

Université de Montréal

**Quand l'action surpasse la perception :
Rôle de la vision et de la proprioception dans
la perception et le contrôle en temps réel de
l'orientation spatiale de la main**

par

Nadia Gosselin-Kessiby

Département de physiologie

Faculté de médecine

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)
en sciences neurologiques

Juin, 2008

© Nadia Gosselin-Kessiby, 2008

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :

Quand l'action surpasse la perception :
Rôle de la vision et de la proprioception dans
la perception et le contrôle en temps réel de
l'orientation spatiale de la main

présentée par :
Nadia Gosselin-Kessiby

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Pierre Rainville, président-rapporteur
John F. Kalaska, directeur de recherche
Julie Messier, co-directrice
Yves Joanette, membre du jury
Mindy Levin, examinateur externe
Elaine Chapman, représentant du doyen de la FESP

Résumé

Cette recherche a pour but d'évaluer le rôle de la vision et de la proprioception pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main chez l'humain. L'orientation spatiale de la main est une composante importante des mouvements d'atteinte et de saisie. Toutefois, peu d'attention a été portée à l'étude de l'orientation spatiale de la main dans la littérature. À notre connaissance, cette étude est la première à évaluer spécifiquement l'influence des informations sensorielles et de l'expérience visuelle pour la perception et le contrôle en temps réel de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte naturel vers une cible stationnaire.

Le premier objectif était d'étudier la contribution de la vision et de la proprioception dans des tâches de perception et de mouvement d'orientation de la main. Dans la tâche de perception (*orientation-matching task*), les sujets devaient passivement ou activement aligner une poignée de forme rectangulaire avec une cible fixée dans différentes orientations. Les rotations de l'avant-bras et du poignet étaient soit imposées par l'expérimentateur, soit effectuées par les sujets. Dans la tâche de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées (*letter-posting task I*), les sujets ont réalisé des mouvements d'atteinte et de rotation simultanées de la main afin d'insérer la poignée rectangulaire dans une fente fixée dans les mêmes orientations. Les tâches ont été réalisées dans différentes conditions sensorielles où l'information visuelle de la cible et de la main était manipulée.

Dans la tâche perceptive, une augmentation des erreurs d'orientation de la main a été observée avec le retrait des informations visuelles concernant la cible et/ou la main. Lorsque la vision de la main n'était pas permise, il a généralement été observé que les erreurs d'orientation de la main augmentaient avec le degré de rotation nécessaire pour aligner la main et la cible. Dans la tâche de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées, les erreurs ont également augmenté avec le retrait des informations visuelles. Toutefois, les patrons d'erreurs étaient différents de ceux observés dans la tâche de

perception, et les erreurs d'orientation n'ont pas augmenté avec le degré de rotation nécessaire pour insérer la poignée dans la fente. En absence de vision de la main, il a été observé que les erreurs d'orientation étaient plus petites dans la tâche de mouvement que de perception, suggérant l'implication de la proprioception pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main lors des mouvements d'orientation et d'atteinte simultanées.

Le deuxième objectif de cette recherche était d'étudier l'influence de la vision et de la proprioception dans le contrôle en temps réel de l'orientation spatiale de la main. Dans une tâche d'orientation de la main suivie d'une atteinte manuelle (*letter-posting task 2*), les sujets devaient d'abord aligner l'orientation de la même poignée avec la fente fixée dans les mêmes orientations, puis réaliser un mouvement d'atteinte sans modifier l'orientation initiale de la main. Une augmentation des erreurs initiales et finales a été observée avec le retrait des informations visuelles. Malgré la consigne de ne pas changer l'orientation initiale de la main, une diminution des erreurs d'orientation a généralement été observée suite au mouvement d'atteinte, dans toutes les conditions sensorielles testées. Cette tendance n'a pas été observée lorsqu'aucune cible explicite n'était présentée et que les sujets devaient conserver l'orientation de départ de la main pendant le mouvement d'atteinte (mouvement intransitif; *letter-posting task 3*). La diminution des erreurs pendant l'atteinte manuelle transitive vers une cible explicite (*letter-posting task 2*), malgré la consigne de ne pas changer l'orientation de la main pendant le mouvement, suggère un mécanisme de corrections automatiques pour le contrôle en temps réel de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte naturel vers une cible stationnaire.

Le troisième objectif de cette recherche était d'évaluer la contribution de l'expérience visuelle pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main. Des sujets aveugles ont été testés dans les mêmes tâches de perception et de mouvement. De manière générale, les sujets aveugles ont présenté les mêmes tendances que les sujets voyants testés dans la condition proprioceptive (sans vision), suggérant que l'expérience visuelle n'est pas nécessaire pour le développement d'un mécanisme de correction en temps réel de l'orientation spatiale de la main basé sur la proprioception.

Mots-clés :

Atteinte manuelle, saisie, mécanisme de correction, cible stationnaire, expérience visuelle, effet oblique, action transitive/intransitive, dichotomie perception/action, humain

Abstract

The goal of this research was to study the contribution of vision and proprioception to the perception and control of hand orientation in human subjects. Spatial orientation of the hand is an important component of reaching and grasping movements. However, not much attention has been given to spatial hand orientation in the literature. To our knowledge, this study is the first to specifically investigate the influence of sensory information for the perception and on-line control of hand orientation during natural reaching movement to stationary targets.

The first objective of this research was to study the contribution of vision and proprioception in perceptual orientation-matching and motor letter-posting tasks. In the perceptual orientation-matching task, subjects attempted to passively or actively align a match handle, to a target that was fixed in different orientations. In the passive perceptual task, passive rotations of the forearm and wrist were imposed by the experimenter; whereas in the active perceptual task, the rotations were actively executed by the subjects. In letter-posting task 1, subjects simultaneously reached and rotated the right hand to insert a match handle into a target slot fixed in the same orientations. The tasks were performed in different sensory conditions where the visual information about the target and the hand was manipulated.

In the perceptual orientation-matching task, augmentation of hand orientation errors was observed with the withdrawal of visual information related to either the target and/or the hand. When full vision was not allowed, hand orientation errors were larger overall when larger rotations of the wrist were required to match the target, whether the rotations were made actively by the subject or were imposed passively by the experimenter. In letter-posting task 1, augmentation of hand orientation errors was also observed with the withdrawal of visual information related to either the target and/or the hand. However, errors patterns were different from those observed in the perceptual task, and hand

orientation errors were not larger for larger target orientations. Without vision of the hand, final hand orientation errors were smaller overall in letter-posting task 1 than in the orientation-matching task. This suggests the implication of the proprioceptive information for the control of spatial hand orientation during reach-and-orient movements.

The second objective of this research was to study the influence of vision and proprioception in on-line control of spatial hand orientation. In letter-posting task 2, subjects first aligned their hand to the angle of the target and then reached to it with the instruction not to change their initial hand orientation. The augmentation of initial and final errors was observed with the withdrawal of vision. Although subjects were instructed to not change their hand orientation, in all sensory condition tested, hand orientation changed overall during reaching in a way that reduced the initial orientation errors. This trend did not occur when there was no explicitly defined target toward which the subjects reached (*letter-posting task 3*; intransitive movement). The reduction in hand orientation errors during transitive reach in letter-posting task 2, even when told not to change it, suggests the engagement of an automatic error correction mechanism for hand orientation during natural reaching movements toward stationary targets.

The third objective of this research was to investigate the contribution of visual experience to the perception and control of spatial orientation of the hand. Blind subjects were tested in the same perceptual and motor tasks. Overall, no differences were observed between performance of blind subjects and normally-sighted subjects tested without vision (proprioceptive condition), suggesting that prior visual experience is not necessary for the development of an on-line error correction mechanism for hand orientation guided by proprioceptive inputs.

Keywords :

Reaching, grasping, error correction mechanism, stationary target, visual experience, oblique effect, transitive/intransitive action, perception/action dichotomy, human

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	vi
Table des matières	viii
Liste des tableaux	xii
Liste des figures	xiii
Liste des abréviations	xv
Remerciements	xvii
Avant-propos	1
CHAPITRE I: Contexte théorique.....	2
1. Mouvements volontaires du bras et de la main: composantes et complexité	4
1.1 Composantes des mouvements volontaires du bras et de la main	4
1.1.1 Atteinte manuelle	5
1.1.1.1 Trajectoire.....	6
1.1.1.2 Profil de vitesse.....	7
1.1.1.3 Durée du mouvement.....	8
1.1.1.4 Précision finale.....	9
1.1.2 Saisie d'un objet.....	11
1.1.2.1 Coordination temporelle de l'atteinte et de la saisie	13
1.1.3 Orientation spatiale de la main.....	14
1.2 Complexité des mouvements volontaires du bras et de la main	16
1.2.1 Contrôle parallèle des composantes des mouvements volontaires du bras et de la main.....	18
1.2.1.1 Contrôle parallèle de l'atteinte et de la saisie	19
1.2.1.2 Contrôle parallèle de l'atteinte et de l'orientation de la main.....	20
1.2.2 Arguments en défaveur de l'hypothèse des canaux parallèles	21
1.2.2.1 Études de perturbation en défaveur de l'hypothèse des canaux parallèles	23

2. Organisation des mouvements volontaires du bras et de la main	27
2.1 Hypothèses du contrôle de l'atteinte manuelle.....	27
2.1.1 Atteinte balistique et correction en fin de mouvement.....	29
2.1.2 Contrôle en temps réel de la position de la main	30
2.2 Contrôle de l'orientation spatiale de la main.....	32
3. Rôles des informations sensorielles pour le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main	35
3.1 Rôle de la vision	35
3.1.1 Vision de la cible.....	36
3.1.2 Vision de la main.....	36
3.1.2.1 Vision initiale de la main	37
3.1.2.2 Vision de la main pendant le mouvement.....	38
3.1.2.2.1 Atteinte manuelle et vision de la main	38
3.1.2.2.2 Saisie et vision de la main	39
3.2 Rôle de la proprioception	42
3.2.1 Encodage proprioceptif de la position spatiale.....	44
3.2.1.1 Proprioception de la position initiale de la main.....	45
3.2.2 Proprioception passive et active de la position spatiale	46
3.2.3 Rôle des informations sensorielles chez les patients désafférentés et aveugles	48
3.3 Intégration des informations visuelle et proprioceptive	49
3.3.1 Études de distorsion sensorielle	50
3.3.1.1 Prismes optiques	51
3.3.1.2 Réalité virtuelle et image d'un curseur	53
3.3.1.3 Miroir dans le plan sagittal médian.....	53
3.3.1.4 Illusions d'optique	55
3.3.1.5 Vibration de tendon.....	56
3.4 Délais de transmission des informations sensorielles.....	57
3.4.1 Délais de transmission des informations visuelles	58
3.4.2 Délais de transmission de l'information proprioceptive	61
3.4.3 Informations sensorielles et contrôle en temps réel	62
3.4.3.1 Copie efférente et modèle forward.....	62

4. Objectifs et hypothèses de recherche	66
5. Méthodologie	69
CHAPITRE II: Publication scientifique 1	72
Evidence for automatic on-line adjustments of hand orientation during natural reaching movements to stationary targets. Gosselin-Kessiby N, Messier J, Kalaska JF. J Neurophysiol 2008;99:1653-71.	
ABSTRACT	74
INTRODUCTION.....	75
METHODS.....	79
RESULTS.....	91
DISCUSSION	104
REFERENCES.....	124
TABLES.....	141
FIGURE LEGENDS & FIGURES.....	143
CHAPITRE III: Publication scientifique 2	153
Evidence for a proprioception-based rapid on-line error correction mechanism for hand orientation during reaching movements in blind subjects. Gosselin-Kessiby N, Kalaska JF, Messier J. J Neurosci 2009;29 :3485-96.	
ABSTRACT	156
INTRODUCTION.....	157
METHODS.....	159
RESULTS.....	168
DISCUSSION	181
REFERENCES.....	188
TABLE.....	196
FIGURE LEGENDS & FIGURES.....	197
CHAPITRE IV: Discussion générale	207
1. Implication de la vision et de la proprioception	207

2. Contrôle en temps réel	211
3. Orientation spatiale de la main	217
4. Perspectives	221
Conclusion	228
Bibliographie	229
Annexe I: Chapitre de livre	xx

Liste des tableaux

CHAPITRE II: Publication scientifique 1

Table 1 : Perception visuelle de l'orientation spatiale (étude pilote) – analyses statistiques.....141

Table 2 : Tâche de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées – analyses statistiques.....142

CHAPITRE III: Publication scientifique 2

Table 1 : Sujets aveugles196

Liste des figures

CHAPITRE II: Publication scientifique 1

Figure 1 : Représentation schématique des tâches de perception et de mouvement	146
Figure 2 : Profils de vitesse de transport et de rotation de la main chez un sujet représentatif.....	147
Figure 3 : Sommets de vitesses moyens du transport et de rotation de la main	148
Figure 4 : Orientations de la main dans les tâches de perception et de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées chez un sujet représentatif.....	149
Figure 5 : Erreurs moyennes d'orientation de la main dans les tâches de perception et de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées	150
Figure 6 : Erreurs moyennes d'orientation initiale et finale de la main suite au mouvement d'atteinte.....	151
Figure 7 : Influence de la présence de la cible sur l'orientation de la main pendant le mouvement d'atteinte.....	152

CHAPITRE III: Publication scientifique 2

Figure 1 : Représentation schématique des tâches de perception et de mouvement	200
Figure 2 : Profils de vitesse de transport et de rotation de la main chez un sujet aveugle .	201

Figure 3 : Sommets de vitesses de transport et de rotation de la main chez les sujets aveugles et voyants.....	202
Figure 4 : Orientations de la main dans les tâches de perception et de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées chez un sujet aveugle représentatif	203
Figure 5 : Erreurs moyennes d'orientation de la main dans les tâches de perception et de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées chez les sujets aveugles et voyants...	204
Figure 6 : Orientations initiales et finales de la main dans la tâche de mouvement d'orientation suivi d'une atteinte manuelle	205
Figure 7 : Erreurs moyennes d'orientation initiale et finale suite au mouvement d'atteinte chez les sujets aveugles et voyants	206

Liste des abréviations

CPP :	Cortex pariétal postérieur
LPI :	Lobule pariétal inférieur
LPS :	Lobule pariétal supérieur
TMS :	Stimulation magnétique transcrânienne (<i>Transcranial Magnetic Stimulation</i>)
SNC :	Système nerveux central

à mon père

« Un père vaut plus qu'une centaine de maîtres d'école. »

G. Herbert

à ma mère

« Les seuls amis dignes d'intérêt sont ceux que l'on peut appeler à quatre heures du matin. »

M. Dietrich

à Memi

« (...) alors que tant de gens sont dehors à respirer les fleurs, quelqu'un prend le temps d'en planter »

H. Rappaport

à grand-mère

« Si vous pouvez lire ceci, remerciez un professeur. »

Anonyme

Remerciements

À tous ceux et celles qui se sont fait tordre un bras (même les deux) pour réaliser ces nombreuses expériences. Bien que votre anonymat doit être préservé, merci d'avoir donné de votre temps et d'avoir rendu cette recherche possible. Ce fut un plaisir constant pour moi de travailler avec vous. Merci de votre enthousiasme, de votre générosité et de votre participation. J'ai appris beaucoup de chacune de nos rencontres.

À Gaétan Richard pour la conception des pièces d'équipement, au millimètre près toujours dans des délais record. À Christian Valiquette et Jean Jodoin, magiciens pour remettre l'Optotrak en marche en cas de problèmes majeurs d'acquisition. Et à ceux qui ont donné un coup de main avec la programmation et en cas de problèmes informatiques.

Aux Dr Maryse Lassonde, Dr Gary Duncan, Dr Pierre Blanchet et Dr Valenthin Bohotin pour leur collaboration aux expériences de stimulation magnétique transcrânienne.

À tous les professeurs et chercheurs qui ont pris le temps de prendre de mes nouvelles et de me conseiller, dont Dr Anatol Feldman, Dr Elaine Chapman, Dr Mindy Levin, Dr Richard Robitaille, Dr Serge Rossignol, Dr Trevor Drew, ainsi qu'au Dr Vincent Castellucci pour ses encouragements et sa générosité.

Aux membres du département sans qui l'atmosphère n'aurait pas été la même, particulièrement à Denis Sasseville, et Joanne Payette. Merci de tous ces petits gestes qui ont fait de grandes différences.

À mes collègues et amis du département (vous vous reconnaissez). Merci pour l'écoute et les précieux conseils techniques. Et à ceux avec qui j'ai passé du bon temps en congrès! Merci pour ces inoubliables moments.

Aux anciens membres si dévoués de l'association étudiante du département de physiologie avec qui couper autant de fromages devient un réel plaisir. À ceux qui m'ont

accompagnée dans des univers féeriques lors des dernières fêtes pour enfants. À ceux qui se sont impliqués et qui ont participé à toutes ces belles activités, faisant du département bien plus qu'un simple lieu académique.

Aux amis de la Troupe de théâtre de l'Université de Montréal (TUM), pour les encouragements, le soutien, la folie et le plaisir qui ont aidé à la réalisation ce projet.

À ceux chez qui je pouvais toujours débarquer même trop tard le soir, en cas de panique ou juste pour le plaisir. Antoine Pelletier et Denis Nguyen, merci.

Au Dr Alain Lachapelle qui m'a le premier initiée et motivée à entreprendre cette épopée en recherche fondamentale.

Au département de Physiologie, au CRSN et au GRSNC pour l'encadrement, le soutien financier et l'encouragement dans mes efforts et mes démarches.

Aux membres de mon comité de parrainage, Dr Yves Joannette et Dr Pierre Rainville, de leur regard critique, expert et enthousiaste. Merci de votre intérêt et de ces échanges si dynamiques et constructifs. Merci de m'avoir transmis votre amour de la recherche et votre rigueur scientifique.

À tous les membres et anciens du laboratoire du Dr John F. Kalaska, merci de votre collaboration et de votre aide dans la réalisation de ce projet.

Au Dr Michel Prud'homme, de m'avoir partagé son enthousiasme et confié la continuité de ce projet de recherche.

