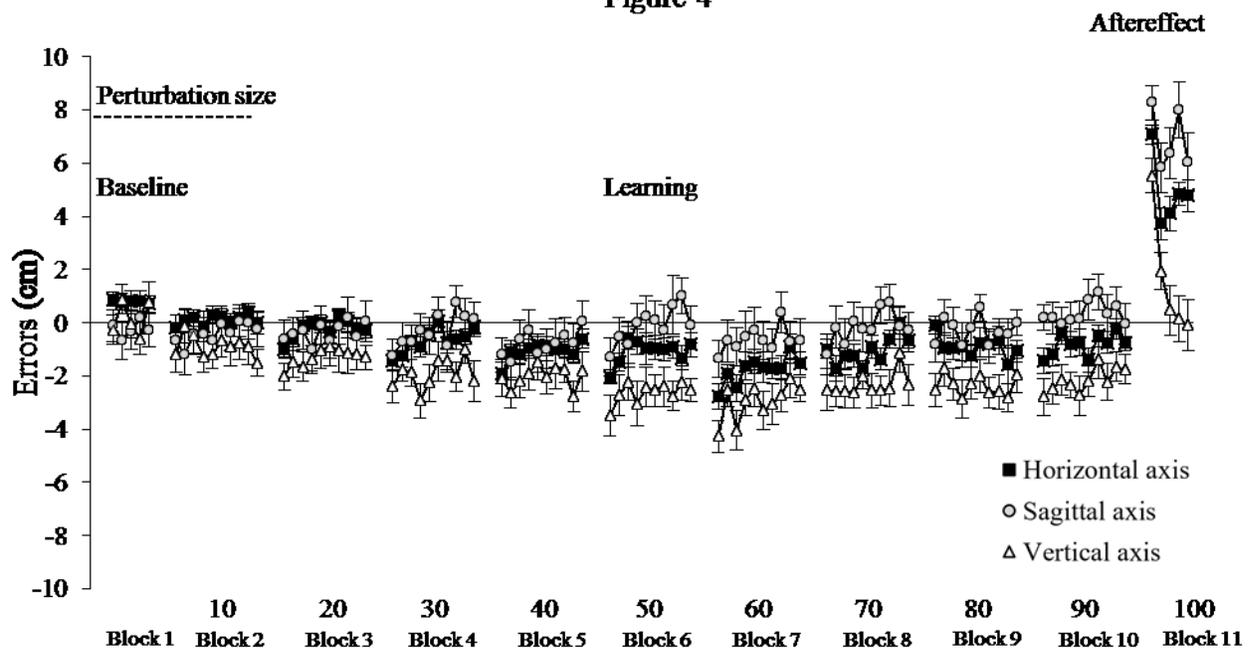


Figure 5

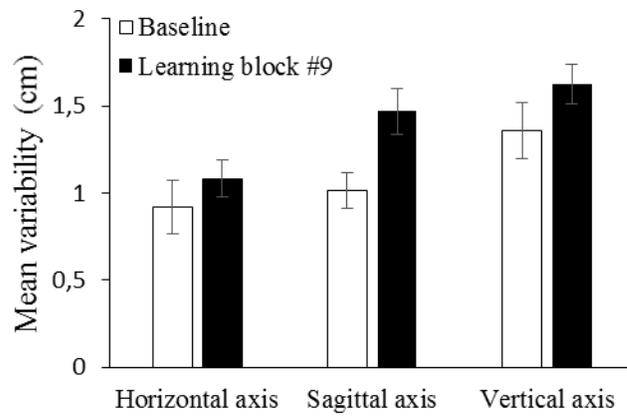
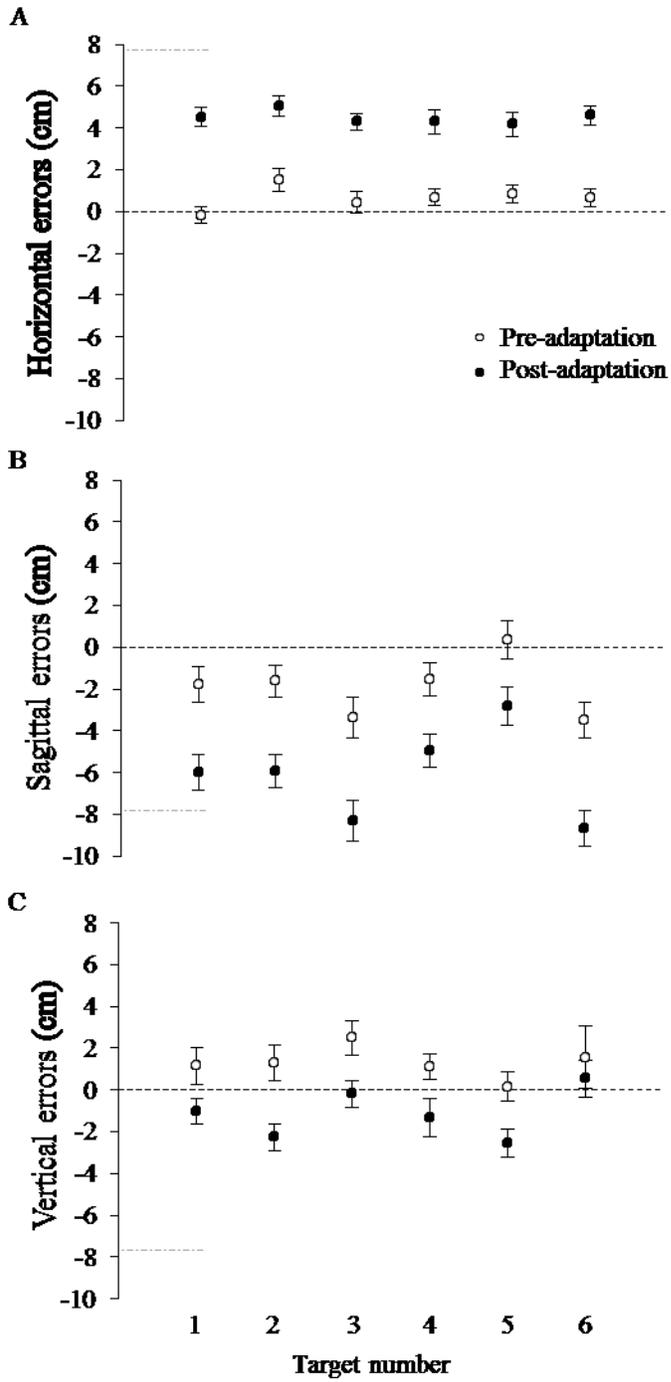