À ma co-directrice de recherche, Dr Julie Messier, de son dynamisme, de sa générosité, de son savoir-faire et de son efficacité.

À mon directeur de recherche, Dr John F. Kalaska, de m'avoir accueillie dans son laboratoire. Merci pour la patience, l'écoute, l'humanité et la confiance. Merci d'avoir partagé un tel esprit de synthèse. Et merci d'avoir cru en moi malgré tous les obstacles.

Et surtout... À ma famille (PMG inclus) pour le support, la patience, la compréhension et le dévouement inconditionnel. Les priorités sont parfois bien relatives. Je tiens à dédier cette thèse, les efforts, le travail, la détermination, la persévérance et les années qu'elle contient à mon père, ma mère, ma petite sœur, et ma grand-mère .

Au-delà des connaissances scientifiques que contient cette thèse, les personnes qui m'auront épaulée au cours de la réalisation de ce projet de recherche resteront parmi les plus importantes découvertes. À tous ceux qui ont mis du sourire sur tous ces instants et qui ont ainsi contribué à la concrétisation de cette thèse.

À vous qui vous apprêtez à lire cet ouvrage, merci de votre intérêt et bonne lecture.

Avant-propos

« *Tout bonheur que la main n'atteint pas n'est qu'un rêve.* »

J. Soulyry

Imaginez un instant si vous étiez incapable de contrôler l'orientation de vos mains. Il vous serait alors difficile de réaliser la plupart de vos activités quotidiennes. Simplement répondre à vos besoins fondamentaux tels que boire, manger, vous vêtir, ou encore ouvrir une porte fermée à clé pour vous loger relèverait le plus souvent de l'exploit. Une multitude de tâches quotidiennes impliquent l'orientation spatiale de la main afin d'atteindre, de saisir ou de manipuler différents objets. Le contrôle de l'orientation spatiale de la main lors des mouvements d'atteinte et de saisie est essentiel à l'efficacité des interactions avec l'environnement dans tous les aspects de la vie. Toutefois, bien que le contrôle de l'orientation spatiale de la main soit une composante importante des mouvements volontaires du bras et de la main, cette composante reste encore très peu étudiée.

L'étude des mouvements volontaires du bras et de la main a principalement cherché à répondre à deux questions fondamentales, à savoir *quand* et *quelles* informations sensorielles influencent le contrôle de la position spatiale de la main et de l'ouverture des doigts lors des mouvements d'atteinte et de saisie. Le présent projet cherche spécifiquement à évaluer le rôle de la vision, de la proprioception et de l'intégration visuo-proprioceptive pour la perception et le contrôle de l'orientation de la main pendant le mouvement d'atteinte manuelle.

CHAPITRE I: Contexte théorique

Quand et quelles informations sensorielles sont importantes pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main ?

Les mouvements volontaires du bras et de la main sont importants pour interagir avec l'environnement. Ces mouvements ont été intensivement étudiés en utilisant différentes méthodes psychophysiques et neurophysiologiques dans le but de fournir des informations sur l'organisation fonctionnelle du système nerveux. Deux questions principales sur le rôle des informations sensorielles pour le contrôle des mouvements ont été étudiées dans la littérature, mais restent encore à résoudre.

Une première question porte sur un problème classique et cherche à savoir *quand*, ou à quel moment, les informations sensorielles provenant de la vision et de la proprioception sont importantes pour le contrôle des mouvements d'atteinte et de saisie (Beggs & Howarth 1970; Desmurget et al. 1999; Fukui & Inui 2006; Keele & Posner 1968; Vince 1948a,b; Woodworth 1899; Zelaznik et al. 1983). Cette question concerne l'aspect temporel de l'influence des informations sensorielles et cherche à savoir si ces informations jouent un rôle prioritaire avant l'initiation du mouvement, dès l'initiation du mouvement ou seulement à la toute fin du mouvement.

Une deuxième question cherche à savoir *quelles* informations sensorielles sont importantes pour le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main. Plusieurs sources d'information visuelle (vision de la cible, vision de la main statique avant le mouvement, et vision de la main en mouvement) et proprioceptive (proprioception de la main statique avant le mouvement, et proprioception du déplacement de la main) sont disponibles pour guider ces mouvements dans l'espace. Toutefois, laquelle de ces sources d'information est la plus importante pour le contrôle des mouvements, et comment chacune des sources d'information influence le contrôle de ces mouvements reste encore à éclaircir (Berthier et al. 1996; Churchill et al. 2000; Connolly & Goodale 1999; Fukui & Inui 2006).

Le présent travail de recherche tente de répondre à ces deux questions pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main. L'orientation spatiale de la main est une composante importante, mais peu étudiée, des mouvements volontaires du bras et de la main. Ainsi, avant de tenter de répondre aux questions à savoir *quand et quelles informations sensorielles sont impliquées dans la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main lors des mouvements volontaires du bras et de la main*, il semble essentiel de situer l'orientation spatiale de la main par rapport au mouvement d'atteinte et de saisie.

La présente revue de littérature aborde premièrement les différentes composantes des mouvements volontaires du bras et de la main et l'importance de l'orientation spatiale de la main lors de ces mouvements. Deuxièmement, afin de tenter de comprendre *quand* les informations sensorielles peuvent influencer le mouvement, l'organisation générale et les principales étapes impliquées dans la réalisation des mouvements volontaires du bras et de la main sont discutées. Troisièmement, afin de mieux comprendre *quelles* informations sensorielles peuvent influencer l'orientation spatiale de la main, les différentes sources d'information sensorielles impliquées lors de la réalisation d'un mouvement sont décrites. Finalement, les hypothèses de recherche concernant le rôle des informations sensorielles pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte sont présentées, de même qu'un sommaire de l'approche expérimentale utilisée.

1. Mouvements volontaires du bras et de la main: composantes et complexité

Question 1: *Que savons-nous sur le contrôle de l'orientation spatiale de la main?*

Afin de comprendre les processus de perception et de contrôle de l'orientation spatiale de la main et de déterminer en quoi ces processus diffèrent de ceux impliqués dans les mouvements d'atteinte manuelle et de saisie, cette première section présente les principales caractéristiques des mouvements volontaires du bras et de la main.

1.1 Composantes des mouvements volontaires du bras et de la main

Les mouvements volontaires du bras et de la main dirigés vers un objet sont le résultat de mouvements simultanés et coordonnés aux différentes articulations de l'épaule, du coude, du poignet et des doigts. Classiquement, ces mouvements ont été divisés en deux composantes, soit l'atteinte et la saisie (Jeannerod 1984, 1988, et al. 1998; Paillard 1971). La distinction entre ces deux composantes provenait de l'utilisation de différentes informations concernant la cible: les informations sur la position et l'orientation de l'objet ciblé pour guider la main à la position de l'objet, et les informations sur la taille et la forme de l'objet pour déterminer le positionnement des doigts pour la saisie (Jeannerod 1981). Toutefois, la distinction entre l'atteinte et la saisie n'est pas aussi claire qu'originellement décrite par Jeannerod (Jakobson & Goodale 1991; Smeets & Brenner 1999), et la définition opérationnelle et le degré d'indépendance entre l'atteinte et la saisie est encore à éclaircir (Weir 1999).

Bien que l'atteinte manuelle ait été définie en fonction de la position et de l'orientation spatiale de la cible (Jeannerod 1984; Jeannerod et al. 1998), la majorité des recherches portant sur le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle se sont essentiellement concentrées sur la simple tâche d'effectuer un mouvement du bras afin de déplacer la main d'une position à une autre, sans considération pour l'orientation de la main. Peu d'attention a été portée à l'orientation spatiale de la main dans la littérature. Différentes études s'accordent toutefois pour dire que les mouvements volontaires du bras et de la main comportent non pas deux, mais trois composantes: l'atteinte, la saisie et l'orientation de la main (Arbib 1981; Fan et al. 2006). Reste à savoir si l'orientation de la main est associée plus étroitement à l'atteinte ou à la saisie, ou encore, si ces trois composantes du mouvement sont indépendantes ou fortement liées.

Les prochaines sous-sections traitent plus en détail de ces trois principales composantes des mouvements volontaires du bras et de la main, soit l'atteinte manuelle, la saisie de l'objet et de l'orientation spatiale de la main.

1.1.1 Atteinte manuelle

Le mouvement d'atteinte manuelle se définit comme le transport de la main vers une cible (Mountcastle 1995). Le mouvement d'atteinte est généralement réalisé en fonction des composantes *extrinsèques* de la cible, soit la position (distance et direction) et l'orientation spatiale (Jeannerod 1984; Jeannerod et al. 1998). Le mouvement d'atteinte est également associé aux articulations proximales du bras (Jeannerod 1984, 1988), principalement l'épaule et le coude (Soechting et al. 1995).

De manière générale, les règles de contrôle des mouvements d'atteinte ont été évaluées par l'analyse des caractéristiques invariantes de la trajectoire de la main, du profil de vitesse instantanée, de la durée et de la précision finale du mouvement. L'analyse de ces caractéristiques invariantes permet de mieux comprendre les stratégies de contrôle utilisées par le cerveau lors de la réalisation des mouvements (Bernstein 1967; Flanders et al. 1992;

Gordon et al. 1994a,b; Morasso 1981; Soechting & Lacquaniti 1981). Les prochaines sous-sections abordent ces caractéristiques invariantes des mouvements d'atteinte manuelle.

1.1.1.1 Trajectoire

Le terme trajectoire réfère au déplacement de la main dans l'espace pendant le mouvement vers une nouvelle position spatiale (Abend et al. 1982). La trajectoire des mouvements d'atteinte est généralement stéréotypée. En l'absence d'obstacle, la trajectoire des mouvements d'atteinte est le plus souvent quasi linéaire (Abend et al. 1982; Atkeson & Hollerbach 1985; Flash 1987; Georgopoulos et al. 1981; Georgopoulos & Massey 1988; Gordon et al. 1994a,b; Haggard et al. 1995; Hogan 1984; Morasso 1981, 1983; Soechting & Lacquaniti 1981). Bien que la trajectoire réalisée entre la position initiale de la main et la position de l'objet ciblé peut être déterminée à partir d'un ensemble infini de possibilités, la trajectoire sélectionnée montre habituellement une constance remarquable pour un individu dans différents essais ou pour un groupe d'individus (Flash & Hogan 1985; Kamper et al. 2003; Soechting & Lacquaniti 1981; Wolpert et al. 1995a). La trajectoire des mouvements d'atteinte est également indépendante de la vitesse du mouvement (Gordon et al. 1994a,b; Soechting & Lacquaniti 1981) et de l'ajout de charges (Kalaska et al. 1989). Par ailleurs, malgré que la trajectoire devienne initialement courbe en présence de forces perturbatrices appliquées pendant le mouvement, la trajectoire retrouve sa linéarité lorsque des mouvements répétés sont réalisés dans le même champs de force (Lackner & Dizio 1994, 1998a,b; Shadmehr & Mussa-Ivaldi 1994), impliquant que le système moteur est conçu pour réaliser des mouvements d'atteinte linéaires et qu'il apprend à ajuster l'activité musculaire afin de restaurer la linéarité de la trajectoire en présence de forces perturbatrices.

Différentes hypothèses ont été proposées pour tenter d'expliquer l'uniformité des trajectoires observées lors des mouvements d'atteinte (Cruse et al. 1990; Dingwell et al. 2004; Flash & Hogan 1985; Uno et al. 1989; Wolpert et al. 1995b). Comme la trajectoire de la main tend à suivre une ligne directe avec un seul maximum de vitesse tangentielle, l'hypothèse de la « secousse minimale » (*mimum jerk hypothesis*; Flash & Hogan 1985) a

suggéré que les trajectoires sont planifiées de façon à minimiser les variations d'accélération de la main, ayant pour résultat un mouvement le plus direct et continu possible.

1.1.1.2 Profil de vitesse

La vitesse instantanée ou tangentielle du déplacement de la main varie au cours de l'exécution du mouvement d'atteinte. À l'initiation du mouvement, la vitesse de déplacement de la main augmente jusqu'à un sommet de vitesse. Le sommet de vitesse est un bon indicateur de l'amplitude finale du mouvement (Jeannerod 1984), et est généralement atteint un peu avant la moitié de la durée totale du mouvement d'atteinte (40%). Après le sommet de vitesse, la vitesse diminue de façon un peu plus progressive. La courbe de vitesse instantanée en fonction du temps présente alors la forme caractéristique d'une cloche légèrement asymétrique (Abend et al. 1982; Atkeson & Hollerbach 1985; Gordon et al. 1994a,b; Hogan 1984; Jeannerod 1984). Les profils de vitesse deviennent plus asymétriques lorsque la précision du mouvement augmente, présentant une phase de décélération plus longue au fur et à mesure que la main approche la cible (Marteniuk et al. 1987). Plus la précision requise est grande, plus la phase de décélération est allongée. Une phase de décélération plus allongée peut être le résultat de l'utilisation de la rétroaction sensorielle par le système moteur pour apporter des ajustements correctifs en fin de mouvement (Beggs & Howarth 1972; Burdet & Milner 1998; Crossman & Goodeve 1983; Milner 1992). Classiquement ces corrections ont été perçues comme série d'un ou plusieurs sous-mouvements produits à intervalles discrets sur la base d'un signal d'erreur rétinien (Fitts 1954; Meyer et al. 1982, 1988; Milner 1992).

Les profils de vitesse des mouvements d'atteinte sont généralement très stéréotypés. Bien qu'ils varient en fonction de la distance à parcourir et de la durée du mouvement, et que le maximum de vitesse soit proportionnel à la vitesse du mouvement, les profils de vitesse présentent une forme caractéristique invariante pour un niveau de précision spatiale donné (Atkeson & Hollerbach 1985; Hollerbach & Flash 1982; Messier & Kalaska 1999; Soechting 1984). De fait, les profils de vitesse conservent la même forme indépendamment

de la direction, de l'amplitude et de la vitesse du mouvement, ainsi que de l'ajout de charges pendant le mouvement, pour un niveau de précision donné (Atkeson & Hollerbach 1985; Beggs & Howarth 1972; Georgopoulos et al. 1981; Gordon et al. 1994a,b; Jeannerod 1984; Messier & Kalaska 1999; Morasso 1981; Pellizzer et al. 1992). Par ailleurs, certaines études ont suggéré que la vitesse du mouvement pouvait être affectée par la direction du mouvement (Gordon et al. 1994a; Messier & Kalaska 1999). Cet effet a été expliqué par l'hypothèse voulant que les différents états d'inertie de mouvement causés par la position de départ du bras ne sont pas compensés par la force initiale appliquée par le sujet pour les différentes directions du mouvement, résultant en différentes accélérations initiales.

Quoiqu'il en soit, les principaux aspects *cinématiques dynamiques* des mouvements d'atteinte que sont le sommet de vitesse, le sommet d'accélération, le sommet de décélération, le temps pour atteindre le sommet de vitesse ou d'accélération et la durée après le sommet de décélération sont fréquemment utilisés pour décrire et caractériser les mouvements d'atteinte.

1.1.1.3 Durée du mouvement

Certaines observations ont suggéré que la durée des différentes composantes d'une séquence motrice reste constante comparativement à la durée totale du mouvement (Jeannerod 1984, 1988; Schmidt et al. 1988) et que l'invariance de la durée des mouvements et des profils de vitesse seraient liés (Jeannerod 1984, 1988; Viviani & Terzuolo 1980). L'invariance de la durée du mouvement aurait alors des implications importantes dans la détermination de la structure des cinématiques du mouvement. Toutefois, certaines observations contradictoires ont montré une grande variabilité temporelle lors de la performance d'un même mouvement dans différents essais et ont suggéré qu'un modèle de durée proportionnelle des mouvements n'est pas clairement supporté par les données expérimentales (Gentner 1987). Des modèles ont tenté de réconcilier ces différentes observations (Heuer 1988) et ont proposé que le SNC pouvait définir la durée du mouvement pour un niveau d'effort donné (Guigon et al. 2007).

Par ailleurs, suivant la loi de Fitts, la durée du mouvement d'atteinte est proportionnelle à l'amplitude et la précision finale du mouvement (Fitts 1954; Fitts & Peterson 1964; revue Plamondon & Alimi 1997). Il a été proposé que la durée du mouvement est un déterminant de la structure temporelle des mouvements rapides et qu'elle doit être considérée comme une variable importante contrôlée par le sujet, et non simplement comme une propriété émergente des variations de vitesse (Schmidt et al. 1988).

1.1.1.4 Précision finale

La précision finale des mouvements d'atteinte peut être définie suivant trois mesures quantitatives, ou trois types d'erreur (Brindle et al. 2004; Schutz & Roy 1973). Ces trois principaux types d'erreurs peuvent être mesurés au cours d'expériences comportant des mouvements répétés vers une même position spatiale (Nevill 1988; Potvin & Schutz 2000).

Un premier type d'erreur est l'erreur *constante* (ou systématique). L'erreur constante représente la différence entre la position de la cible et la position finale moyenne de la main pour un ensemble de mouvements répétés vers cette cible (Flanders et al. 1992; Gordon et al. 1994a). Cette erreur informe sur la calibration courante du système sensori-moteur. Elle indique comment près de la cible sont les mouvements en moyenne. Avec cette valeur, il est possible de quantifier le biais systématique relatif à la position finale du mouvement. Lorsque le biais est petit, l'erreur constante se rapproche de zéro. Par contre, lorsqu'il y a une tendance à surestimer ou sous-estimer la position spatiale de la cible, l'erreur constante est respectivement positive ou négative.

Un deuxième type d'erreur est l'erreur *variable*. L'erreur variable est indépendante de l'erreur constante, et les deux types d'erreur doivent être définis afin de fournir une description complémentaire de la précision des mouvements (Schutz & Roy 1973). L'erreur variable représente la dispersion (variance) des points finaux des mouvements répétés autour de la position finale moyenne de la main (Flanders et al. 1992; Gordon et al. 1994a). Cette valeur correspond à la déviation standard des positions finales des mouvements par rapport à leur valeur moyenne. Cette valeur permet de déterminer la quantité de bruit

potentiellement introduite pendant la planification et/ou l'exécution des mouvements. Le bruit peut être engendré par les propriétés stochastiques des récepteurs sensoriels, des neurones et des muscles. Différents types de bruit peuvent ainsi interférer au niveau de l'acquisition de différents signaux sensoriels, de la traduction d'une modalité sensorielle à une autre ou à une commande motrice, ou encore dans l'élaboration ou l'exécution du plan moteur (revue Bays & Wolpert 2007; van Beers et al. 2004). Premièrement, le bruit provenant du système visuel pendant l'acquisition de la cible et le stockage dans la mémoire spatiale peut affecter grandement la variabilité finale des mouvements dans certaines tâches (McIntyre et al. 1998). Deuxièmement, il peut y avoir du bruit lors de la localisation proprioceptive du bras dans l'espace (Wolpert et al. 1998). Troisièmement, il peut y avoir du bruit lors de la traduction des signaux sensoriels de différentes modalités dans un même système de référence (Soechting & Flanders 1989b). Quatrième, il peut y avoir du bruit en produisant et en exécutant des signaux de commande de motrice (Harris & Wolpert 1998). Aussi longtemps que ces composantes de bruit sont additives, la variabilité finale refléterait l'addition de ces différentes composantes.

Un troisième type d'erreur est l'erreur *absolue*. L'erreur absolue représente la distance entre la position de la cible et la position finale de la main. Cette mesure permet de déterminer la taille de l'erreur, indépendamment de la direction des erreurs (erreurs négatives ou positives), et fournit une indication convenable de la performance des sujets. Cette erreur est dépendante des erreurs constante et variable (Schutz & Roy 1973). Cependant, l'erreur absolue prise en isolation ne renseigne pas sur les biais systématiques et le niveau bruit introduit pendant la tâche.

La précision finale d'un mouvement dépend de la direction du mouvement et de la taille de la cible. De fait, la précision requise lors d'un mouvement d'atteinte est inversement proportionnelle à la largeur de l'objet ciblé (loi de Fitts). Par conséquent, plus l'objet à atteindre est petit, plus la précision requise est grande (Fitts 1954; Fitts & Peterson 1964; Plamondon & Alimi 1997). La précision des mouvements dépend également de la vitesse d'exécution du mouvement (Keele & Posner 1968; Woodworth 1899). Plusieurs études sur le lien entre la précision et la vitesse des mouvements d'atteinte ont montré un

important compromis entre la précision et la vitesse du mouvement. De fait, la précision et la vitesse du mouvement sont également inversement reliées (loi de Fitts): les mouvements les plus rapides sont moins précis, alors que les mouvements plus lents sont plus précis (Burdet & Milner 1998; Crossman & Goodeve 1983; Jagacinski et al. 1980; MacKenzie 1989; Meyer et al. 1988; Plamondon 1995a,b; Schmidt et al. 1979; Smyrnis et al. 2000). La forme mathématique décrivant le compromis entre la vitesse et la précision dépend toutefois de certains détails fondamentaux de la tâche exécutée (Fitts 1954; Meyer et al. 1988; Schmidt et al. 1979; Wright & Meyer 1983). Telle qu'observée dans les profils de vitesse, l'augmentation de la précision finale en fonction de la durée de la phase de décélération du mouvement suggère un rôle des feedbacks sensoriels pour la correction des mouvements lents.

L'étude de la précision des mouvements d'atteinte manuelle peut fournir des informations sur les principes d'organisation des actions motrices volontaires. Par exemple, il a été suggéré, il y a plus d'un siècle, que la précision finale des mouvements sans vision est largement déterminée par des processus de planification motrice ayant lieu avant l'initiation du mouvement (Woodworth 1899). La précision finale et les erreurs des mouvements ont depuis été fréquemment utilisées afin de définir les étapes impliquées dans les processus de transformation des informations sensorielles en commandes motrices.

1.1.2 Saisie d'un objet

Le mouvement de saisie peut se définir comme le contrôle de la posture des doigts afin de prendre ou manipuler l'objet ciblé (Fan et al. 2006). La saisie est généralement associée aux caractéristiques *intrinsèques* de la cible (Jeannerod 1986a,b), soit la forme et la taille de l'objet. La *forme* de l'objet influence la posture de la main et la configuration des doigts (Santello & Soechting 1998), alors que la *taille* de l'objet influence le maximum d'ouverture des doigts (Chieffi & Gentilucci 1993; Jeannerod 1986a,b). Contrairement à l'atteinte manuelle qui fait principalement intervenir les articulations proximales du bras, la

saisie fait intervenir les articulations *distales* du bras, soit le poignet et les articulations des doigts.

En plus de dépendre de la forme et de la taille de l'objet, le mouvement de saisie peut aussi dépendre de l'utilité prévue (Napier 1956). L'utilisation prévue de l'objet détermine la précision et la force requise pour la saisie et influence le type de pince utilisé pour saisir l'objet soit entre le pouce et l'index, soit entre le pouce et les doigts, ou encore entre la paume et les doigts et/ou le pouce (Napier 1956). Par exemple, la force et le type de pince utilisée pour saisir un couteau seront différents si l'objet est utilisé pour couper un aliment ou pour se défendre d'un agresseur.

La grandeur de l'ouverture de la main est également influencée par le contexte dans lequel la saisie est réalisée. Par exemple, la signification sémantique d'un mot imprimé sur un objet peut avoir des effets significatifs sur l'ouverture de la main lors de la saisie de cet objet (Glover & Dixon 2002). Par exemple, lorsque le mot 'grand' ou 'petit' est imprimé sur l'objet ciblé, un effet des mots est observé au début du mouvement et diminue avec l'approche de la main vers la cible (Glover & Dixon 2002). De la même manière, lorsque des mots représentant des objets de différentes tailles par rapport à un objet ciblé (par exemple le mot 'pomme' pour représenter un grand objet ou le mot 'raisin' pour représenter un petit objet) sont présentés avant la saisie d'un bloc en bois, il a été observé que la lecture de ces mots influençait les premières parties des mouvements de saisie (Glover et al. 2004). Dans ces conditions, les mots représentant un grand objet conduit à une plus grande ouverture des doigts qu'un mot représentant un petit objet. Cette différence diminuait aussi avec l'approche de la main vers la cible, suggérant la correction de l'effet sémantique pendant le mouvement.

Pendant le mouvement de saisie, les doigts s'ouvrent d'abord graduellement et forment une configuration appropriée pour saisir l'objet. Les doigts s'ouvrent ensuite de façon plus large que la taille de l'objet ciblé jusqu'à un maximum (appelé *maximum d'ouverture de pince*, lequel est aussi fonction de la taille de l'objet ciblé), avant de se refermer et de finalement toucher la surface de l'objet. Le maximum d'ouverture de la main

et les profils de vitesse tangentielle d'ouverture de la main sont généralement utilisés pour caractériser le mouvement de saisie. L'ouverture maximum de la main, telle que mesurée par l'ouverture entre le pouce et l'index, a lieu approximativement aux deux tiers (2/3) de la durée du transport de la main vers la cible (Chieffi & Gentilucci 1993; Hu et al. 2005; Jeannerod 1984, 1986; Santello & Soechting 1998). Les profils de vitesse tangentielle d'ouverture des doigts sont alors généralement décrits par une cloche légèrement asymétrique.

1.1.2.1 Coordination temporelle de l'atteinte et de la saisie

La saisie d'un objet semble temporellement couplée avec l'atteinte manuelle de l'objet (Jeannerod 1984; Hu et al. 2005; Mon-Williams & Tresilian 2001). La vitesse de transport du poignet et l'ouverture des doigts semblent coordonnées pendant le déplacement de la main vers l'objet ciblé. Par exemple, une relation entre la saisie et l'atteinte a été observée pour différentes tailles et distances de l'objet ciblé (Hu et al. 2005). Différents principes ont été proposés afin de tenter d'expliquer ce couplage temporel (Jeannerod 1984; Hu et al. 2005; Mon-Williams & Tresilian 2001). Un modèle quantitatif du couplage temporel entre l'ouverture de la main et la vitesse de transport du poignet (Hu et al. 2005) a démontré expérimentalement que la corrélation entre l'ouverture de la main et la taille de l'objet est fonction de la durée du mouvement. Il existe alors une relation entre la vitesse de transport du poignet et l'ouverture de la main (Hu et al. 2005). Il est possible qu'un simple ratio d'amplitude spatiale du transport de la main serve à déterminer la durée relative de l'ouverture et de la fermeture de doigt pendant la saisie (Mon-Williams & Tresilian 2001). Cette stratégie appuie l'hypothèse voulant que l'atteinte et la saisie soient traitées par le système nerveux de façon séparée, mais coordonnée. Suivant cette stratégie, le contrôle de l'orientation spatiale de la main par le poignet et l'avant-bras pourrait constituer la composante mécanique du couplage entre le transport de la main et la saisie de l'objet.

1.1.3 Orientation spatiale de la main

L'orientation spatiale de la main se définit comme l'alignement des axes de la main avec les axes de l'objet ciblé. L'orientation spatiale de la main dépend de l'orientation de la cible (Desmurget et al. 1996; Desmurget & Prablanc 1997; Mamassian et al. 1997) et de la forme (Klatzky et al. 1995) de l'objet ciblé. L'orientation est une caractéristique extrinsèque de l'objet, alors que la forme est une caractéristique intrinsèque de l'objet. Ainsi, l'orientation spatiale de la main semble aussi bien liée aux caractéristiques extrinsèque et intrinsèque de l'objet, respectivement reliées à l'atteinte et la saisie. Il est alors difficile de déterminer si l'orientation spatiale de la main est une composante propre à l'atteinte manuelle (transport de la main) ou à la saisie (l'ouverture des doigts). De plus, la distinction entre la nature extrinsèque (relative à l'atteinte) et intrinsèque (relative à la saisie) de l'orientation spatiale d'un objet reste plutôt vague, car bien que l'orientation soit considérée comme une caractéristique extrinsèque de l'objet par rapport à une ligne de vue, l'orientation de l'objet peut aussi être considérée comme intrinsèque si elle est plutôt décrite en fonction du centre de masse de l'objet (Mamassian 1997).

Par ailleurs, l'orientation de la main peut impliquer les parties proximales et distales du bras, aussi respectivement reliées à l'atteinte et la saisie. D'une part, la rotation de la partie supérieure du bras (partie proximale reliée à l'atteinte) peut intervenir dans l'orientation finale de la main (Desmurget et al. 1996; Marotta et al. 2003; Soechting & Flanders 1993; Soechting et al. 1995; Torres & Zipser 2004). Certaines données suggèrent que la phase de transport de la main, associée à la partie proximale du bras, permet de diriger le mouvement du pouce dans l'espace et définit alors l'orientation de la main dans l'espace (Haggard & Wing 1997; Smeets & Brenner 1999). D'autre part, la rotation du poignet (partie distale reliée à la saisie) contribue aussi à l'orientation finale de la main. De fait, il est difficile de classer l'orientation de la main comme une composante a priori proximale (relative à l'atteinte) ou a priori distale (relative à la saisie) vu le nombre d'articulations potentiellement impliquées dans l'orientation de la main lors des mouvements.

Certaines études proposent que l'atteinte et la saisie sont deux composantes séparées du mouvement, mais coordonnées, et que le contrôle de l'orientation de la main par le poignet et l'avant-bras constitue une troisième composante qui servirait au couplage entre le transport de la main et la saisie (Desmurget et al. 1998; Fan et al. 2006; Mon-Williams & Tresilian 2001). Les mouvements volontaires du bras et de la main dirigés vers une cible pourraient alors se décomposer en trois composantes: le transport du bras et de la main à la position de la cible, l'orientation de la main dans l'axe de la cible, et l'ouverture des doigts en fonction de l'objet à saisir (Fan et al. 2006; Mon-Williams & Tresilian 2001). Il semble alors que l'orientation spatiale de la main soit la composante du mouvement reliant l'atteinte et la saisie. L'étude de la précision (erreurs constante, absolue et variable; telles que décrites pour l'atteinte) et des cinématiques de l'orientation spatiale de la main lors de mouvements d'atteinte et de saisie permet alors de fournir des informations importantes sur les principes d'organisation des mouvements volontaires et de déterminer les étapes impliquées dans les processus de transformation des informations sensorielles en commandes motrices.

Peu d'études ont spécifiquement évalué le contrôle de l'orientation spatiale de la main pendant l'atteinte et la saisie. Lors de mouvement d'atteinte sous guidage visuel, il a récemment été observé que le maximum d'accélération de la rotation pronation/supination de la main (paume vers le bas/paume vers le haut) avait lieu pendant le premier quart de la phase de transport de la main vers la cible, et que l'amplitude du maximum d'accélération de la rotation du poignet avait une relation approximativement linéaire avec l'orientation de la cible (des angles plus grands demandant un plus grand maximum d'accélération; Fan et al. 2006). De plus, il a été observé que la vitesse de transport de la main et la durée du mouvement d'atteinte ne variaient pas pour différentes orientations de la cible (Fan et al. 2006). La loi de Fitts peut alors aussi s'appliquer à l'orientation spatiale de la main: la vitesse angulaire moyenne augmente avec l'augmentation de l'orientation de la cible, de manière à ce que la durée du mouvement ne soit que faiblement affectée par l'orientation de la cible (Fan et al. 2006).

1.2 Complexité des mouvements volontaires du bras et de la main

Bien que plusieurs études aient porté sur le contrôle des mouvements mono-articulaires, la façon dont le système nerveux coordonne les commandes motrices lors des mouvements multi-articulaires est moins bien comprise. Les mouvements multi-articulaires dans l'espace tridimensionnel impliquent la coordination de l'épaule, du coude et du poignet, de même que la compensation appropriée des forces qui sont transférées d'une articulation à l'autre, la compensation appropriée de la force gravitationnelle, et le contrôle de plusieurs degrés de liberté. Chacun de ces facteurs peut dégrader la précision finale du mouvement.

Les moments de forces sont un premier facteur pouvant complexifier la réalisation des mouvements multi-articulaires. De fait, les résultats des études de mouvements mono-articulaires ne peuvent pas être extrapolés facilement aux mouvements multi-articulaires parce que dans ces derniers, le problème du contrôle du mouvement est complexifié par la présence de dynamiques entre les différents segments du bras. Par exemple, des forces de rotation sont transmises à une articulation (par exemple, l'épaule) en raison du mouvement des segments du bras aux autres articulations (par exemple, mouvement de l'avant-bras au niveau du coude). Dans les expériences typiques de mouvements mono-articulaires où toutes les articulations sont fixes sauf une, ces interactions entre les différents moments de forces interarticulaires n'affectent pas le mouvement. Toutefois, lors des mouvements multi-articulaires, les interactions entre les moments de forces doivent être compensées, sans quoi le mouvement est perturbé. La taille des moments de forces interarticulaires est dépendante, de façon non linéaire, du mouvement aux articulations adjacentes (Galloway & Koshland 2002; Hollerbach & Flash 1982).

Un deuxième facteur qui semble aussi complexifier la réalisation des mouvements d'atteinte et de saisie multi-articulaires est la redondance des degrés de liberté au niveau du membre supérieur. Le bras et la main comportent différents segments mécaniquement reliés par des articulations. Les mouvements indépendants possibles d'un segment autour des

différents axes d'une articulation sont appelés degrés de liberté. Il existe au moins *sept* degrés de liberté disponibles pour bouger le membre supérieur (3 au niveau de l'épaule, 2 au niveau du coude et 2 au niveau du poignet). Bien que le bras possède au moins sept degrés de liberté, seulement *six* degrés de liberté seraient suffisants pour définir la position et l'orientation d'un objet dans l'espace, soit trois en translation pour définir la position de l'objet dans l'espace tridimensionnel (axes du plan spatial x, y, z) et trois en rotation pour définir l'orientation de l'objet dans l'espace tridimensionnel (axes longitudinal ou roulis, transversal ou tangage, et de lacet). Comme le nombre de degrés de liberté du bras excède ceux nécessaires pour spécifier la position et l'orientation d'un objet dans l'espace, le rapport mathématique reliant les coordonnées de l'objet ciblé et la posture finale du membre supérieur sont a priori indéterminés. Cette observation indique qu'une position ou une orientation finale donnée de la main peut théoriquement être obtenue par un nombre infini de combinaisons angulaires et que la majorité des mouvements d'atteinte et de saisie peuvent être réalisés suivant théoriquement un nombre infini de possibilités de mouvements.

Bien que la presque totalité des mouvements d'atteinte et de saisie possède un nombre théoriquement infini de solutions motrices, une solution unique et similaire est normalement sélectionnée d'essai en essai par une majorité de sujets pour une tâche donnée. Ainsi, malgré qu'un grand nombre de postures finales du bras et de la main soient possibles, le bras et la main adoptent généralement une posture finale définie et relativement constante au cours d'essais successifs dirigés vers un objet placé à une position donnée (Atkeson & Hollerbach 1985; Desmurget & Prablanc 1997; Fan et al. 2006; Flanders et al. 1992; Georgopoulos et al. 1981; Gréa et al. 2000; Hore et al. 1992; Paulignan et al. 1997; Roby-Brami et al. 2003; Soechting & Flanders 1993; Soechting & Lacquaniti 1981; Strautman et al. 1991). Les mouvements observés sont généralement stéréotypés éliminant plusieurs des solutions possibles pour amener la main à la cible. Le contrôle des mouvements d'atteinte et de saisie semble alors simplifié en diminuant le nombre de degrés de liberté impliqués pour réaliser le mouvement.

Différents modèles et hypothèses ont tenté de résoudre de quelle façon une telle solution unique est générée par le système nerveux central (SNC). De fait, la manière dont le système moteur résout le problème du contrôle multi-articulaire est de grand intérêt, car elle fournit des informations importantes concernant l'organisation fonctionnelle du système nerveux. Cependant, comment le SNC parvient à choisir une posture du membre supérieur qui correspond à la position et l'orientation désirée de la main dans l'espace reste encore une question débattue (Bizzi et al. 2008; Buchanan et al. 1997; Desmurget et al. 1998; Gielen et al. 1997; Roby-Brami et al. et al. 2000; Soechting et al. 1995; Turvey 1990). Une hypothèse influente a proposé un contrôle parallèle des différentes composantes du mouvement (atteinte, saisie et orientation). Le contrôle parallèle et l'hypothèse des canaux proposent que les différentes composantes du mouvement soient contrôlées par différents ensembles de neurones.