Figure 6



Chapitre 3 : Discussion générale

L'objectif de ce mémoire était d'explorer l'adaptation motrice et la généralisation spatiale d'une perturbation visuomotrice triaxiale dans un environnement 3D. Nous avons évalué l'adaptation à une translation tridimensionnelle de la rétroaction visuelle de la main ainsi que la généralisation de cette adaptation à six nouvelles positions dans l'espace tridimensionnel. Les principaux résultats de cette étude révèlent que les participants adaptent leurs mouvements aux trois composantes de la perturbation triaxiale au cours des essais successifs. Nos résultats concordent avec l'hypothèse que nous avons émise à l'effet que le décours temporel de cette adaptation présente des différences entre les axes de l'espace. L'adaptation aux composantes horizontale et sagittale de la perturbation triaxiale est similaire, tandis que l'adaptation à la composante verticale est plus tardive et moins importante. Ces différences sont particulièrement manifestes lorsque la perturbation est retirée, lors du test post-adaptation. L'effet consécutif à la perturbation le long de l'axe vertical est significativement plus petit par rapport aux axes horizontal et sagittal. Néanmoins, les sujets ont généralisé cette adaptation à toutes les régions de l'espace évaluées, et ce indépendamment de la position spatiale de chacune des cibles. Conformément à notre hypothèse, la généralisation est, en moyenne, plus grande pour l'axe sagittal et l'axe horizontal que pour l'axe vertical. Cependant, nous avons atteint le niveau de signification pour une cible. Ces résultats novateurs soulignent l'importance d'élaborer des tâches expérimentales qui s'apparentent aux actions motrices naturelles de la vie de tous les jours.

4.1. L'adaptation et la généralisation spatiale à une perturbation visuomotrice sont fortement influencées par le contexte

Les protocoles employés dans la littérature ont utilisé une variété de paramètres qui influencent les résultats obtenus et soulignent l'importance du contexte dans l'adaptation motrice et la généralisation spatiale. À notre connaissance, seule l'étude de Vetter et al. (1999) a investigué la généralisation spatiale d'une translation visuomotrice à l'aide de mouvements sans contrainte dans l'espace 3D. Comme eux, nous avons observé un patron de généralisation

dans toutes les régions de l'espace explorées. Par contre, la généralisation est, en moyenne, plus faible le long de l'axe vertical, particulièrement pour une des cibles situées le long de l'axe vertical, reflétant les décours d'adaptation différents observés pour les axes de l'espace.

Nous disposons de peu de connaissances sur la généralisation d'une translation visuomotrice. L'étude de Taylor et Ivry (2013), réalisée en contexte 2D, a employé un nombre limité de cibles de généralisation et n'a analysé qu'une composante axiale. Il apparaît néanmoins que la généralisation est plus grande pour une cible disposée le long d'un même axe que la cible d'entraînement et la position de départ que pour des cibles qui dévient de cet axe. Une autre étude en 2D (Ghahramani, Wolpert et Jordan, 1995, Mattar et Ostry, 2007) avait observé un patron de généralisation où la taille de la généralisation diminuait en s'éloignant de la cible d'entraînement et du sujet. De plus, la généralisation était plus grande lors de l'expérience comportant une perturbation uniaxiale le long de l'axe horizontal que lorsque l'expérience imposait une perturbation le long de l'axe sagittal. Ces résultats suggèrent que la généralisation détériore à travers l'espace et, possiblement, lors de déviations axiales de la position de la cible d'entraînement. Or, les résultats obtenus en 3D par Vetter et al. (1999) suggèrent qu'il en est autrement.