1.2.1 Contrôle parallèle des composantes des mouvements volontaires du bras et de la main

Afin d'atteindre et de saisir correctement un objet, la position et l'orientation finales de la main, de même que l'ouverture des doigts, doivent correspondre à l'objet ciblé. Différentes études psychophysiques ont proposé que ces principales composantes du mouvement étaient traitées par des canaux parallèles (Flanders et al. 1992; Gordon et al. 1994a,b; Jeannerod 1981, 1984; Lacquaniti & Soechting 1982; Soechting 1984), mais interdépendants (Desmurget et al. 1996, 1998; Marotta et al. 2003; Roby-Brami et al. 2000; Soechting & Flanders 1993). Selon cette hypothèse, le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main serait simplifié par le SNC en séparant le plan total du mouvement en modules fonctionnels parallèles, chaque module comprenant un petit nombre de degrés de liberté (Jeannerod 1984; Lacquaniti & Soechting 1982; Paulignan 1991a; Stelmach et al. 1994; Wallace & Weeks 1988).

Initialement, l'hypothèse des canaux parallèles était restreinte à l'atteinte manuelle et à la saisie. Selon l'hypothèse initiale, ces deux composantes étaient contrôlées par deux canaux séparés (Jeannerod 1981). L'hypothèse des canaux proposait alors un contrôle parallèle des parties proximale et distale du bras, ou des composantes extrinsèques et intrinsèques de la cible, respectivement liées à l'atteinte et la saisie. Dans sa forme plus récente, l'hypothèse des canaux inclue un troisième canal pour le contrôle parallèle de l'orientation de la main (Arbib 1981; Fan et al. 2006). Toutefois, la validité de l'hypothèse des canaux reste controversée. De fait, l'hypothèse des canaux parallèles a été à la fois soutenue et réfutée par une variété d'études comportementales. Les prochaines sous-sections traitent plus en détail des observations en faveur et en défaveur du contrôle parallèle de l'atteinte, la saisie et l'orientation spatiale de la main.

1.2.1.1 Contrôle parallèle de l'atteinte et de la saisie

L'hypothèse des canaux est surtout supportée par les expériences d'atteinte et de saisie montrant que le transport de la main vers une cible et l'ouverture des doigts pour saisir l'objet sont réalisés de façon parallèle (Jeannerod 1984). De fait, l'hypothèse de canaux prédit que les composantes correspondant à l'atteinte et la saisie reflètent l'output de deux programmes moteurs indépendants, mais couplés temporellement (Jeannerod 1984). Ainsi, si l'hypothèse des canaux est vraie, le transport de la main devrait être indépendant de la forme ou de la taille de l'objet à saisir. En ce sens, certains travaux ont montré que la position d'un objet dans l'espace affecte la cinématique du transport de la main vers la cible, mais n'influence pas l'ouverture des doigts (Gentilucci et al. 1991; Jeannerod 1984). Inversement, il a aussi été montré que la taille d'un objet influence le maximum d'ouverture des doigts, mais n'affecte pas le profil cinématique du transport de la main vers la cible (Paulignan 1991a; Wallace & Weeks 1988). L'hypothèse des canaux propose alors que l'atteinte d'un objet fait intervenir les articulations proximales du bras (épaule, coude) pour aligner le bras avec l'objet ciblé, alors que la saisie d'un objet fait intervenir les articulations distales du bras (poignet, doigts) pour aligner la main avec l'objet ciblé (Jeannerod 1984; Lacquaniti & Soechting 1982).

1.2.1.2 Contrôle parallèle de l'atteinte et de l'orientation de la main

Peu d'études se sont attardées au contrôle de l'orientation spatiale de la main pendant les mouvements d'atteinte manuelle. Certains travaux ont toutefois montré que l'orientation d'un objet dans l'espace n'affectait pas le transport de la main vers la cible (Fan et al. 2006; Lacquaniti & Soechting 1982; Stelmach et al. 1994). Dans les expériences de Lacquaniti & Soechting (1982), le mouvement du poignet était réalisé de la manière suivante: l'objet était placé dans différentes orientations dans le plan frontal (face au sujet), et les sujets devaient projeter le bras dans le plan para-sagittal (parallèlement au plan médian qui sépare les moitiés droite et gauche du corps) pour atteindre l'objet. La position de départ de la partie supérieure du bras était verticale, l'avant-bras horizontal et la main en supination (paume vers le haut) ou semi-pronation (pouce vers le haut) selon la tâche à réaliser. Desmurget et ses collègues (1996) ont proposé que ces conditions expérimentales utilisées par Lacquaniti & Soechting (1982) entraînaient une réduction de la complexité du mouvement à réaliser, ce qui a potentiellement pu induire un découplage suggérant un contrôle séparé du transport et de l'orientation de la main.

Dans des travaux plus récents, Soechting & Flanders (1993) ont aussi montré que la position et l'orientation de l'objet dans l'espace étaient traitées par des canaux parallèles, mais interdépendants. Dans leurs expériences, Soechting & Flanders (1993) ont présenté à des sujets un cylindre dont l'orientation (relative à la verticale) et la position spatiale étaient modifiées d'essai en essai. Les sujets devaient saisir un deuxième cylindre identique à celui présenté, puis aligner le cylindre saisi avec le premier cylindre présenté. Dans une première condition, la tâche était exécutée de mémoire, et les sujets devaient tenter de reproduire la position et l'orientation du cylindre présenté. Dans d'autres conditions, les sujets devaient tenter de reproduire seulement l'orientation du premier cylindre, soit de mémoire, soit lorsque le premier cylindre était visible. D'abord, les erreurs variables étaient comparables dans les différentes conditions étudiées, suggérant que la position n'influence pas l'orientation de la main et que les transformations impliquant la position et l'orientation de la cible sont exécutées en parallèle. Cependant, les erreurs constantes changeaient en fonction de la condition étudiée : des erreurs plus grandes étaient observées lorsque le

cylindre était visible et que l'appariement de l'orientation devait se faire à une position différente de celle où était présenté le premier cylindre (reproduction de l'orientation seulement). Ces erreurs étaient reliées à la posture du bras, suggérant que l'orientation de la main est influencée par des paramètres extrinsèques (spatiaux) et intrinsèques (posture du bras). Ainsi, bien que les transformations impliquant la position et l'orientation de cible semblent être réalisées en parallèle, le fait que les erreurs constantes dépendent de la position et de l'orientation de la cible, de même que de la posture du bras suggère que la transformation de l'orientation de la cible en orientation de la main n'est pas totalement indépendante de la transformation de la position de la cible.

Encore plus récemment, Fan et ses collègues (2006) ont montré que l'orientation finale du bras et de la main dépendait fortement de l'orientation de la cible. Selon leur observations, les orientations finales à adopter déterminent les trajectoires de chaque articulation lors des mouvement d'atteinte et de saisie. Cependant, la vitesse de transport du bras et de la main et la durée du mouvement d'atteinte ne variaient pas pour différentes orientations de la cible (Fan et al. 2006). Ces résultats ont alors suggéré que le transport et l'orientation de la main sont différentes composantes du mouvements, supportant l'hypothèse des trois canaux parallèles du contrôle du mouvement (Arbib 1981).

1.2.2 Arguments en défaveur de l'hypothèse des canaux parallèles

Malgré les observations en faveur de l'hypothèse des canaux, l'interaction entre l'atteinte, la saisie et l'orientation de la main lors des mouvements volontaires du bras et de la main fait encore l'objet de recherches. Plusieurs données en contradiction avec l'hypothèse des canaux parallèles suggèrent plutôt un couplage fonctionnel entre ces différentes composantes du mouvement.

D'une part, différentes observations ont suggéré une relation entre l'atteinte et la saisie (Jakobson & Goodale 1991; Marteniuk et al. 1987; Wallace & Weeks 1988). Par exemple, il a été observé que la durée et la vitesse maximale du transport de la main

peuvent toutes deux être affectées par la taille d'objet ciblé (Marteniuk et al. 1987), ou que la durée du mouvement influence le maximum d'ouverture de pince (Wallace & Weeks 1988). L'observation d'une interrelation entre la durée du mouvement généralement liée à la phase de transport de la main et l'ouverture des doigts contredit l'hypothèse des canaux parallèles. D'autres observations ont aussi suggéré que les mécanismes de contrôle qui sous-tendent le transport de la main et la formation de l'ouverture de pince sont affectés de façon similaire par les contraintes de la tâche (Jakobson & Goodale 1991).

D'autre part, différentes observations ont également suggéré que le contrôle de l'orientation spatiale de la main est fortement lié au contrôle du transport de la main et de la saisie de l'objet (Desmurget et al. 1996, 1998; Desmurget & Prablanc 1997; Gentilucci et al. 1996; Mamassian 1997; Marotta et al. 2003; Roby-Brami et al. 2000). Par exemple, lors de mouvements vers des cibles de différentes orientations, une rotation significative de la partie proximale du bras a été observée en fonction de l'orientation de l'objet ciblé (augmentation de l'horizontale à la verticale), de même qu'une relation linéaire entre la rotation des parties proximale et distale du bras, suggérant une rotation coordonnée aux articulations de l'épaule et du coude (Marotta et al. 2003). Ces observations ont suggéré que le bras en entier contribue à l'orientation de la main pendant le mouvement et que la distinction entre le transport de la main et la saisie de l'objet n'est pas directement représentée selon des cinématiques proximale/distale, contrairement à ce qui est prédit par l'hypothèse des canaux parallèles (Marotta et al. 2003). Il a également été démontré que la direction et l'amplitude de la phase de transport sont affectées par l'orientation de la cible, que le déroulement temporel de la rotation du poignet est influencé par la position de la cible indépendamment de la forme et de l'orientation de l'objet, et que l'ouverture des doigts pendant la phase de saisie est affectée par l'orientation et la taille de la cible (Gentilucci et al. 1996). Ensemble, ces données ont suggéré une intégration entre les composantes proximale et distale du bras pendant les mouvements d'atteinte et de saisie, contraire à l'hypothèse des canaux (Gentilucci et al. 1996). D'autres travaux ont aussi montré que l'orientation de la cible affecte significativement toutes les composantes du mouvement

(trajectoire de la main, orientation de la main, et ouverture des doigts; Mamassian 1997), également à l'encontre de l'hypothèse des canaux.

Par ailleurs, l'approche théorique de Torres et Zipser (2002) prédit la coarticulation du transport et de l'orientation de la main le long du déplacement, et implique que ce contrôle simultané est indépendant des variations de vitesse, de la posture initiale du bras, et de l'orientation finale requise. De fait, Torres & Zipser (2004) ont présenté des données expérimentales chez l'humain confirmant ce modèle dans un contexte de mouvement naturel. Ces données semblent alors en contradiction avec l'hypothèse des canaux parallèles. Des différences significatives dans les cinématiques de la main ont été observées en réponse aux changements de posture initiale et d'orientation de la cible. Le degré de synchronisation du transport et de l'orientation de la main pour différentes vitesses du mouvement supporte plutôt l'idée d'une étape intermédiaire qui résout la géométrie du mouvement indépendamment des dynamiques temporelles du mouvement (Torres & Zipser 2004).

1.2.2.1 Études de perturbation en défaveur de l'hypothèse des canaux parallèles

Plusieurs des données en contradiction avec l'hypothèse des canaux proviennent des études de perturbations visuelles. Ces études permettent de perturber une composante spécifique du mouvement et d'observer les effets sur les autres composantes du mouvement. Dans différentes études de perturbation visuelle, une caractéristique extrinsèque (par exemple la position ou l'orientation) ou intrinsèque (par exemple la taille) de la cible a été modifiée à l'initiation du mouvement vers la cible. Les différents effets des perturbations ont alors été mesurés sur les différentes composantes des mouvements telles la position ou l'orientation spatiale de la main, ou l'ouverture des doigts. Ces études de perturbations visuelles ont permis d'étudier l'indépendance des canaux, car elles permettent d'évaluer si une perturbation spécifique affecte toutes les composantes du mouvement ou si elle affecte qu'une seule composante en isolation comme le propose l'hypothèse des canaux. Par exemple, l'hypothèse des canaux suggère qu'une perturbation de la position de la cible affecterait le transport de la main lors de l'atteinte de la cible sans toutefois affecter

les composantes reliées à la saisie de l'objet. De la même manière, l'hypothèse des canaux suggère qu'une perturbation de la taille de la cible affecterait l'ouverture des doigts pour la saisie de l'objet sans affecter les composantes du mouvement relié à l'atteinte de l'objet. Toutefois, différentes études de perturbations visuelles ont montré qu'une perturbation sélective de la position (Gentilucci et al. 1992; Paulignan et al. 1991a), de l'orientation (Desmurget et al. 1996, 1998; Soechting & Flanders 1993; Stelmach et al. 1994) ou de la taille (Castiello et al. 1992; Paulignan et al. 1991b) de l'objet ciblé influence toutes les composantes du mouvement.

Dans une étude de perturbation visuelle sélective de l'orientation de la cible, Desmurget et ses collègues (1996) ont tenté de déterminer si la généralisation de l'hypothèse des canaux parallèles, de sa forme initialement restreinte à la phase de transport et la phase de saisie des mouvements de la main, vers sa forme plus récente incluant l'orientation de la main, était réellement justifiée. Ils ont demandé à des sujets d'atteindre et de saisir un cylindre placé dans différentes orientations. Pendant le mouvement, l'orientation de l'objet était soit gardée constante, soit modifiée à l'initiation du mouvement. Les déplacements du poignet (séquence des positions de la main dans l'espace) et les trajectoires du poignet (séquence de positions de la main dans le temps) ont été tous deux affectés par l'orientation de l'objet et par les perturbations de l'orientation. Ces observations ont suggéré que le transport du bras et l'orientation de la main ne sont pas contrôlés de façon indépendante. L'orientation n'était pas modifiée seulement au niveau de l'avant-bras et de la main, suggérant que les degrés de liberté redondant disponibles étaient utilisés par le système moteur pour réaliser la tâche. La posture finale du bras était stable pour une orientation donnée. Par exemple, lorsque l'orientation de l'objet était subitement modifiée à l'initiation du mouvement, la correction du mouvement plaçait la partie proximale du bras dans la même configuration que la configuration adoptée lorsque l'orientation initiale de l'objet correspondait à l'orientation finale suite à la perturbation. Ces observations ont alors suggéré que le transport de la main dirige le mouvement du pouce dans l'espace (Haggard & Wing 1997; Smeets & Brenner 1999), que la position et

l'orientation sont contrôlées de façon interdépendante et que le transport et l'orientation de la main ne constituent pas des canaux indépendants (Desmurget et al. 1996).

En plus des études de perturbations visuelles de la cible, des études de perturbations mécaniques ont aussi présenté des résultats en défaveur de l'hypothèse des canaux. Certaines études ont montré qu'une perturbation mécanique de la trajectoire du bras produit un ajustement compensatoire de l'ouverture de pince, suggérant que le transport de la main et l'ouverture des doigts sont deux composantes interdépendantes des mouvements de la main (Haggard & Wing 1991, 1995). Lors de ces études, des perturbations mécaniques étaient induites aléatoirement pendant 25% des essais, via un déclencheur électrique attaché au bras en mouvement. Lors des perturbations, le bras était tiré vers l'arrière (loin de la cible) ou poussé vers la cible. L'ajustement de l'ouverture des doigts ramenait l'ouverture de pince et le transport de la main vers une relation spatiale stéréotypée.

Malgré ces observations en contradiction avec l'hypothèse des canaux, l'interprétation des données en désaccords avec l'hypothèse de canaux n'est pas sans ambiguïté. Dans les études de perturbations visuelles, l'absence d'adaptation sélective pour le transport, la saisie ou l'orientation de la main lorsque la position, la taille ou l'orientation de l'objet est respectivement changée peut être expliquée par l'existence de mécanismes de coordination reliant temporellement les différentes composantes du mouvement (Hoff & Arbib 1993; Paulignan et al. 1991a,b). Gentilucci et ses collègues (1992) ont proposé un couplage temporel entre la phase de transport et la phase de saisie, deux composantes du mouvement affectées par une perturbation visuelle, mais pour lesquelles différents délais semblent requis pour la réorganisation vers la nouvelle cible. Lors de telles perturbations, ces différents délais semblent causer un découplage entre le transport et la saisie qui sont normalement synchronisées, et suggèrent que la planification de l'ouverture des doigts prend en compte non seulement les caractéristiques visuelles de l'objet ciblé, mais aussi le temps prévu par la phase de transport pour atteindre la cible. Il est aussi possible que dans les paradigmes de perturbations visuelles de la position, la présentation successive de deux cibles visuelles différentes plutôt qu'une réelle perturbation peut générer dans le cerveau deux programmes moteurs séparés (Gentilucci et al. 1992).

Résumé 1:

En conclusion de cette première section, les mouvements volontaires du bras et de la main, quoique facile à réaliser, semblent dépendre de processus complexes. Bien que l'orientation spatiale de la main soit une composante importante de ces mouvements, peu de données concordantes informent quant à la façon dont elle est sensoriellement perçue et contrôlée.

2. Organisation des mouvements volontaires du bras et de la main

Question 2: Quand les informations sensorielles sont-elles importantes pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main ?

Pour tenter de comprendre si les informations sensorielles sont critiques *avant* l'initiation du mouvement et/ou *pendant* l'exécution du mouvement, cette deuxième section présente une revue sommaire des travaux portant sur les principales étapes impliquées lors de la réalisation des mouvements volontaires du bras et de la main. De fait, il semble d'abord essentiel de définir les différentes étapes impliquées lors de ces mouvements afin d'arriver à déterminer à quel moment les informations sensorielles sont critiques pour définir adéquatement l'orientation spatiale.

2.1 Hypothèses du contrôle de l'atteinte manuelle

Plusieurs modèles actuels suggèrent que la réalisation d'un mouvement d'atteinte manuelle implique différentes étapes, chacune correspondant aux différents problèmes que le système nerveux doit résoudre afin de produire un mouvement. Ces étapes comprennent principalement la localisation de l'objet ciblé dans l'espace, l'estimation de la position du bras et de la main dans l'espace, la planification d'une ou de plusieurs trajectoires, l'exécution du mouvement et la correction des erreurs subséquentes pendant la réalisation du mouvement. Différentes hypothèses ont suggéré différentes stratégies pour la réalisation des mouvements d'atteinte manuelle. Par exemple, alors qu'une hypothèse pionnière a suggéré qu'un plan moteur détaillé est défini avant l'initiation du mouvement (Woodworth 1899), une hypothèse actuelle suggère plutôt que la majeure partie des détails parvient en temps réel pendant l'exécution du mouvement (Buneo & Andersen 2006; Desmurget et al.

1999; Desmurget & Grafton 2000; Glover 2004; Iacoboni 2006). Les prochaines sections traitent spécifiquement de ces deux hypothèses.

Malgré que d'autres hypothèses décrivent également différents aspects de la planification et du contrôle de l'atteinte manuelle, ces dernières ne sont pas spécifiquement abordées dans le présent chapitre. Par exemple, il a été suggéré que le mouvement d'atteinte peut être généré soit en fonction du mouvement à produire (théorie du codage vectoriel; Georgopoulos 1995; Gordon et al. 1994; Kalaska et al. 1983; Vindras & Viviani 1998), soit en fonction de la position à atteindre (théorie du point d'équilibre; Asatryan & Feldman 1965; Feldman 1966, 1986; et al. 1998; Kelso 1977; Lan et al. 2005; McIntyre & Bizzi 1993; Polit & Bizzi 1978; St-Onge et al. 1997). Selon la théorie du codage vectoriel, le SNC planifie le mouvement d'atteinte en spécifiant l'amplitude et la direction du mouvement, alors que suivant la théorie du point d'équilibre le système moteur contrôle le seuil du réflexe d'étirement des muscles pour parvenir à la posture finale désirée (changement de posture, d'un point d'équilibre à un autre).

Les modèles du point d'équilibre ont proposé un mécanisme simple où seule la position finale désirée et les boucles de réflexes sont utilisées par le système nerveux pour produire un mouvement. Lors du mouvement d'atteinte manuelle, le SNC traduit la position spatiale ciblée en longueur finale désirée des muscles du bras, et encode ces valeurs statiques dans les commandes motrices envoyées aux motoneurones. Les muscles tendus se comportant comme des ressorts, la force produite par chaque muscle se traduit par une simple opération physique, soit le produit de l'écart à la position d'équilibre (différence entre la longueur réelle courante des muscles et la longueur finale ciblée), par la raideur (coefficient de proportionnalité entre l'allongement d'un ressort et l'augmentation qui en résulte). La raideur musculaire est déterminée par la tension, et est dépendante des propriétés physiologiques et des activités des motoneurones, elles-mêmes déterminées par les commandes motrices et par les gains des réflexes (revue Darlot 2004). Deux versions de la théorie du point d'équilibre ont été proposées, selon l'importance relative accordée à l'élasticité des muscles (modèle alpha décrit par Bizzi; (McIntyre & Bizzi), ou aux boucles de régulation (modèle lambda décrit par Feldman). La principale différence entre ces deux

versions est que dans le modèle alpha, les commandes motrices encodent les niveaux finaux d'activité contractile des muscles, alors lorsque dans le modèle lambda les commandes motrices encodent le seuil de réflexe d'étirement et le degré de co-contraction des muscles, sans toutefois encoder explicitement l'activité contractile des muscles.

Différentes observations semblent toutefois en contradiction avec la théorie du point d'équilibre (Abend et al. 1982; Atkeson & Hollerbach 1985; Coello 1996; Day & Marsden 1982; Flash & Hogan 1985; Gordon et al. 1994; Lackner & Dizio 1994; Morasso 1981; Nougier et al. 1996; Rothwell et al. 1982) et un débat persiste entre cette théorie et celle contrôle vectoriel. Une approche plus récente et plus générale suggère que le mouvement est généré en fonction de représentations internes, utilisées par le système nerveux pour décrire les propriétés du bras et de la main (longueur, masse), les propriétés de l'environnement et les caractéristiques de la cible (théorie des modèles internes; revue Desmurget & Grafton, 2000).

2.1.1 Atteinte balistique et correction en fin de mouvement

Une première hypothèse a suggéré qu'un plan moteur détaillé est défini avant l'initiation du mouvement, lequel plan inclurait tous les détails temporels de la production du mouvement, du début du mouvement jusqu'à l'atteinte de la cible (Woodworth 1899). Depuis les observations pionnières de Woodworth (1899), différentes études psychophysiques ont suggéré que les mouvements d'atteinte manuelle pouvaient être divisés en deux phases, soit une phase rapide balistique suivie d'une phase plus lente de contrôle. La première phase balistique préprogrammée (feedforward) assurerait seulement le transport de la main à la proximité de la cible, alors que la seconde phase de contrôle corrective permettrait d'atteindre la cible avec précision via des mécanismes de rétroaction ou feedback (Arbib 1981; Burdet & Milner 1998; Crossman & Goodeve 1983; Jeannerod 1988; Keele & Posner 1968; Meyer et al. 1988; Milner 1992; Plamondon & Alimi 1997; Rosenbaum 1991; Woodworth 1899). Suivant cette théorie, les mouvements d'atteinte

seraient planifiés avant le début du mouvement et pourraient être corrigés relativement tardivement pendant le mouvement. Les mouvements correctifs apporteraient la main de plus en plus près de la cible jusqu'à ce que la distance entre la main et la cible soit acceptablement petite. Par exemple, le modèle de Milner (1992) propose que le mouvement est décomposé en une série de sous-mouvements et que les mécanismes correctifs agissent à intervalles discrets pour assurer la précision finale.

2.1.2 Contrôle en temps réel de la position de la main

L'implication relative de la planification motrice précédant le mouvement et du contrôle moteur pendant l'exécution du mouvement a fait l'objet de nombreux débats (Arbib 1981; Desmurget et al. 1998; Desmurget & Grafton 2000; Jeannerod 1988; Paillard 1996), et les mécanismes du contrôle des mouvements sont encore controversés. Différents modèles attribuent une importance différente aux boucles de rétroaction pour le contrôle du mouvement. L'importance relative de ces différents modèles continue d'être débattue (Desmurget & Grafton 2000). Néanmoins, l'hypothèse la plus récente propose que le déplacement de la main est contrôlé en temps réel pendant l'exécution des mouvements.

Prablanc et ses collègues (1986) ont cherché à évaluer si la commande motrice résultant de la planification pouvait être modifiée pendant l'exécution du mouvement. Ils ont évalué le rôle des informations visuelles concernant la position de la cible pour la correction de la trajectoire de la main lorsque la vision de la main n'était pas disponible et que la durée de présentation de la cible était variée. Lorsque la cible était présentée pendant toute la durée du mouvement, les mouvements étaient environ trois fois plus précis que lorsque la cible disparaissait peu de temps après l'initiation du mouvement, suggérant que les mouvements d'atteinte réalisés sans vision de la main ne sont pas purement préprogrammés, mais plutôt corrigés pendant leur exécution. De ces observations il a été proposé que des modifications du plan moteur sont intégrées pendant l'exécution du mouvement et qu'elles doivent dépendre de la comparaison des informations visuelles

concernant la position de la cible et des informations non-visuelles concernant la position de la main.

Également afin d'évaluer si la commande motrice résultant de la planification était modifiée pendant l'exécution du mouvement, Prablanc et ses collègues ont mesuré la précision finale des mouvements d'atteinte dans une série d'expériences dans lesquelles l'imprécision de l'estimation initiale de la position de la cible était augmentée pendant l'étape de planification motrice précédant l'initiation du mouvement (Goodale et al. 1986; Pélisson et al. 1986; Prablanc & Martin 1992). Utilisant un paradigme de saut de cible (déplacement de la cible pendant la saccade oculaire, imperceptible consciemment dû à la suppression de perception visuelle pendant la saccade), Prablanc et ses collègues ont observé que la trajectoire de la main, d'abord dirigée vers la position de la première cible, divergeait progressivement vers la position de la deuxième cible (Desmurget et al. 1999; Goodale et al. 1986; Pélisson et al. 1986; Prablanc & Martin 1992). La correction des trajectoires de la main étaient fluides, tel que démontré par l'absence de discontinuité dans les courbes de vitesse du poignet. De plus, les courbes de vitesse du poignet ont montré le même profil en forme de cloche pour les mouvements vers des cibles stationnaires et vers les cibles déplacées. Les corrections de la trajectoire de la main étaient observables jusqu'à 110 msec après le début du mouvement de la main, et synchronisées avec la fin de la saccade oculaire, suggérant que la trajectoire de la main ait été modifiée très tôt dans le mouvement.

Une hypothèse plus récente suggère alors qu'un plan minimal est défini avant l'initiation du mouvement, et que la majeure partie des détails temporels parvient pendant l'exécution du mouvement (Bhat & Sanes 1998; Bullock et al. 1998; Bullock & Grossberg 1988; Gordon et al. 1994a; Messier & Kalaska 1997; Morasso 1981). Certains modèles actuels prédisent que les afférences sensorielles et les copies efférentes du mouvement peuvent être utilisées pour corriger le mouvement pendant son exécution via des boucles de rétroaction (Connolly & Goodale 1999; Desmurget et al. 1999, 2001; Desmurget & Grafton 2000; Hoff & Arbib 1993; Iacoboni 1999; Kalaska et al. 2003; Pélisson et al. 1986; Prablanc et al. 2003; Prablanc & Martin 1992; Schenk et al. 2005; Supuk et al. 2005).

Suivant cette théorie, des mécanismes de correction automatiques peuvent être activés en temps réel pendant l'exécution des mouvements d'atteinte et de saisie afin de corriger la trajectoire de la main.

2.2 Contrôle de l'orientation spatiale de la main

La majorité des études sur les mouvements d'atteinte manuelle porte sur le contrôle de la position spatiale de la main. Seulement quelques études récentes ont abordé sommairement la planification et la correction en temps réel de l'orientation de la main pendant le mouvement d'atteinte manuelle (Fan et al. 2006; Torres & Zipser 2002, 2004; Tunik et al. 2005). De ces études, il a été suggéré que l'information sensorielle concernant l'orientation de la cible était prise en compte dès le début du mouvement (Fan et al. 2006; Tillery et al. 1991). Il a également été suggéré que la posture finale de la main était planifiée avant l'initiation du mouvement (Elsinger & Rosenbaum 2003; Fan et al. 2006; Grea et al. 2000) et qu'un modèle feedforward était utilisé lors de la sélection de la posture finale à atteindre (Elsinger & Rosenbaum 2003). Cette conclusion est compatible avec les observations voulant que la représentation visuelle de la cible dans l'espace extra-personnel doit être transformée en représentation kinesthésique de l'orientation des segments du bras avant que le mouvement ne puisse être produit (Fan et al. 2006; Tillery et al. 1991; Soechting & Flanders 1989b).

Parmi les quelques études portant spécifiquement sur le contrôle de l'orientation spatiale, la plus récente a évalué la coordination du bras et du poignet dans une tâche nécessitant le contrôle précis de l'orientation de la main (Fan et al. 2006). Les sujets devaient atteindre et saisir une des deux cibles placées dans différentes orientations dans le plan frontal (face aux sujets). L'orientation des cibles était soit statique, soit perturbée de façon prévisible, soit perturbée de façon imprévisible (aléatoire). Dix blocs d'essais étaient réalisés, les 7 premiers blocs dans des conditions normales non-perturbées, et les 3 derniers blocs dans des conditions de perturbations. Dans chacun des 7 premiers blocs, l'orientation

de la cible était stationnaire, aléatoirement fixée dans une des 7 orientations suivantes: 30, 50, 70, 90, 110, 113 ou 150°. Dans les derniers blocs d'essais, l'orientation était perturbée soit de manière répétitive (prévisible) ou de manière aléatoire (3 possibilités par cible).

Lorsque l'orientation des cibles était statique, il a été observé que la rotation de la main vers l'orientation requise débutait dès l'initiation du transport de la main vers la cible, et que les sommets de vitesses étaient linéairement proportionnels à l'orientation des cibles (Fan et al. 2006). Il a aussi été montré et que la durée des mouvements était constante pour les différentes positions et orientations des cibles (Fan et al. 2006). Selon Fan et ses collègues (2006), l'orientation de la cible impose une contrainte sur l'orientation finale du bras et de la main, laquelle serait une variable contrôlée et spécifiée en avance par le SNC. La posture finale à atteindre permettrait alors de déterminer les trajectoires angulaires aux articulations du bras.

Lorsque l'orientation de la cible était perturbée pendant le mouvement, il a été montré que les sujets parvenaient encore à accomplir le mouvement avec une trajectoire continue (Fan et al. 2006). L'orientation finale de la main pour les essais perturbés était la même que celle observée lorsque la cible était initialement orientée dans cette orientation finale lors des essais non perturbés (Fan et al. 2006). Lors des premiers essais de perturbation prévisible, la main effectuait une rotation d'abord jusqu'à l'orientation originale de cible puis était ensuite corrigée pour correspondre à l'orientation finale de la cible. Les corrections initiales avaient lieu environ 200 ms après le début de la perturbation. Ce temps de réaction a diminué suite à l'adaptation à la perturbation : la trajectoire de l'orientation de la main a changé de façon à correspondre à la trajectoire des essais non perturbés vers la même orientation finale. Ainsi, pour des mouvements dirigés vers des cibles dont l'orientation était perturbée de façon prévisible, la perturbation pouvait être anticipée et un plan moteur vers une cible qui n'était pas physiquement représentée pouvait être commandé. De fait, le temps de réaction à la perturbation était considérablement diminué et le temps de réaction à la présentation initiale de la cible était augmenté, suggérant un temps plus long pour activer un plan moteur plus complexe. Par contre, aucune évidence d'adaptation de l'orientation de la main n'a été observé dans la condition

de perturbation aléatoire. Comme dans cette condition la perturbation ne pouvait pas être prédite, le temps de réaction à la perturbation n'a pas diminué en fonction du nombre d'essais réalisés. Pour des mouvements dirigés vers des cibles dont l'orientation était perturbée de façon aléatoire, le système moteur mettait à jour l'orientation de la cible pendant le mouvement (contrôle en temps réel).

Ensemble, les observations de Fan et ses collègues (2006) suggèrent que le feedback est important pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main, mais que le SNC tend à optimiser une planification feedforward plutôt que la correction feedback lorsque l'information concernant la perturbation de l'orientation de la cible est prévisible (Fan et al. 2006). Fan et ses collègues (2006) propose la possibilité que les deux types de mécanismes feedback et feedforward coexistent dans le SNC, et que le recrutement d'un mécanisme versus l'autre est dépendant de la difficulté de la tâche, des priorités des multiples cibles en compétitions, et de la familiarité ou la connaissance de la tâche et de l'environnement.

Résumé 2:

En conclusion de cette deuxième section, différentes observations ont suggéré que l'orientation spatiale de la main pouvait être estimée à différentes étapes de l'organisation des mouvements volontaires du bras et de la main, soit avant et pendant le mouvement. Par ailleurs, il a été proposé qu'un plan moteur minimal de l'atteinte manuelle est généré avant le début du mouvement, et que ce premier plan imprécis n'est pas exécuté sans être corrigé. Ce plan moteur resterait plutôt sous le contrôle des boucles de rétroaction qui l'ajusteraient en temps réel.

3. Rôles des informations sensorielles pour le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main

Question 3: *Quelles informations sensorielles sont critiques pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main?*

Les informations sensorielles provenant de la vision et de la proprioception peuvent être utilisées afin de construire des représentations internes des objets et du corps pour guider les mouvements dans l'espace. La contribution de la vision et de la proprioception a surtout été étudiée pour le contrôle de la position spatiale ou de l'ouverture de la main lors des mouvements d'atteinte et de saisie. Peu d'études ont évalué le rôle des informations sensorielles et la contribution respective de la vision et de la proprioception pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main. Cette troisième section présente un recensement des travaux portant sur le rôle de la vision, de la proprioception et de l'intégration visuo-proprioceptive principalement lors des mouvements d'atteinte et de saisie.

3.1 Rôle de la vision

La vision semble jouer un rôle significatif dans la réalisation des mouvements d'atteinte et de saisie. Dans une majorité de situations quotidiennes, la cible d'un mouvement est définie par la vision. La vision peut également être utilisée pour spécifier la position, la posture et le déplacement de la main dans l'espace. Par exemple, lorsque les yeux sont fermés avant de débiter un mouvement d'atteinte vers un objet ou vers une partie précise de notre corps, la précision du mouvement est généralement diminuée (Adamovich et al. 1998; Berkinblit et al. 1995; Rosenbaum 1991; Soechting & Flanders 1989b). Cet exemple suggère l'utilisation des informations visuelles pour le contrôle des mouvements d'atteinte (Adamovich et al. 1998; Berkinblit et al. 1995; Soechting & Flanders 1989b).

Bien que les mouvements réalisés avec et sans vision aient largement été étudiés, la nature des informations visuelles utilisées pour guider l'atteinte manuelle fait encore l'objet de recherches. Les informations visuelles peuvent inclure la vision de la cible et/ou la vision de la main, avant l'initiation et/ou pendant l'exécution du mouvement. Les prochaines sous-sections abordent l'implication de ces différentes sources d'information visuelle pour le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main.