Vetter et al. (1999) ont suggéré que les différences observées entre cette étude et celle de Ghahramani et al. (1996) pourraient être dues à deux facteurs. Le premier est la contrainte sur le mouvement imposée lors des mouvements 2D, comparativement aux mouvements 3D réalisés sans contrainte. Conformément aux résultats obtenus par Vetter et al. (1999), dans notre étude, les sujets réalisaient des mouvements sans contrainte dans l'espace 3D et ont généralisé l'adaptation visuomotrice dans l'ensemble de l'espace exploré. Comme nos résultats présentent plusieurs similarités avec ceux de Vetter et ses collègues, il est possible que la contrainte imposée lors de mouvements planaires constitue un paramètre important du contexte qui influence la généralisation spatiale d'une adaptation visuomotrice. De plus, nos résultats suggèrent que la généralisation le long de l'axe horizontal et sagittal était semblable en taille et à travers l'espace, une autre différence importante des résultats de Ghahramani et al. (1996). Les similarités observées entre notre étude et celle de Vetter et ses collègues, malgré l'emploi d'une perturbation triaxiale dans notre expérience, pourraient suggérer que les

différences observées entre les études 2D et 3D sont partiellement attribuables à des processus distincts selon les composantes dimensionnelles de la tâche (Berkinblit et al., 1995; Desmurget et al., 1997).

Vetter et al. (1999) ont suggéré que le contrôle de la position de départ, un élément connu pour influencer l'adaptation et la généralisation en contexte bidimensionnel (Baraduc et Wolpert, 2002, Wu et Smith, 2013), constitue le second facteur de différence entre les résultats des deux études. Dans notre protocole et celui de Vetter et al. (1999), les sujets devaient revenir à la même position de départ tout au long de l'expérience, tandis que dans l'étude de Ghahramani, Wolpert et Jordan (1995), la position de départ était changeante. Krakauer et al. (2000) ont suggéré que les mouvements sont planifiés comme un vecteur entre la position initiale de la main et la position terminale désirée. À cet effet, le contrôle de la position de départ pourrait influencer considérablement l'adaptation, comparativement à lorsque la position change et, incidemment, change la trajectoire de mouvement réalisé à chaque essai. De plus, des biais directionnels différents s'observent lorsque la position de départ est située dans l'un ou l'autre des hémispaces, c'est-à-dire des différents côtés de la médiane corporelle (Ghilardi et al., 1994; Gordon, Ghilardi, Cooper et Ghez, 1994). La médiane corporelle constitue un repère proprioceptif important qui aurait pu avoir une incidence sur la détection de la perturbation et réduire la compensation à la perturbation (Cressman et Henriques, 2009). Le fait que les cibles de généralisation dans notre étude étaient situées des deux côtés et que certaines nécessitaient donc de traverser d'un hémiespace à l'autre souligne d'autant plus l'ampleur de la généralisation observée. Le contrôle de la position de départ constituerait un élément du contexte important pour l'adaptation et le remodelage de la carte visuomotrice (Krakauer et al., 2000), en ce sens, nos résultats et ceux de Vetter et al. (1999), en comparaison à ceux de Ghahramani, Wolpert et Jordan (1996) suggèrent qu'il s'agit d'un facteur qui influence de façon importante l'étendue de la généralisation spatiale de l'adaptation à une translation.

Lors de la généralisation spatiale à la suite d'une adaptation dynamique, la généralisation spatiale est intrinsèquement liée aux patrons d'activations musculaires, suggérant que celle-ci est davantage centrée sur un modèle articulaire (Donchin, Francis et

Shadmehr, 2003; Hwang, Donchin, Smith et Shadmehr, 2003; Mattar et Ostry, 2007; Thoroughman et Taylor, 2005). Ces résultats ont aussi été observés pour la généralisation spatiale à la suite d'une rotation visuomotrice en environnement 2D (Heuer et Hegele, 2011; Krakauer et al., 2000; Laurent, Sillan et Prablanc, 2011). Les études de la généralisation spatiale à la suite d'une translation en contexte 2D et 3D suggèrent une généralisation plus large et non restreinte aux patrons d'activations musculaires visités lors de l'adaptation (Ghahramani, Wolpert et Jordan, 1995; Vetter et al., 1999). Ainsi, bien que les mouvements de la généralisation nécessitent un changement du patron d'activations musculaires, la nouvelle association sensorimotrice est appliquée.

De plus, la translation ne nécessiterait pas un grand nombre de cibles d'entraînement, contrairement à la rotation qui nécessite une plus grande expérience de l'espace (Krakauer et al., 2000). À cet effet, nos résultats montrent une généralisation d'une taille, en moyenne, semblable à l'effet consécutif : si la généralisation d'une translation visuomotrice en contexte 3D dépend de l'implication articulaire, la taille de la généralisation aurait été moindre, particulièrement pour les cibles qui traversent la médiane corporelle et celles qui impliquent un mouvement de plus grande amplitude. Or, nos résultats soutiennent les observations précédentes à l'effet que la généralisation spatiale à la suite de l'adaptation à une translation visuomotrice réalisée sur une seule cible s'étend à l'ensemble de l'espace adjacent, indépendamment de la concordance entre la direction du mouvement entraîné (Vetter et al., 1999). En ce sens, notre étude supporte certaines observations des études 2D qui ont suggéré que la généralisation d'une adaptation visuomotrice à un gain ou une translation n'est pas restreinte aux mouvements faisant appel aux mêmes synergies musculaires que le mouvement entraîné (Ghahramani, Wolpert et Jordan, 1995; Pine, Krakauer, Gordon et Ghez, 1996).