3.1.1 Vision de la cible

Les informations visuelles concernant la cible peuvent informer sur la position spatiale, la forme, la taille et l'orientation spatiale de l'objet ciblé. Différentes études ont suggéré que la vision de la cible pendant le mouvement influence la précision spatiale (Prablanc et al. 1986), l'ouverture des doigts (Fukui & Inui 2006; Goodale et al. 1994) et l'orientation spatiale de la main (Gentilucci et al. 1996; Mamassian 1997) des mouvements sous guidage visuel. En contradiction avec ces observations, d'autres études ont montré que la vision de la cible n'influçait pas la configuration des doigts pendant le mouvement de saisie (Johansson et al. 2001; Santello et al. 2002). Certains travaux ont suggéré que l'information visuelle est importante pour définir la position de l'objet dans l'espace et pour suivre les changements de position, de taille et d'orientation de l'objet, mais qu'elle semble moins importante pour définir les signaux d'erreur provenant de la forme de la main et de l'objet (Santello et al. 2002).

3.1.2 Vision de la main

Le rôle des informations visuelles pour définir la position et l'ouverture de la main a été largement étudié (Abahnini et al. 1997; Bédard & Proteau 2001; Berthier et al. 1996; Brindle et al. 2006; Churchill et al. 2000; Connolly & Goodale 1999; Desmurget et al. 1997; Wing et al. 1986). Il a été montré que l'information visuelle statique concernant la

position initiale de la main, et l'information visuelle dynamique concernant le mouvement du bras et de la main influencent les cinématiques (Flanagan & Rao 1995; Wolpert et al. 1994) et la précision des mouvements (Adamovich et al. 1994; Bauer & Held 1975; Berkinblit et al. 1995; Darling & Miller 1993; Soechting & Flanders 1989b). Toutefois, la question à savoir façon comment le cerveau utilise ces informations pour le contrôle du mouvement reste non résolue. Les prochaines sous-sections abordent certaines des contradictions observées dans les études portant sur l'implication des informations visuelles statiques et dynamiques de la main lors des mouvements d'atteinte et de saisie.

3.1.2.1 Vision initiale de la main

Lorsque la vision de la main n'est pas disponible pendant le mouvement, les informations visuelles de la position statique initiale de la main avant le mouvement semblent améliorer la précision du mouvement d'atteinte (réduction des erreurs et/ou de la variabilité; Desmurget et al. 1995, 1998; Ghilardi et al. 1995; Prablanc et al. 1979a,b; Rossetti et al. 1994b; Vindras et al. 1998). Différentes interprétations ont été formulées pour expliquer cette observation. Une hypothèse répandue a suggéré que la vision initiale de la main améliore la précision du mouvement en permettant un meilleur encodage de la position initiale de la main (Desmurget et al. 1995, 1997; Ghilardi et al. 1995; Prablanc et al. 1979b; Rossetti et al. 1995).

Une autre hypothèse a suggéré que la comparaison entre la position initiale de la main et la position de la cible est une variable critique dans le contrôle des mouvements d'atteinte (Prablanc et al. 1979b; Rossetti et al. 1994b). Il a été proposé que la vision simultanée de la main et de la cible avant l'initiation du mouvement contribue à augmenter la précision des mouvements d'atteinte en permettant un meilleur encodage de la position initiale de la main par rapport à la cible (Proteau & Marteniuk 1993; Rossetti et al. 1994b). Cependant, il semble que l'amélioration de la précision du mouvement lorsque la vision initiale de la main est disponible ne dépend pas uniquement de la vision simultanée de la cible et de la main (Desmurget et al. 1997).

Dans une étude menée par Desmurget et ses collègues (1997), les sujets devaient pointer avec leur index droit vers leur index gauche non visible. La main (index droit) et la cible (index gauche) n'étaient jamais visibles simultanément. Dans cette condition, l'amélioration de la précision du mouvement lorsque la main était visible avant l'initiation du mouvement, comparativement à lorsque la main n'était jamais visible, pouvait seulement être expliquée par un meilleur encodage de la position initiale de la main lorsque la vision initiale était permise. Il a été observé que les erreurs systématiques et variables étaient significativement réduites lorsque la vision de la position statique de la main avant l'initiation du mouvement était permise. Cette observation a suggéré que l'amélioration de la performance ne dépendait pas uniquement de la vision simultanée de la main et de la cible pendant la planification du mouvement. Cette observation a aussi suggéré que la connaissance de la position initiale de la main est nécessaire pour planifier adéquatement les mouvements d'atteinte, que les récepteurs proprioceptifs sont partiellement inefficaces pour donner une estimation précise de la position statique du bras et que la vision de la position initiale statique améliore de façon significative la représentation proprioceptive de la position initiale.

3.1.2.2 Vision de la main pendant le mouvement

3.1.2.2.1 Atteinte manuelle et vision de la main

Bien que différentes études aient suggéré que l'information visuelle dynamique influence le contrôle des mouvements (Carrozzo et al. 1999; Desmurget et al. 1998; Prablanc et al. 1986; Woodworth 1899), l'utilisation de l'information visuelle concernant le bras et la main en mouvement fait l'objet de débat. Par exemple, certaines observations ont montré que l'élimination de la vision du bras pendant le mouvement affecte les cinématiques des mouvements d'atteinte (Carlton 1981), alors que d'autres n'ont pas montré d'effet (Elliott 1988). Proteau et Cournoyer (1990) ont montré que le niveau de pratique de la tâche pouvait expliquer les divergences observées entre ces résultats. Proteau et Cournoyer (1990) ont répliqué les résultats d'Elliott (1988) pour de faible niveau de pratique, et ont répliqué les résultats de Carlton (1981) après un niveau de pratique modéré.

Berkinblit et ses collègues (1995) ont cherché à clarifier jusqu'à quel point l'information visuelle de la main pendant le mouvement d'atteinte augmente la précision finale des mouvements. Ils ont étudié des mouvements d'atteinte vers des cibles réelles réalisés dans la noirceur complète (cibles visuelles mémorisées, information visuelle concernant la position de bras non disponible pendant le mouvement). Quatre conditions expérimentales ont été testées : aucune vision (yeux fermés) pendant le mouvement, vision de la cible seulement (cible lumineuse) pendant le mouvement, vision du doigt seulement (source lumineuse apposée au bout du doigt) pendant le mouvement, et vision du doigt et de la cible pendant le mouvement. Les erreurs observées dépendaient de l'information visuelle disponible pour réaliser le mouvement (erreurs 3D plus grandes dans la condition sans vision (~ 9 cm), un peu plus petite dans la condition avec vision du doigt (~ 5 cm), et plus petite dans les conditions avec vision du doigt et de la cible (~ 2 cm)), suggérant l'influence de la vision de la main pendant le mouvement sur la précision du mouvement.

De fait, lors de l'exécution d'un mouvement d'atteinte dans le noir ou les yeux fermés, l'erreur entre la position de la main et la position de la cible (erreur constante) peut atteindre 4 à 15cm (Adamovich et al. 1994; Berkinblit et al. 1995; Darling & Milner 1993; Soechting & Flanders 1989b). Il a été montré que ces erreurs ne sont pas reliées à des problèmes de mémorisation de la position de la cible (tel qu'inféré par la grande précision de l'atteinte en utilisant un long pointeur dans les mêmes conditions sensorielles), ni à des problèmes proprioceptifs (tel que montré par la grande précision de l'atteinte quand les sujets devaient reproduire la position de leur main après qu'elle ait été passivement déplacée à la position de la cible; Soechting & Flanders 1989b).

3.1.2.2.2 Saisie et vision de la main

Les études portant sur le rôle de la vision de la main pendant les mouvements de saisie ont aussi montré des observations contradictoires. Par exemple, lors de mouvements de saisie utilisant comme cible une image virtuelle d'un objet projeté dans un miroir, Jeannerod (1984) a observé très peu de différences en absence de vision du bras, soit seulement une légère diminution de la durée du mouvement. Différentes études ont

cependant montré une augmentation de la durée des mouvements effectués sans vision du bras (Berthier et al. 1996; Connolly & Goodale 1999; Gentilucci et al. 1994b; Fukui & Inui 2006). Par exemple, Connolly et Goodale (1999) ont rapporté une augmentation de la durée des mouvements lorsque la vision du bras et de la main était sélectivement éliminée pendant le mouvement, en utilisant une barrière opaque fixée sur une monture de lunettes (aucune vision de la main avant et pendant le mouvement, vision de la cible toujours disponible). En absence de vision du bras, la durée du mouvement observée était plus longue, avec des augmentations proportionnelles des phases d'accélération et de décélération. Toutefois, l'ouverture maximum de la main et le moment relatif auquel elle se produit étaient les mêmes avec et sans vision du bras. Une dissociation était donc observée entre les dimensions temporelles et spatiales de la formation de l'ouverture de la main dans cette étude. Ces données ont suggéré que la posture de la main peut être programmée sans la vision de la main, vraisemblablement par l'intermédiaire d'une combinaison des informations visuelles concernant la cible et des informations proprioceptives de la main. Néanmoins, comme en absence de vision la durée du mouvement était plus longue et l'ouverture maximum de la main était retardée, ces observations ont suggéré que la synchronisation relative des événements cinématiques est essentiellement inchangée en absence de vision du bras pendant le mouvement.

En contradiction avec l'étude de Connolly & Goodale (1999), une majorité d'études ont plutôt rapporté que l'augmentation de la durée des mouvements de saisie en absence d'information visuelle dynamique de la main pendant le mouvement est généralement due à une phase de décélération plus longue (Berthier et al. 1996; Churchill et al. 2000). Cette observation a alors suggéré l'utilisation des informations visuelles concernant la main pour guider les ajustements correctifs à la fin du mouvement (Crossman & Goodeve 1983; Novak et al. 2000, 2002). Dans l'ensemble, le signal visuel définissant la cible, le niveau de lumière ambiante ou la vision de la main avant le mouvement ne semblaient pas toujours constant entre les conditions, pouvant influencer les observations et peut-être expliquer certains résultats contradictoires.

Par ailleurs, différentes études ont démontré non seulement que la durée du mouvement était significativement prolongée lorsque la vision du bras n'était pas permise pendant le mouvement de saisie (Berthier et al. 1996; Connolly & Goodale 1999; Gentilucci et al. 1994b; Fukui & Inui 2006), mais aussi que le maximum d'ouverture des doigts était significativement plus grand (Berthier et al. 1996; Chieffi & Gentilucci 1993; Gentilucci et al. 1994b; Jakobson & Goodale 1991; Wing et al. 1986). Par exemple, en utilisant un miroir pour éliminer la vision du bras pendant les mouvements de saisie (miroir semi-transparent, bras et main sous le miroir), Gentilucci et ses collègues (1994) ont observé une augmentation de l'ouverture des doigts et de la durée de la phase de décélération du mouvement d'atteinte, en absence de vision du bras.

Bien qu'il ne soit pas clair pourquoi une plus grande ouverture de pince ait lieu lorsque la vision ne peut pas être utilisée en temps réel pendant le mouvement de saisie, l'ouverture des doigts a été considérée comme un indicateur de l'influence de la vision pendant le mouvement. Une hypothèse prédit que cette différence dans l'ouverture de pince permet des erreurs dans le mouvement et prévient la collision des doigts avec la cible (Haggard & Wing 1995). Une autre hypothèse suggère qu'une plus grande ouverture de pince en absence de vision pendant le mouvement reflète une compensation pour l'augmentation de la variabilité de l'ouverture de pince causée par le retrait de la vision (Fukui & Inui 2006).

Fukui & Inui (2006) ont cherché à déterminer pendant quelle phase du mouvement la vision était la plus critique pour le contrôle de l'ouverture des doigts lors de la saisie. À l'aide de lunettes à cristaux liquides, la vision était bloquée pendant la réalisation de mouvements de saisie d'un cylindre de différent diamètre (4 ou 6 cm). Dans une condition, les lunettes devenaient opaques 0, 150, 350, 500 ou 700 ms après l'initiation du mouvement ou restaient transparentes pendant toute la durée du mouvement. Dans une autre condition, les lunettes devenaient opaques immédiatement après l'initiation du mouvement et redevenaient transparentes 150, 350, 500 ou 700 ms plus tard ou restaient opaque pendant toute la durée du mouvement. La position de la cible et la durée du mouvement étaient gardées constantes (durée d'approximativement 1100 ms, durée des mouvements de saisie

quotidiens). Il a été observé que l'ouverture des doigts était significativement plus large lorsque les lunettes devenaient opaques 150 ms après l'initiation du mouvement comparativement à 350 ms après l'initiation du mouvement. Il a également été montré que l'ouverture de pince était significativement plus large lorsque les lunettes étaient opaques pendant les premières 350 ms après l'initiation du mouvement comparativement aux premières 150 ms après l'initiation du mouvement. Ces observations ont suggéré que la vision entre 150 ms et 350 ms est critique pour le contrôle de l'ouverture des doigts. Ainsi, la vision tôt pendant le mouvement semble importante pour le contrôle des mouvements de saisie.

3.2 Rôle de la proprioception

La proprioception, classiquement défini par Sherrington (1906), est le sens de la position et du déplacement du corps et des segments du corps dans l'espace. La proprioception est définie par l'ensemble des informations sensorielles provenant des récepteurs des muscles, de la peau et des articulations (Soechting 1982). Les informations proprioceptives peuvent fournir des renseignements sur la position du corps dans l'espace, sur les mouvements réalisés, leur vitesse, leur direction, leur amplitude et leur orientation (Cordo 1990; Darling & Miller 1993). Bien que la contribution précise des récepteurs spécifiques reste controversée, la proprioception est dans l'ensemble une composante essentielle du contrôle moteur (Burgess et al. 1982; Matthews 1988; Riemann & Lephart 2002; Verschueren et al. 1998). Plusieurs études ont démontré que la proprioception est requise pour la coordination interarticulaire et qu'elle joue un rôle dans le contrôle des mouvements (Bevan et al. 1994; Cordo et al. 1994; Gentilucci et al. 1994b, Hasan 1992; Messier et al. 2003; Sainburg et al. 1993, 1995; Rothwell et al. 1982), de même que dans la détection et la correction des erreurs pendant les mouvements.

Hasan & Stuart (1988) ont proposé que le rôle de la proprioception pour le contrôle moteur peut être séparé en deux catégories. La première catégorie implique le rôle de la

proprioception dans l'adaptation à des forces externes. Les programmes moteurs doivent souvent être ajustés pour s'adapter à des perturbations ou à des changements inattendus dans l'environnement (Bard et al. 1995; Sainburg et al. 1995). La deuxième catégorie implique le rôle de la proprioception pour l'adaptation des forces internes lors de la planification et la modification des commandes motrices, de même que pour l'organisation temporelle d'une séquence motrice de mouvements. Avant et pendant un mouvement, le système moteur doit considérer la position initiale et le changement de position des articulations impliquées. La proprioception est la meilleure source d'information pour indiquer au système moteur les mouvements segmentaires nécessaires et l'information concernant la position des segments du corps (Hasan & Stuart 1988). De fait, différentes études ont montré que l'information proprioceptive peut être utilisée pour coordonner des séquences de mouvements multi-articulaires (Bevan et al. 1994; Cordo et al. 1990, 1994, 1995a,b; Sainburg et al. 1995; Verschueren et al. 1999). Par exemple, l'information proprioceptive de la cinématique de rotation d'une articulation dans une séquence de mouvements peut être utilisée pour déclencher une rotation articulaire subséquente (Cordo 1990).

L'implication de la proprioception dans l'adaptation à des perturbations externes ou internes suggère un rôle des afférences proprioceptives dans la correction des erreurs de mouvements, selon un modèle feedback. Par ailleurs, la proprioception peut faciliter le calcul de la séquence articulaire, de la position initiale à la position finale de la main lors d'un mouvement d'atteinte, en modulant l'activité neuronale pour une position donnée. La proprioception peut ainsi informer sur les postures appropriées lors d'une séquence de mouvement du bras. L'implication proactive de la proprioception suggère alors un rôle des informations proprioceptives dans la correction du mouvement, selon un modèle feedforward.

Le rôle de la proprioception semble varier selon la disponibilité des informations visuelles. La contribution de la proprioception pour le contrôle du mouvement semble augmenter avec la diminution de la disponibilité des informations visuelles (Mon-Williams et al. 1997). Lorsque les mouvements sont réalisés dans la noirceur complète, ou dans la

noirceur avec seulement la vision du bout de l'index (petite lumière apposée au bout du doigt), la contribution de la proprioception peut occuper un plus grand rôle que la contribution de la vision (Mon-Williams et al. 1997). De fait, il a été proposé que la proprioception permet la perception précise du mouvement d'un membre en l'absence de la vision (Hocherman 1993; Prablanc et al. 1986; van Beers et al. 1998). Dans une étude de mouvement d'atteinte vers des cibles mémorisées, Darling et Miller (1993) ont même montré que la précision du mouvement d'atteinte pouvait être plus grande lorsque les cibles étaient présentées de façon purement proprioceptive (sans feedback visuel) comparativement à des cibles visuelles.

3.2.1 Encodage proprioceptif de la position spatiale

La proprioception peut être utilisée pour définir la position spatiale des objets ciblés. Pour arriver à encoder la position spatiale d'une cible, une hypothèse répandue a suggéré que la proprioception encode les angles des articulations. Afin de déterminer correctement la position spatiale de la main dans l'espace, le SNC devrait alors connaître les angles de toutes les articulations du bras et combiner ces angles avec la longueur des segments du bras (Soechting 1982). Ainsi, plusieurs études ont cherché à déterminer la précision de la perception des angles articulaires afin de déterminer la précision de la proprioception (revue Clark & Horch 1986).

Toutefois, peu d'études ont directement cherché à déterminer la précision de la localisation proprioceptive de la main dans l'espace (Flanders et al. 1992; Tillery et al. 1991; van Beers et al. 1998). Parmi ces études, certaines ont conclu que la proprioception ne permettait pas une estimation fiable de la position de l'index dans l'espace (Flanders et al. 1992; Tillery et al. 1991). Pourtant, d'autres études ont suggéré que lors de mouvements d'atteinte planaires sans vision du bras, l'information proprioceptive était suffisante pour guider le mouvement avec précision (erreurs d'azimut de moins de 2 degrés; Hocherman 1993; Prablanc et al. 1986; van Beers et al. 1998).

Certaines études ont suggéré que la capacité à estimer la position du bras dans l'espace sur la base de la proprioception pouvait se dégrader rapidement pendant l'occlusion visuelle (Craske & Crawshaw 1975; Paillard & Brouchon 1968; Wann & Ibrahim 1992). Pour expliquer cet effet, il a été suggéré qu'un « drift proprioceptif » se produit lorsque la proprioception n'est pas continuellement calibrée par la vision (Wann & Ibrahim 1992). Des observations contraires ont cependant montré que la proprioception de la position de la main ne se dégrade pas rapidement en absence de vision (Desmurget et al. 2000). Il a été suggéré qu'après une période prolongée sans vision, la proprioception demeure fiable pour spécifier la position du bras, mais qu'elle est utilisée de façon différente pour maintenir la position du bras et spécifier la trajectoire du mouvement (Brown et al. 2003).

Par ailleurs, différents facteurs semblent influencer la précision de la proprioception. Par exemple, la précision de la localisation de la main dans l'espace semble dépendre de la posture du bras (Rossetti et al. 1994a). De plus, la position de départ de la main (Care & Crawshaw 1974), la vitesse du mouvement (Clark & Horch 1986), le temps qui s'est écoulé depuis le mouvement (Paillard & Brouchon 1968), et la présence simultanée de stimulation tactile (Paillard & Brouchon 1974) peuvent également influencer la perception proprioceptive.

3.2.1.1 Proprioception de la position initiale de la main

En absence de vision de la main, il a été proposé que les erreurs finales des mouvements d'atteinte vers des cibles visuelles reflètent en partie les biais systématiques de l'estimation proprioceptive de la position initiale de la main (Bock & Arnold 1993; Desmurget et al. 1995, 1997; Ghilardi et al. 1995; Prablanc et al. 1979b; Rossetti et al. 1995; Vindras et al. 1998).

Par exemple, Vindras et ses collègues (1998) ont montré que les erreurs dans les mouvements d'atteinte reflétaient un biais dans l'estimation de la position initiale de départ de la main. Dans une première condition sensorielle sans vision de la main et de la position

de départ, neuf sujets sur dix ont montré un patron semblable d'erreurs systématiques à travers les cibles (décalage parallèle des points finaux, direction du décalage dépendante de la position de départ de la main). Dans une deuxième condition avec vision de la main en position de départ, mais sans vision de la main pendant le mouvement, les erreurs systématiques étaient réduites. Dans une troisième condition, où un « manipulandum » (joystick) était tenu dans la main gauche et utilisé pour estimer la position de la main droite non visible, les erreurs perceptives systématiques étaient fortement corrélées avec les erreurs motrices observées dans la première condition. Ces données ont suggéré que l'estimation proprioceptive de la position de la main peut être biaisée, et que les erreurs d'atteinte semblent refléter de façon significative l'estimation incorrecte de la position initiale de la main.

La théorie voulant que les erreurs de position initiale de la main affectent directement la précision finale des mouvements est toutefois en contradiction avec l'hypothèse du contrôle de la position finale, ou la théorie du point d'équilibre. Cette hypothèse définit les mouvements comme des transitions entre des postures stables (Asatryan & Feldman 1965; Bizzi et al. 1992; Feldman 1966, 1986, et al. 1998; Kelso 1977; McIntyre & Bizzi 1993; Polit & Bizzi 1978; St-Onge et al. 1997), et prédit par exemple que la posture finale est indépendante de la posture de départ. Cette hypothèse propose alors que les erreurs d'estimation de la position initiale de la main n'affectent pas la précision finale des mouvements (Bizzi et al. 1992; Desmurget et al. 1998; Flash 1987).

3.2.2 Proprioception passive et active de la position spatiale

La précision des mouvements d'atteinte est plus fiable ou moins variable lors des mouvements actifs (le sujet bouge lui-même son bras) comparativement aux mouvements passifs (l'expérimentateur ou un bras de robot articulé bouge le bras du sujet; Adamovich et al. 1998; Chokron et al. 2004; Paillard & Brouchon 1968, 1974; van Beers et al. 2002). Par exemple, les études pionnières de Paillard & Brouchon (1968, 1974) ont démontré que les

mouvements d'atteinte étaient plus précis lorsque la main servant de cible était activement bougée par le sujet, comparativement à lorsqu'elle était passivement bougée par l'expérimentateur. Dans ces études, les sujets devaient rapporter la position de leur main placée sur une barre. Il a été observé que les sujets étaient meilleurs pour reproduire la position de leur main s'ils avaient eux-mêmes placée leur main sur la barre, que si leur main avait été placée par l'expérimentateur. Paillard & Brouchon (1968, 1974) ont proposé que la calibration de la proprioception a lieu lorsque les sujets bougent activement leur main (voir aussi Feldman & Latash 1982).

Des études un peu plus récentes arrivent aux mêmes conclusions. Par exemple, Adamovich et ses collègues (1998) ont étudié la précision des mouvements d'atteinte vers des cibles mémorisées définies proprioceptivement. Les cibles étaient présentées par un bras robotique dans cinq positions spatiales de l'espace tridimensionnel. Les cibles étaient mémorisées dans deux conditions proprioceptives, soit activement et passivement, et les sujets avaient les yeux fermés pendant toute la durée de l'expérience. Dans la condition passive, l'expérimentateur déplaçait la main du sujet à la position de la cible, le sujet estimait la position de la cible pendant 2 secondes avec le bout de l'index touchant la cible, puis l'expérimentateur replaçait la main à la position initiale de départ et le sujet pouvait alors activement déplacer la main à la position estimée de la cible. Dans la condition active, le sujet (yeux fermés) déplaçait activement la main à la position de la cible avec une aide minimale de l'expérimentateur (l'expérimentateur corrigeait la trajectoire du bras, poussant légèrement le bras du sujet avec sa main dans la direction nécessaire pour fournir une trajectoire relativement fluide et directe), puis le sujet maintenait activement le bras dans cette position pendant environ 1 seconde sans aide de l'expérimentateur. Un signal indiquait ensuite au sujet de ramener son bras à la position initiale (encore sans aide de l'expérimentateur) puis d'effectuer immédiatement un mouvement d'atteinte à la position mémorisée de la cible. La variabilité de la position finale de bout du doigt était sensiblement plus petite dans la condition active que passive. Par contre, la variabilité des valeurs finales des angles du bras n'était pas significativement différente pour les conditions active et passive. Cette contradiction apparente a été résolue par le fait que, pour une

position spatiale donnée de la cible, l'influence de la déviation des angles du bras (pour un essai donné) par rapport à la valeur moyenne de la position a été compensée, et que cette tendance était plus grande dans la condition proprioceptive active que passive. Néanmoins, les erreurs constantes n'étaient pas significativement différentes pour les différentes conditions testées.

3.2.3 Rôle des informations sensorielles chez les patients désafférentés et aveugles

La proprioception peut partiellement être substituée par la vision dans le cas de certaines neuropathies impliquant une déafférentation proprioceptive (Bernier et al. 2006; Ghez et al. 1995; Ghez & Sainburg 1995; Rothwell et al. 1982; Sainburg et al. 1995; Stenneken et al. 2006a,b). Des études chez l'animal ont montré qu'en absence de proprioception, il était possible d'observer des mouvements d'atteinte précis dans une tâche apprise avant la lésion (Polit & Bizzi 1979). Toutefois, des déficits moteurs sont généralement observés chez les patients désafférentés (Blouin et al. 1996; Bossom 1974; Ghez & Sainburg 1995; Messier et al. 2003; Miall et al. 1995; Nougier et al. 1996; Rothwell et al. 1982; Sainburg et al. 1993, 1995; Sanes et al. 1984, 1985; Sarlegna et al. 2006), particulièrement dans la coordination interarticulaire.

Par ailleurs, la proprioception semble être suffisante pour guider le mouvement, tel que démontré par les performances motrices de sujets aveugles de naissance (Gaunet & Rossetti 2006; Sergio & Scott 1998). Par exemple, les travaux récents de Gaunet et Rossetti (2006) ont montré que les mouvements d'atteinte vers des cibles proprioceptives chez des sujets aveugles peuvent être réalisés avec précision. Dans cette étude, des sujets congénitalement aveugles, aveugles tardivement, et des sujets voyants avec les yeux bandés ont effectué des mouvements d'atteinte vers des cibles proprioceptives mémorisées. Les cibles étaient présentées sur un plan sagittal. La position des cibles était mémorisée en plaçant passivement l'index gauche d'index à la position des cibles. Le signal départ pour

atteindre la cible avec le l'index droit était donné immédiatement (0 seconde) ou 8 secondes après la démonstration de la position avec l'index gauche. Les erreurs absolues de distance étaient plus petites chez les sujets aveugles, pour les deux temps de départ mis ensemble. Ces résultats ont suggéré que la proprioception peut guider adéquatement le mouvement d'atteinte.

Pour leur part, Sergio & Scott (1998) ont examiné les cinématiques des mouvements d'atteinte chez des sujets congénitalement aveugles. Bien que des différences entre les sujets aveugles et les sujets voyants privés de vision ont été observées pour quelques directions de mouvement, aucune différence systématique n'a été observée entre les deux groupes. Les courbures uniformément petites de la trajectoire de la main chez les sujets aveugles et voyants ont suggéré que le système moteur peut générer des mouvements d'atteinte avec une trajectoire relativement droite, même en absence de vision très tôt dans le développement, suggérant un rôle des informations proprioceptives dans le contrôle des mouvements.

3.3 Intégration des informations visuelle et proprioceptive

Les informations provenant de la vision et de la proprioception de la main sont généralement intégrées pour donner un seul estimé de la main dans l'espace. Il a été suggéré que les informations visuelles et proprioceptives de la main peuvent être combinées avant (Rossetti et al. 1995; Sober & Sabes 2005) et pendant (Sarlegna et al. 2004; Scheidt et al. 2005) le mouvement. Néanmoins, il n'y a pas de consensus concernant la contribution relative de la vision et de la proprioception pour le contrôle des mouvements lorsque les deux sources d'information sensorielle sont disponibles simultanément pour définir la position de la main. Des études psychophysiques ont proposé que la vision dominait la proprioception lors de la représentation de la position spatiale de la main (Flanagan & Rao 1995; Wolpert et al. 1994). Des données plus récentes suggèrent cependant que lorsque les informations visuelles et proprioceptives définissant la position spatiale de la main sont

disponibles simultanément, le SNC utilise de façon optimale les deux sources d'informations sensorielles pour guider le mouvement (Ernst & Banks 2002; Lateiner & Sainburg 2003; Rossetti et al. 1995; Sober & Sabes 2003, 2005; van Beers et al. 1996, 1998, 1999, 2002).

Une hypothèse a proposé que l'influence relative de la vision et de la proprioception est liée au niveau d'attention dirigée à chacune de ces modalités sensorielles (Canon 1970, 1971; Kelso et al. 1975; Uhlarik & Canon 1971; Warren & Schmitt 1978). Une autre hypothèse a suggéré que l'influence relative est déterminée par la précision de l'information provenant de chacune des modalités sensorielles (Pick et al. 1969). Cette dernière approche théorique a suggéré que l'information concernant la position spatiale de la main est intégrée de façon statistiquement optimale : plus d'importance est donné aux informations sensorielles en fonction de leur précision relative, soit en proportion inverse de leur variance (Ernst & Banks 2002; Ernst & Bühlhoff 2004; Plooy et al. 1998; van Beers et al. 1998, 1999, 2002). À mesure que la fiabilité d'une source particulière d'information augmente, l'importance relative de cette information pour la représentation de la position spatiale de la main et le contrôle moteur semble également augmentée. La fiabilité et l'importance relative donnée à une source d'information sur une autre peut dépendre de l'état du sujet, de l'environnement, de la tâche à exécuter, de l'instruction donnée, du niveau d'attention, et/ou d'autres facteurs cognitifs requis par la tâche (Berkinblit et al. 1995; Canon 1970, 1971; Kelso et al. 1975; Laufer & Hocherman 1998; Pick et al. 1969).

3.3.1 Études de distorsion sensorielle

Les mouvements d'atteinte et de saisie vers des cibles visuelles impliquent des transformations afin que les informations visuelles concernant la position de la cible soient encodées dans le même système de coordonnées que les informations proprioceptives du mouvement du bras. Les deux systèmes des coordonnées visuelles et proprioceptives sont normalement superposés. Afin d'évaluer comment la vision et la proprioception sont

combinées pour percevoir une seule position de la main dans l'espace, différentes études ont utilisé des techniques de distorsion sensorielle pour dissocier la relation normalement observée entre les informations visuelles et proprioceptives. La majorité de ces études ont ainsi évalué le rôle de la vision et de la proprioception pour le contrôle de la position spatiale de la main.

Différentes études ont utilisé différentes approches expérimentales pour biaiser soit l'information visuelle, soit l'information proprioceptive, et introduire un conflit entre la position visuelle et la position proprioceptive de la main. Par exemple, des études de distorsion visuelle ont utilisé des prismes optiques (lentilles, lunettes déplaçant l'image par rapport à sa position réelle) pour introduire un conflit en la position visuelle et proprioceptive de la main. Dans ces conditions, les sujets percevaient leur main dans une position qui se situe entre celle spécifiée par la vision et la position réelle de la main spécifiée par la proprioception (Harris 1965; Pick et al. 1969; van Beers et al. 1996, 1999; Warren & Cleaves 1971). Une perception semblable se produit lorsqu'une distorsion proprioceptive est créée en utilisant la stimulation vibratoire des tendons du bras (Juta et al. 1979; Lackner & Levine 1979).

Les prochaines sous-sections présentent les principales études et techniques de distorsion sensorielle permettant l'étude de l'intégration des informations visuelle et proprioceptive pour le contrôle des mouvements.

3.3.1.1 Prismes optiques

D'abord, Rossetti et ses collègues (1995) ont réalisé une étude de distorsion visuelle afin d'examiner le rôle des informations concernant la position initiale de la main. Ils ont utilisé des prismes pour biaiser l'information visuelle concernant la position initiale de la main avant le début du mouvement d'atteinte : le bout de l'index était vu à travers les prismes, de façon à ce que la vision de la cible ne soit pas affectée par les prismes. La vision du bout de l'index était permise seulement avant le mouvement. Le biais visuel de la position initiale de l'index a induit un biais de pointage dans la direction opposée à celle

des prismes. Ce biais dans le mouvement d'atteinte correspondait à environ un tiers du biais présenté par les prismes. La direction des mouvements était alors partiellement ajustée (~30%) à la position visuelle de départ, mais restait influencée par la position proprioceptive de départ de la main. Ces observations ont suggéré que l'information concernant la position de la main est déterminée avant la planification de la direction du mouvement, en combinant les informations de la vision et de la proprioception.

Pour leur part, Mon-williams et ses collègues (1997) ont exploré le degré avec lequel la vision influence la perception proprioceptive en demandant à des sujets de regarder leur main à travers des prismes, tout en essayant d'aligner leurs doigts au-dessus et au-dessous d'une table mince. Quand l'image visuelle de la main était déplacée, le jugement proprioceptif était altéré. Les sujets ont rapporté que leur main était alignée, même lorsque l'alignement était biaisé jusqu'à 10 cm. Cet effet a cependant diminué lorsque la tâche était réalisée dans la noirceur, la position du doigt étant indiquée par une petite lumière fixée avec du ruban adhésif au doigt. Dans cette condition, la proprioception était dominante et les sujets ont rapporté que la lumière semblait se détacher du bout de leur doigt. Dans les deux conditions, lumière et obscurité, le doigt était clairement visible et seuls les détails de l'arrière-plan (environnement visuel) étaient appauvris. Par conséquent, lors de la perception de la position de leur doigt, il semblait que les sujets croyaient en ce qu'ils voyaient plutôt que ce qu'ils ressentaient lorsque l'environnement visuel était riche, et ce qu'ils ressentaient lorsque l'environnement visuel était appauvrit.

Par ailleurs, van Beers et ses collègues (1999) ont utilisé une tâche similaire, et ont démontré que la précision de la localisation visuelle et proprioceptive de la main dans le plan horizontal n'était pas uniforme et que la position de la main n'est généralement pas perçue sur une droite située entre la perception visuelle et la perception proprioceptive. La position de la main était plutôt prédite par un modèle qui décrit l'intégration des informations sensorielles en fonction de la direction et selon la précision des informations. Leur modèle suggère que les contributions des informations visuelle et proprioceptive pour spécifier la position de la main sont dépendantes de la direction, avec une influence plus grande de la proprioception pour les déplacements le long de l'axe antéro-postérieur

(distance), et une influence plus grande de la vision pour les déplacements le long de l'axe orthogonale (direction).

3.3.1.2 Réalité virtuelle et image d'un curseur

Différentes études ont utilisé des équipements de réalité virtuelle ou l'image d'un curseur pour introduire un conflit entre la vision et la proprioception (Bagesterio et al. 2006; Lateiner & Sainburg 2003; Sainburg et al. 2003; Sarlegna & Sainburg 2007; Saunders & Knill 2003). Différentes données ont suggéré que les mouvements d'atteinte étaient généralement significativement biaisés dans la direction de l'information visuelle (Gentilucci et al. 1994a; Lateiner & Sainburg 2003), et que la proprioception semblait jouer un rôle relativement mineur quand la vision est présente (Balslev et al. 2005; Bernier et al. 2005; Proteau & Isabelle 2002). D'autres données ont suggéré que la vision était principalement impliquée dans la planification des mouvements et que la proprioception était principalement importante pour le contrôle en temps réel des mouvements effectués sans vision, vers des cibles visuelles (Bagesterio et al. 2006). Les observations de Balslev et ses collègues (2005) ont suggéré que c'est la détection d'un conflit sensoriel qui entraîne le traitement des informations visuelles et proprioceptives. Toutefois, il est possible que la nature des tâches utilisant un curseur pour représenter la position visuelle de la main ait entraîné des résultats divergents de ceux observés dans les tâches réelles d'atteintes manuelles n'utilisant pas une image virtuelle de la main.