De plus, ces observations concordent avec l'hypothèse selon laquelle le remodelage de la carte visuomotrice opèrerait davantage selon un modèle centré sur les yeux, telle que proposée par d'autres études menées dans l'espace 3D (McIntyre, Stratta et Lacquaniti, 1997; van den Dobbelen, Brenner et Smeets, 2003). Dans notre étude, la disposition des cibles de généralisation impliquait d'importantes variations du mouvement, les sujets devant pointer le long des trois axes de l'espace. Les sujets généralisaient à l'ensemble des cibles, or certaines

cibles nécessitaient des synergies musculaires différentes, particulièrement pour appliquer la nouvelle association sensorimotrice. Si le remodelage de la carte visuomotrice opérait sur un modèle articulaire, des différences s’observeraient entre les cibles présentant d’importantes variations articulaires, notamment les deux cibles situées le long de l’axe horizontal de part et d’autre de la médiane corporelle. Ainsi, le fait que les sujets aient généralisé à l’ensemble des cibles indépendamment des patrons articulaires des mouvements concorde avec l’hypothèse que la carte visuomotrice soit intrinsèquement centrée au niveau des yeux.

4.2 Les axes de l’espace seraient traités par des processus distincts

Il a été suggéré que l’amplitude et la direction sont planifiées à travers des processus neuronaux distincts (Gordon et al., 1994). Une observation fréquente dans les études en 2D soutenant cette théorie repose sur la plus grande variabilité de l’erreur le long de l’axe sagittal en comparaison à l’axe horizontal (Gordon et al., 1994; Messier et Kalaska, 1997, Vindras et Viviani 1998). Nos résultats indiquent aussi une variabilité plus grande pour l’axe sagittal que pour l’axe horizontal, bien que les erreurs soient de taille similaire tout au long de l’adaptation, renforçant l’idée de processus distincts le long de ces deux axes. Dans une tâche visant à évaluer les processus de planification des mouvements en 3D, Berkinblit et ses collègues (1995) avaient d’ailleurs observé une variabilité plus faible le long de l’axe horizontal comparativement aux axes sagittaux et verticaux, et ce même lors de conditions visuelles où la taille des erreurs était la même le long des axes. Ces éléments suggèrent que la variabilité des erreurs le long de chacun des axes reflète les processus distincts qui opèrent de façon distincte pour chaque axe, et non pas une différence dans le niveau d’adaptation atteint.

Ces résultats s’ajoutent à ceux obtenus dans des contextes bidimensionnels quant à la théorie de l’encodage vectoriel (Ghilardi, Gordon, et Ghez, 1995; Krakauer et al., 2000; Vindras et Viviani, 1998). L’ajout de la composante verticale permet d’étendre notre compréhension de ces processus et la transposition de ces résultats en contexte 3D. À cet effet, nous avons observé de plus grandes erreurs lors de l’adaptation le long de l’axe vertical en comparaison à l’axe horizontal et à l’axe sagittal. Ces différences ont mené à un effet consécutif significativement inférieur le long de cet axe comparativement aux autres,

suggérant une adaptation moins persistante. Ces observations suggèrent que des processus distincts opèrent aussi pour l'axe vertical. Berkinblit et al. (1995) ont comparé différentes modalités de rétroaction visuelle et ont observé que la taille des erreurs le long de l'axe sagittal et de l'axe horizontal est grandement influencée par celles-ci. Lorsque les sujets réalisaient des mouvements d'atteinte manuelle les yeux fermés, les erreurs étaient très grandes pour l'axe sagittal et l'axe vertical (4.76 cm et 5 cm), tandis que l'axe horizontal affichait une petite erreur (1.27 cm). Puisque les sujets n'ont aucune vision, la précision des mouvements dépend uniquement de l'intégration des informations sensorielles et reflète donc ces processus. Berkinblit et al. (1995) ont alors suggéré que les axes de l'espace relèvent de processus neuronaux distincts. Bien que nos résultats n'aient pas fait l'examen précis des processus neuronaux, les différences que nous observons entre les axes concordent avec cette hypothèse. En effet, la performance équivalente le long des trois axes lors de la phase préadaptation suggère que les différences observées sont dues à des processus distincts entre les axes, et non à des difficultés des sujets à utiliser la rétroaction visuelle dans l'espace 3D le long de l'axe vertical, à localiser précisément la cible le long de l'axe vertical, ou encore à des différences quant au processus de mémorisation de la cible dans l'espace virtuel 3D. Si tel était le cas, l'axe vertical aurait affiché des différences dans la taille des erreurs ou la variabilité en comparaison aux deux autres axes dès la phase pré-adaptation. Or, les différences entre l'axe vertical et les axes horizontal et sagittal apparaissent progressivement au cours de la phase d'adaptation, renforçant l'idée de processus neuronaux distincts. Une explication alternative serait que le SNC soit moins sensible aux changements de petite taille le long de l'axe vertical.

L'examen visuel des figures de la généralisation et de la taille moyenne des erreurs montre une importante généralisation, similaire à la taille de l'effet consécutif, et suggère que la généralisation était plus grande pour l'axe horizontal et sagittal que pour l'axe vertical. Ces différences n'atteignent cependant pas le seuil de signification. Ainsi, deux différences ont atteint le seuil de signification. La première, la variabilité plus faible le long de l'axe horizontal, reflète les résultats observés lors de la phase d'adaptation. Cette plus grande stabilité le long de l'axe horizontal suggère que la généralisation était plus forte le long de cet axe, reflétant une adaptation plus grande ou, à tout le moins, plus stable. L'utilisation d'un test

de généralisation sous forme d'un transfert d'effet consécutif peut, à cet effet, avoir influencé la taille de la généralisation à la baisse (Baraduc et Wolpert, 2002; Wang et Sainburg, 2005). Par ailleurs, l'utilisation de cibles mémorisées dans un espace virtuel 3D constitue un facteur important d'augmentation de la variabilité et de la taille des erreurs (Berkinblit et al, 1995; Soechting et Flanders, 1989). Ainsi, il est possible que la variabilité relativement grande que nous avons obtenue ait prévenu l'apparition de différences statistiques et que les différences entre les axes lors de la généralisation soient bien réelles, bien que celles-ci ne soient pas significatives. L'utilisation de protocoles favorisant une plus grande précision et une plus faible variabilité, notamment via l'augmentation du nombre d'essais dans chacune des phases ou l'utilisation d'un test de généralisation utilisant des essais avec perturbation (Krakauer et al., 2000), permettrait d'étudier davantage ces différences.

La seule différence observée entre les axes portait sur une seule cible, la cible la plus basse dans l'espace. La perturbation employée demandait aux sujets de pointer plus bas dans l'espace afin de contrer la transformation de la rétroaction visuelle. Ainsi, l'application de la correction pour la perturbation sur cette cible de généralisation impliquait une position finale près du genou du sujet. Comme l'adaptation était de nature implicite, il est possible que l'information additionnelle en raison de la grande proximité entre la position finale et la position du corps des sujets ait diminué la généralisation le long de l'axe vertical pour cette cible.

4.3 Limites de l'étude et pistes de recherches futures

Cette étude exploratoire permet de voir que l'adaptation à une perturbation triaxiale se généralise le long des trois axes et dans toutes ses composantes. En 2D, Ghahramani, Wolpert et Jordan (1996) ont observé une généralisation plus grande près de la cible d'apprentissage, diminuant lorsque la distance augmentait. Or, notre étude ne permet pas d'observer l'étendue du patron de généralisation dans l'espace et, s'il y a lieu, le patron de diminution de la généralisation en fonction de la distance de la cible. Il serait donc pertinent que, lors d'études ultérieures en 3D, des protocoles utilisent des cibles disposées le long des axes à différentes distances de la cible d'entraînement. Une telle modalité permettrait de mieux comprendre

l'étendue de la généralisation dans l'espace ainsi que l'émergence possible de différences entre les axes en fonction de la distance.

Le nombre de cibles employé lors de l'adaptation visuomotrice influence de façon importante l'adaptation et la généralisation à une rotation visuomotrice. (Krakauer et al., 2000; Neva et Henriques, 2013). Cependant, l'effet de ce paramètre sur la généralisation d'une translation visuomotrice n'a pas encore été étudié. L'utilisation de plusieurs cibles lors de l'adaptation procure une expérience plus variée de l'espace, ce qui pourrait influencer favorablement la généralisation. Il s'agirait donc d'un paramètre à considérer dans de futures études sur l'adaptation et la généralisation de translations visuomotrices.

Ghahramani et Wolpert (1997) ont suggéré que le SNC emploie une stratégie de décomposition modulaire afin de simplifier les tâches visuomotrices pour leur apprentissage. Il est possible que le SNC simplifie la tâche en employant une stratégie de décomposition modulaire afin de prioriser certains axes afin d'améliorer rapidement la performance, causant des taux d'adaptation différents selon les axes. À l'inverse, il est possible que les perturbations triaxiales, à l'image de l'expérience motrice dans la vie quotidienne, soient plus simples à traiter en raison de leur proximité aux mouvements naturels. Des études futures comparant l'adaptation dans l'environnement tridimensionnel utilisant des perturbations soit uniaxiales, soit biaxiales ou triaxiales permettraient de comparer les caractéristiques de ces différentes perturbations. De plus, l'étude de perturbations uniaxiales le long de chacun des axes de l'espace permettrait de mieux comprendre s'il existe réellement des différences dans le traitement des mouvements le long de ces axes par le SNC, ou si les différences observées émergent plutôt lors du traitement simultané des axes. Bédard et Song (2013) ont observé que les demandes attentionnelles influencent la généralisation. Il est possible que la demande attentionnelle soit supérieure lorsque la perturbation est appliquée le long de plusieurs axes simultanément.

Conclusion

Les capacités adaptatives telles que l'adaptation et la généralisation spatiale sont essentielles à la vie de tous les jours. Bien que le contexte représente une influence importante, peu d'études se sont intéressées aux processus d'adaptation et de généralisation à la suite de l'exposition à une perturbation triaxiale. L'étude présentée dans ce mémoire visait donc à explorer ce territoire encore méconnu afin de mieux comprendre certains des paramètres de l'adaptation à une perturbation visuomotrice triaxiale et sa généralisation spatiale dans un contexte tridimensionnel. Nous avons observé des différences entre l'axe horizontal, sagittal et vertical quant au décours temporel de l'adaptation et ces différences ont persisté lors de l'effet consécutif. Le test de généralisation révèle que les sujets ont généralisé la nouvelle association sensorimotrice à l'ensemble des régions visitées. Nos résultats révèlent, en moyenne, des différences entre les axes pour la généralisation, bien que ces différences ne sont généralement pas significatives statistiquement. Nos résultats suggèrent que les trois axes de l'espace 3D présentent des différences importantes, reflétant des processus neuronaux distincts lors de l'adaptation à une perturbation triaxiale. Qui plus est, ceux-ci suggèrent que le contexte a une influence importante sur l'adaptation et la généralisation spatiale.

Considérant le nombre limité d'études réalisées en contexte tridimensionnel, particulièrement les études utilisant une perturbation triaxiale, nos résultats apportent une contribution significative afin de mieux comprendre les processus de planification, d'adaptation et de généralisation des mouvements. Malgré une diversité de protocoles expérimentaux, de nombreux paramètres restent encore à éclaircir, le contexte tridimensionnel en faisant partie. Un défi important de la neuroscience du mouvement est précisément de mieux comprendre les processus à l'œuvre lors des tâches quotidiennes afin que les connaissances acquises et les théories élaborées puissent être utilisées dans la pratique, notamment dans les domaines du sport et de la réadaptation (Wolpert, Diedrichsen et Flanagan, 2011, p. 749). Comme Wolpert, Diedrichsen et Flanagan (2011), nous estimons que la mesure du succès des recherches en neuroscience du mouvement sera précisément cette capacité à saisir le quotidien et à le traduire dans des avancées concrètes dans les milieux de pratique, et ce dans une diversité de milieu et de populations.

Bibliographie

- Apker, G. A., Karimi, C. P. et Buneo, C. A. (2011). Contributions of vision and proprioception to arm movement planning in the vertical plane. *Neuroscience Letters*, 503(3), 186-190.
- Baraduc, P. et Wolpert, D. (2002). Adaptation to a visuomotor shift depends on the starting posture. *Journal of Neurophysiology*, 88, 973-981.
- Bédard, P. et Song, J. H. (2013). Attention modulates generalization of visuomotor adaptation. *Journal of Vision*, 13(12), 12.
- Berkinblit, M. B., Fookson, O. I., Smetanin, B., Adamovich, S. V. et Poizner, H. (1995). The interaction of visual and proprioceptive inputs in pointing to actual and remembered targets. *Experimental Brain Research*, 107(2), 326-330.
- Biess, A., Liebermann, D. G. et Flash, T. (2007). A computational model for redundant human three-dimensional pointing movements: Integration of independent spatial and temporal motor plans simplifies movement dynamics. *The Journal of Neuroscience*, 27(48), 13045-13064.
- Cressman, E. K. et Henriques, D. Y. P. (2015). Generalization patterns for reach adaptation and proprioceptive recalibration differ following visuomotor learning. *Journal of Neurophysiology*, 114, 354-365.
- Desmurget, M. et Grafton, S. (2000). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(11), 423-431.
- Desmurget, M., Jordan, M., Prablanc, C. et Jeannerod, M. (1997). Constrained and unconstrained movements involve different control strategies. *Journal of Neurophysiology*, 77(3), 1644-1650.
- Donchin, O., Francis, J. T. et 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*, 23(27), 9032-9045.
- Ghahramani, Z., Wolpert, D. M. et Jordan, M. I. (1996). Generalization to local remappings of the visuomotor coordinate transformation. *The Journal of Neuroscience*, 16(21), 7085-7096.
- Ghez, C., Scheidt, R. et Heijink, H. (2007). Different learned coordinate frames for planning trajectories and final positions in reaching. *Journal of Neurophysiology*, 98(6), 3614-3626.

- Ghilardi, M. F., Gordon, J. et Ghez, C. (1995). Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *Journal of Neurophysiology*, 73(6), 2535–2539.
- Goodbody, S. J. et Wolpert, D. M. (1998). Temporal and amplitude generalization in motor learning. *Journal of Neurophysiology*, 79(4), 1825-1838.
- Gordon, J., Ghilardi, M. F., Cooper, S. E. et Ghez, C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Experimental Brain Research*, 99(1), 112-130.
- Graybiel, A. M., Aosaki, T., Flaherty, A. W. et Kimura, M. (1994). The basal ganglia and adaptive motor control. *Science*, 265(5180), 1826-1831.
- Heuer, H. et Hegele, M. (2011). Generalization of implicit and explicit adjustments to visuomotor rotations across the workspace in younger and older adults. *Journal of Neurophysiology*, 106(4), 2078-2085.
- Heuer, H. et Sülzenbrück, S. (2012). A progression of approximations to internal models of complex visuo-motor transformations. *Human Movement Science*, 31, 1056-1070.
- Huang, V. S., Haith, A., Pietro, M. et Krakauer, J. W. (2011). Rethinking motor learning and savings in adaptation paradigms: Model-free memory for successful actions combines with internal models. *Neuron*, 70(4), 787-801.
- Hwang, E. J., Donchin, O., Smith, M. A. et Shadmehr, R. (2003). A gain-field encoding of limb position and velocity in the internal model of arm dynamics. *PLoS Biology*, 1(2), 209-220.
- Hwang, E. J., Smith, M. A. et Shadmehr, R. (2006). Dissociable effects of the implicit and explicit memory systems on learning control of reaching. *Experimental Brain Research*, 173(3), 425-437.
- Imamizu, H., Uno, Y. et Kawato, M. (1995). Internal representations of the motor apparatus: implications from generalization in visuomotor learning. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21(5), 1174-1198.
- Joiner, W. M., Brayanov, J. B. et Smith, M. A. (2013). The training schedule affects the stability, not the magnitude, of the interlimb transfer of learned dynamics. *Journal of Neurophysiology*, 110(4), 984-998.
- Kagerer, F. A., Contreras-Vidal, J. L. et Stelmach, G. E. (1997). Adaptation to gradual as compared with sudden visuo-motor distortions. *Experimental Brain Research*, 115(3), 557-561.
- Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6), 718-727.

- Keisler, A. et Shadmehr, R. (2010). A shared resource between declarative memory and motor memory. *The Journal of Neuroscience*, 30(44), 14817-14823.
- Kording, K. P., Tenenbaum, J. B. et Shadmehr, R. (2007). The dynamics of memory as a consequence of optimal adaptation to a changing body. *Nature Neuroscience*, 10(6), 779-786.
- Krakauer, J. W. (2009). Motor learning and consolidation: the case of visuomotor rotation. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 629, 405-421.
- Krakauer, J. W., Ghez, C. et Ghilardi, M. F. (2005). Adaptation to visuomotor transformations: consolidation, interference, and forgetting. *The Journal of Neuroscience*, 25(2), 473-478
- Krakauer, J. W., Ghilardi, M. F. et Ghez, C. (1999). Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nature Neuroscience*, 2(11), 1026-1031.
- Krakauer, J. W. et Mazzoni, P. (2011). Human sensorimotor learning: adaptation, skill and beyond. *Current Opinion in Neurobiology*, 21(4), 636-644.
- Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M. F. et Ghez, C. (2000). Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *The Journal of Neuroscience*, 20(23), 8916-8924.
- Lacquaniti, F., Guigon, E., Bianchi, L., Ferraina, S. et Caminiti, R. (1995). Representing spatial information for limb movement: role of area 5 in the monkey. *Cerebral Cortex*, 5(5), 391-409.
- Laurent, D., Sillan, O. et Prablanc, C. (2011). Generalization properties of a “saccadic-like” hand-reaching adaptation along a single degree of freedom. *Experimental Brain Research*, 216(4), 609-620.
- Le Seac’h, A. B. et McIntyre, J. (2007). Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neuroscience Letters*, 423(3), 211-215.
- Magescas, F. et Prablanc, C. (2006). A joint-centred model accounts for movement curvature and spatial variability. *Neuroscience Letters*, 403(1), 114-118.
- Malfait, N. (2004). Is interlimb transfer of force-field adaptation a cognitive response to the sudden introduction of load? *The Journal of Neuroscience*, 24(37), 8084-8089.
- Malfait, N. (2005). Generalization of motor learning based on multiple field exposures and local adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 93(6), 3327-3338.
- Mars, F., Archambault, P. S. et Feldman, A. G. (2003). Vestibular contribution to combined arm and trunk motion. *Experimental Brain Research*, 150, 515-519.

- Mattar, A. A. G. et Ostry, D. J. (2007). Modifiability of generalization in dynamics learning. *Journal of Neurophysiology*, 98(6), 3321-3329.
- Mattar, A. A. G. et Ostry, D. J. (2010). Generalization of dynamics learning across changes in movement amplitude. *Journal of Neurophysiology*, 104(1), 426-438.
- Mazzoni, P. (2006). An Implicit Plan Overrides an Explicit Strategy during Visuomotor Adaptation. *The Journal of Neuroscience*, 26(14), 3642–3645.
- Messier, J., Adamovich, S., Jack, D., Hening, W., Sage, J. et Poizner, H. (2007). Visuomotor learning in immersive 3D virtual reality in Parkinson's disease and in aging. *Experimental Brain Research*, 179(3), 457-474.
- Messier, J. et Kalaska, J. F. (1997). Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Experimental Brain Research*, 115(3), 469-478.
- Messier, J. et Kalaska, J. F. (1999). Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Experimental Brain Research*, 125, 139-152.
- Michel, C., Pisella, L., Prablanc, C., Rode, G. et Rossetti, Y. (2007). Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prisms. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(2), 341-350.
- Mongeon, D., Blanchet, P. et Messier, J. (2013). Impact of Parkinson's disease and dopaminergic medication on adaptation to explicit and implicit visuomotor perturbations. *Brain and Cognition*, 81(2), 271-282.
- Neva, J. L. et Henriques, D. Y. P. (2013). Visuomotor adaptation and generalization with repeated and varied training. *Experimental Brain Research*, 226(3), 363–372.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113.
- Pearson, T. S., Krakauer, J. W. et Mazzoni, P. (2010). Learning not to generalize: modular adaptation of visuomotor gain. *Journal of Neurophysiology*, 103(6), 2938-2952.
- Pine, Z. M., Krakauer, J. W., Gordon, J. et Ghez, C. (1996). Learning of scaling factors and reference axes for reaching movements. *Neuroreport*, 7(14), 2357-2361.
- Proske, U. (2005). What is the role of muscle receptors in proprioception? *Muscle Nerve*, 31, 780–787.
- Ruttle, J. E., Cressman, E. K., Marius't Hart, B. et Henriques, D. Y. (2016). Time course of reach adaptation and proprioceptive recalibration during visuomotor learning. *PLoS One*, 11(10), e0163695.

- Saijo, N. et Gomi, H. (2010). Multiple motor learning strategies in visuomotor rotation. *PLoS One*, 5(2), e9399-e9399.
- Sainburg, R. L. et Wang, J. (2002). Interlimb transfer of visuomotor rotations: independence of direction and final position information. *Experimental Brain Research*, 145(4), 437-447.
- Salomonczyk, D., Henriques, D. Y. et Cressman, E. K. (2012). Proprioceptive recalibration in the right and left hands following abrupt visuomotor adaptation. *Experimental Brain Research*, 217(2), 187-196.
- Salmoni, A. W., Schmidt, R. A. et Walter, C. B. (1984). Knowledge of results and motor learning: a review and critical reappraisal, *Psychology Bulletin*, 95(3), 355-386.
- Shabbott, B. A. et Sainburg, R. L. (2010). Learning a visuomotor rotation: simultaneous visual and proprioceptive information is crucial for visuomotor remapping. *Experimental Brain Research*, 203(1), 75-87.
- Shadmehr, R. (2004). Generalization as a behavioral window to the neural mechanisms of learning internal models. *Human Movement Science*, 23(5), 543-568.
- Shadmehr, R. et Moussavi, Z. M. (2000). Spatial generalization from learning dynamics of reaching movements. *The Journal of Neuroscience*, 20(20), 7807-7815.
- Shadmehr, R. et Mussa-Ivaldi, F. A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *The Journal of Neuroscience*, 14(5), 3208-3224.
- Shadmehr, R., Smith, M. A. et Krakauer, J. W. (2010). Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 89-108.
- Shadmehr, R. et Wise, S. P. (2005). *The Computational Neurobiology of Reaching and Pointing: A Foundation for Motor Learning*. Cambridge, MA : MIT Press.
- Soechting, J. F. et Flanders, M. (1989). Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *Journal of Neurophysiology*, 62(2), 582-594.
- Taylor, J. A., Klemfuss, N. M. et Ivry, R. B. (2010). An explicit strategy prevails when the cerebellum fails to compute movement errors. *The Cerebellum*, 9(4), 580-586.
- Taylor, J. A., Hieber, L. L. et Ivry, R. B. (2013). Feedback-dependent generalization. *Journal of Neurophysiology*, 109(1), 202-215.
- Taylor, J. A. et Ivry, R. B. (2013). Context-dependent generalization. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. doi : 10.3389/fnhum.2013.00171

- Taylor, J. A., Wojaczynski, G. J. et Ivry, R. B. (2011). Trial-by-trial analysis of intermanual transfer during visuomotor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 106(6), 3157-3172.
- Thoroughman, K. A. et Taylor, J. A. (2005). Rapid reshaping of human motor generalization. *The Journal of Neuroscience*, 25(39), 8948-8953.
- Toma, S., Sciutti, A., Papaxanthis, C. et Pozzo, T. (2015). Visuomotor adaptation to a visual rotation is gravity dependent. *Journal of Neurophysiology*, 113(6), 1885-1895.
- van den Dobbelen, J., Brenner, E. et Smeets, J. (2001). Endpoint of arm movements to visual targets. *Experimental Brain Research*, 138(3), 279-287.
- van den Dobbelen, J. J., Brenner, E. et Smeets, J. B. (2003). Adaptation of movement endpoints to perturbations of visual feedback. *Experimental Brain Research*, 148(4), 471-481.
- Vetter, P., Goodbody, S. J. et Wolpert, D. M. (1999). Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. *Journal of Neurophysiology*, 81(2), 935-939.
- Vindras, P. et Viviani, P. (1998). Frames of reference and control parameters in visuomanual pointing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24(2), 569.
- Vindras, P. et Viviani, P. (2002). Altering the visuomotor gain. *Experimental Brain Research*, 147(3), 280-295.
- Wang, J. et Sainburg, R. L. (2005). Adaptation to visuomotor rotations remaps movement vectors, not final positions. *The Journal of Neuroscience*, 25(16), 4024-4030.
- Wolpert, D. M., Diedrichsen, J. et Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(12), 739-751.
- Wolpert, D. M. et Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, 3, 1212-1217.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z. et Jordan, M. I. (1995). Are arm trajectories planned in kinematic or dynamic coordinates? An adaptation study. *Experimental Brain Research*, 103(3), 460-470.