3.3.1.3 Miroir dans le plan sagittal médian

Différentes études ont utilisé un miroir placé dans le plan sagittal médian pour introduire une image virtuelle d'un membre et produire un conflit entre les informations visuelles et les informations proprioceptives (Holmes et al. 2004, 2006; Holmes & Spence 2005; Snijders et al. 2007). Lorsque le miroir est orienté dans le plan sagittal médian, réfléchissant un seul côté du corps (le côté droit par exemple), la réflexion de la main droite vue dans le miroir semble occuper une position du côté gauche de l'espace. Cette inversion à travers le miroir induit une sensation illusoire où la main gauche est ressentie à la position

où la réflexion de la main droite apparaît (Franz & Packman 2004; Harris 1965; Ramachandran & Rogers-Ramachandran 1996; Sathian et al. 2000).

Cette technique permet de réaliser la tâche dans une condition de pleine luminosité, sans avoir recours à la noirceur et à un background visuel appauvri. Une limitation de plusieurs études sur la contribution relative de la vision et de la proprioception est que l'information visuelle disponible est souvent appauvrie. Des cibles visuelles sont souvent représentées par un seul point de lumière présenté dans la noirceur, et les sujets n'ont souvent pas accès à la vision de leur main pendant les mouvements (Desmurget et al. 1997; Lateiner & Sainburg 2003; Rossetti et al. 1995; van Beers et al. 1998, 1999, 2002). Ces tâches diffèrent alors de la majorité des situations quotidiennes où la vision complète du corps est disponible pendant le déplacement de la main vers les cibles. L'utilisation d'un miroir permet alors d'introduire un conflit entre la position visuelle et la position ressentie de la main, dans une condition de pleine luminosité.

Par exemple, Holmes et ses collègues (2004) se sont concentrés sur l'intégration des informations visuelle et proprioceptive pour la perception du bras et de la main. Ils ont manipulé la position ressentie de la main en utilisant un miroir orienté dans le plan sagittal médian, et examiné les effets de variation de la position ressentie sur les mouvements d'atteinte (Holmes et al. 2004). Dans cette condition, il a été observé que l'erreur finale lors des mouvements d'atteinte dépendait du conflit entre la position visuelle apparente de la main et la position réelle de la main (Holmes et al. 2004). Cette observation a suggéré que les informations visuelle et proprioceptive concernant la position de la main sont intégrées. Toutefois, comme l'information visuelle concernant la position de la main était erronée, l'information visuelle aurait dû être complètement négligée dans un système d'intégration relative de la vision et de la proprioception. Le fait que les sujets n'ont pas pu négliger complètement l'information visuelle reflète probablement un processus rapide et automatique intégrant l'information visuelle et proprioceptive dans une représentation multi-sensorielle cohérente, mais (dans ce cas-ci) incorrecte, de la position de la main.

3.3.1.4 Illusions d'optique

Les illusions d'optique peuvent être utilisées pour biaiser l'information visuelle. Dans ce contexte, il est possible que la perception visuelle d'un objet ne prédise pas la façon dont les sujets agissent avec l'objet. Une étude très influente réalisée par Goodale et ses collègues (Aglioti et al. 1995) a initialement capté l'attention en montrant que les systèmes visuo-moteurs qui contrôlent les mouvements de saisie ne sont pas affectés par une illusion de taille (illusion d'Ebbinghaus ou cercles de Titchner: deux cercles centraux de même diamètre, chacun entouré d'un anneau de petits cercles ou de grands cercles, apparaissent respectivement plus large ou moins large). Lorsque des sujets effectuaient des mouvements de saisie vers un disque identique à un deuxième qu'ils percevaient plus petit ou plus grand selon différents contextes visuels, le maximum d'ouverture de pince de préhension n'était relativement pas affecté comparativement à l'évaluation perceptive (sans mouvement). Il a été conclu de ces observations que les illusions influencent la perception visuelle, mais n'affectent pas les mouvements. Ces observations ont alors suggéré que les informations visuelles et proprioceptives ne sont pas intégrées de la même manière pour percevoir et pour contrôler les mouvements.

Un grand nombre d'études ont par la suite exploré en détail les effets de différentes illusions d'optique sur la perception et le mouvement. L'interprétation des différentes observations est cependant loin d'être simple. Certaines observations ont confirmé l'hypothèse que les illusions affectent la perception, mais non le mouvement (Bridgeman et al. 1997; Danckert et al. 2002; Dyde & Milner 2002; Haffenden & Goodale 1998). D'autres observations ont suggéré que la dissociation apparente pouvait dépendre de différents facteurs, comme par exemple: la nature de la tâche et de l'illusion (Smeets & Brenner 2006; Smeets et al. 2002; Van Doorn et al. 2007), un appariement inadéquat des tâches de perception et d'action (Franz 2001), ou la vision de la main pendant le mouvement pouvant obstruer la vue d'une portion de l'illusion (Mon-Williams & Bull 2000), alors que d'autres études ont montré que l'action est aussi affectée par les illusions d'optique (Franz 2001; Mendoza et al. 2005; Pavani et al. 1999) et qu'il n'y a pas de dissociation entre la perception et le mouvement (Franz 2001). Différents modèles ont été proposés afin de

tenter de réconcilier les différents résultats observés (Franz 2001, 2005; Glover 2002, 2004; Glover & Dixon 2001a-c, 2002b; Goodale et al. 2004; Smeets et al. 2003). Néanmoins, le débat concernant l'influence des illusions sur le mouvement et son implication pour l'intégration sensorielle est loin d'être résolu (Brenner & Smeets 1996; Carey 2001; Danckert et al. 2002; Franz 2003a,b, 2005; Glover 2004; Jackson & Shaw 2000; Mendoza et al. 2005; Smeets & Brenner 2006; Westwood et al. 2000a,b).

3.3.1.5 Vibration de tendon

La stimulation mécanique d'un tendon produit un étirement soudain du muscle, causant l'illusion de mouvement (sensation que la main est à une autre position spatiale, ou encore que le bras se déplace). La vibration de tendon peut ainsi être utilisée pour modifier l'information proprioceptive et créer des illusions de mouvement, dans le but introduire une distorsion proprioceptive (Albert et al. 2006; Calvin-Figuière et al. 2000; Cordo et al. 1995a,b; Goodwin et al. 1972a,b; Lackner 1988; Lackner & Levine 1979; Pipereit et al. 2006; Radovanovic et al. 1998, 2006; Roll & Vedel 1982; Seizova-Cajic et al. 2007; Sittig et al. 1985, 1987; Verschueren et al. 1998). La majorité des études de vibration musculaire ont suggéré l'influence de la proprioception sur le mouvement d'atteinte manuelle (Bullen & Brunt 1986; Cordo et al. 1995a,b; Goodwin et al. 1972a,b; Redon et al. 1991; Sittig et al. 1987; Steyvers et al. 2001; Vercher et al. 2003).

La vibration de tendon, peut être utilisée pour produire une distorsion proprioceptive de la perception de la position statique des articulations, ou encore une distorsion proprioceptive de la perception du mouvement. Ces distorsions induisent des erreurs de position spatiale lors des mouvements volontaires du bras et de la main (Bullen & Brunt 1986; Cody et al. 1990; Kasai et al. 1994; Steyvers et al. 2001). Différentes études sur les mouvements volontaires de l'avant-bras ou de la main ont montré que la vibration du muscle antagoniste (extension passive) induit une sous-estimation de la position spatiale de la cible (trajectoire plus courte), alors que la vibration du muscle agoniste (contraction active) semble avoir peu d'effets sur la précision finale des mouvements (Bullen & Brunt 1986; Capaday & Cooke 1981, 1983; Cody et al. 1990; Kasai et al. 1992; Sittig et al. 1987).

Il a alors été suggéré que les récepteurs de muscles antagonistes sont une source importante d'information proprioceptive pendant les mouvements naturels du bras et de la main (Capadey et Cooke 1981, 1983). Lors de la stimulation des tendons du poignet, il a été également montré que l'intensité et la durée de la stimulation influencent le degré de sous-estimation de la position de la main, suggérant un mécanisme de feedback proprioceptif pour la régulation continue des mouvements du poignet (Cody et al. 1990). Par ailleurs, dans une étude de vibration des tendons du coude, Cordo et ses collègues (1995) ont montré que l'information proprioceptive de la position dynamique et de la vitesse du bras et de la main est utilisée par le SNC pour coordonner une séquence de mouvement multi-articulaire.

3.4 Délais de transmission des informations sensorielles

Il existe des délais dans la transmission des informations sensorielles questionnant le rôle de la vision et de la proprioception dans la planification et le contrôle des mouvements. Le cerveau peut-il intégrer et utiliser les informations sensorielles assez rapidement pour contrôler le mouvement pendant son exécution? Cette question est importante, car si les mouvements de la main dépendent des informations sensorielles, le temps nécessaire pour utiliser cette information limite la vitesse des mouvements qui peuvent être réalisés, ou du moins limite la portion du mouvement sous le contrôle des afférences sensorielles, particulièrement lors de mouvements rapides.

Les délais sensorimoteurs semblent difficiles à évaluer. Certaines études comportementales ont démontré que le délai minimum nécessaire pour qu'un signal sensoriel puisse influencer un mouvement volontaire en cours est de 80-100 msec (Jeannerod 1988; Paillard 1996). En accord avec ces observations, une étude d'électrophysiologie chez le singe a montré que les délais minimums nécessaires pour observer un changement de la fréquence de décharge neuronale en réponse à une stimulation visuelle ou proprioceptive étaient en moyenne, environ de 85 msec et 95 msec

respectivement, pour des neurones du cervelet impliqués dans le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main (Chapman et al. 1986). Ces délais sont considérables comparés à la durée des mouvements rapides, remettant en question l'utilisation des afférences sensorielles pendant l'exécution du mouvement (revue Kawato 1999).

3.4.1 Délais de transmission des informations visuelles

Selon les demandes de la tâche à réaliser, les délais observés pour des réponses motrices sous guidage visuel ont pu atteindre jusqu'à 200-300 msec (Keele & Posner 1968; Barrett & Glencross 1989; Miall 1996; Zelaznik et al. 1983). Certaines études ont proposé que les délais dans la transmission des informations visuelles rendaient le rôle de la vision différent pour les mouvements de différentes durées. Par exemple, Keele & Posner (1968) ont étudié les délais de transmission de l'information visuelle. Ils ont demandé à des sujets d'intercepter des cibles en exécutant des mouvements de différentes vitesses, avec ou sans vision du bras. Pour les mouvements de moins de 200 msec, la présence ou l'absence de vision n'avait pas d'influence sur la précision des mouvements. Ainsi, la rétroaction visuelle n'avait aucun effet sur la précision des mouvements d'atteinte d'une durée de moins de 200 msec. Par contre, les mouvements de plus de 200 msec étaient plus précis en présence de vision que ceux effectués sans vision. Ces observations ont suggéré que la transmission de l'information visuelle prend de 200 msec à 250 msec. Selon ces observations, les mouvements de moins de 200-250 msec, de même que les premières 200 msec de n'importe quel mouvement seraient réalisés de manière balistique en absence de contrôle visuel (suivant un modèle de contrôle feedforward, cf. prochaines sections).

Toutefois, des études subséquentes aux études classiques de Keele & Posner (1968), ont suggéré que les délais de transmission et d'utilisation des informations visuelles sont plus courts que 200 msec (Carlton 1981; Zelaznik et al. 1983, 1987). Par exemple, les observations de Carlton (1981) ont suggéré que le délai d'utilisation de l'information visuelle du bras était compris entre 100 et 200 msec lors d'un mouvement d'atteinte.

Zelaznik et ses collègues ont aussi observé que la rétroaction visuelle pouvait affecter la précision spatiale des mouvements d'atteinte de moins de 200 msec (Young & Zelaznik 1992; Zelaznik et al. 1983, 1987). Lorsque la durée du mouvement était de 200 msec, une différence constante entre la précision spatiale des mouvements d'atteinte avec et sans vision était observée, en fonction de la distance du mouvement. Young & Zelaznik (1992) ont alors cherché à déterminer si pendant les mouvements de courte durée la rétroaction visuelle pouvait être traitée assez rapidement pour permettre des ajustements à des déplacements de cible. Les sujets ont exécuté des mouvements d'atteinte manuelle de courte (150 msec) et de longue durée (330 msec), sous quatre conditions visuelles (lumière ouverte/lumière fermée X cible visible/cible non-visible) vers des cibles stationnaires et mobiles. Dans la condition lumière fermée et cible non-visible, les lumières et la cible étaient respectivement éteintes 50 msec après l'initiation du mouvement. Pour les conditions de cible mobile, la cible commençait à se déplacer à l'initiation du mouvement. Les sujets semblaient pouvoir traiter l'information visuelle en 165 msec, car des points finaux des mouvements de cette durée ont été biaisés dans la direction du mouvement de la cible. Le retrait du feedback visuel 50 msec après l'initiation du mouvement n'affectait pas cette conclusion. Les performances des sujets étaient comparables pour les conditions lumière et cible éteintes ou allumées, indépendamment que la cible soit stationnaire ou déplacée. Ces observations ont alors suggéré que pendant les premières 50 msec du mouvement, les sujets ont reçu l'information visuelle suffisante pour faciliter le contrôle du mouvement.

Sheth & Shimojo (2002) ont aussi montré que le manque d'information visuelle affectait le début du mouvement d'atteinte. Selon leurs observations, l'absence de vision de la main affecte la trajectoire des mouvements dès la phase d'accélération de la main. Les sujets devaient déplacer un curseur d'un point de fixation à la position d'une cible stationnaire. Les sujets ont été testés dans trois conditions visuelles: vision du curseur avant l'initiation du mouvement (curseur non visible pendant le mouvement, cible toujours visible), vision du curseur pendant le mouvement (cible non visible pendant le mouvement), vision du curseur et de la cible pendant le mouvement. Sans la vision du curseur, la phase d'accélération du mouvement était plus longue (maximum de vitesse était

observé plus tard au cours du mouvement) et la vitesse maximale du curseur était sensiblement plus grande. La vitesse diminuait ensuite plus rapidement après le maximum de vitesse. En conséquence, la phase de décélération a été retardée et a duré moins longtemps que la phase d'accélération. En absence d'information visuelle concernant le curseur, le déplacement dans le temps du sommet de vitesse par rapport à la durée totale de mouvement implique que l'information visuelle doit jouer un rôle significatif en déterminant quand l'accélération cesse ($dV/dt=0$, moment de transition entre l'accélération et la décélération). Ces observations contredisent alors l'hypothèse voulant que l'information visuelle ne soit pas utilisée au début du mouvement. Sheth & Shimojo (2002) défendent que le temps entre la présentation de la cible et l'initiation du mouvement est plus long que les délais de transmission des informations visuelles concernant la cible et l'effecteur (le curseur ou la main) qui sont disponibles avant l'initiation du mouvement dans des conditions normales. Ainsi, malgré les délais de transmission, les informations visuelles pourraient être utilisées pour guider le début des mouvements d'atteinte.

Par ailleurs, les données de Schettino et ses collègues (2003) portant sur les mouvements de saisie sont en accord avec les observations voulant que la vision de la main ne soit pas impliquée au début du mouvement. Dans cette étude, les sujets devaient atteindre et saisir des objets de différentes formes dans trois conditions sensorielles: vision complète (vision de l'objet et de la main), vision de l'objet (sans vision de la main) et aucune vision (sans vision ni de la main ni de l'objet pendant le mouvement). Les données ont suggéré un minimum de deux mécanismes de contrôle pour l'ouverture de la main pendant les mouvements de saisie. D'abord un mécanisme de configuration de la main tôt dans le mouvement, dépendant de la forme de l'objet, mais indépendant du feedback visuel (~ 45 % de la durée du mouvement dans toutes les conditions sensorielles testées). Ensuite un mécanisme de correction tardive dépendant du feedback visuel, pendant lequel la rétroaction visuelle peut être utilisée pour optimiser l'ouverture de la main (après 75 % de la durée du mouvement, soit lorsque la main entre dans la région centrale du champ visuel).

3.4.2 Délais de transmission de l'information proprioceptive

Des points de vue différents ont été présentés dans la littérature concernant les délais proprioceptifs. D'une part, il a été proposé que les délais dans la transmission des informations proprioceptives concernant la main peuvent être relativement plus courts que les délais de transmission des informations visuelles, supportant l'utilisation de la proprioception dans le contrôle des mouvements (revue Kawato 1999). D'autre part, il a été proposé que l'information proprioceptive semble parvenir trop tard au cortex moteur pour influencer les mouvements rapides, suggérant que la proprioception est plutôt impliquée dans le contrôle des mouvements lents et de la posture (Bennett 1993; Feldman 1986). Pour leur part, les études de perturbations de forces, appliquées avant ou pendant le mouvement, ont mené à différents résultats et interprétations (voir Shapiro et al. 2004). Bien que la contribution exacte de la proprioception pour les mouvements rapides ne soit pas encore définie, des études de patients désafférentés (Nougier et al. 1996; Sainburg et al. 1993, 1995; Sanes et al. 1984) supportent l'implication de la proprioception dans le contrôle des mouvements.

Différentes études ont estimé les délais proprioceptifs entre 100 et 200 msec (Cordo et al. 1994; Pilon & Feldman 2006; Redon et al. 1991). Par exemple, Cordo et ses collègues (1994) ont étudié comment le SNC utilise l'information proprioceptive reliée à la vitesse et à la position des articulations pour coordonner des séquences de mouvements. Assis à une table, des sujets devaient exécuter une séquence de mouvements avec le bras droit, sans vision. Le coude droit était passivement tourné horizontalement dans la direction d'extension, avec une vitesse constante ou aléatoire (imprévisible; des vitesses aléatoires du coude et l'absence de vision ont été utilisées pour décourager les sujets d'employer d'autres sources d'information que la proprioception pour réaliser la tâche). Lors des mouvements, les sujets devaient ouvrir la main droite quand le coude traversait une position prescrite ciblée. Les observations ont indiqué que le SNC utilise l'information proprioceptive liée à la vitesse articulaire et l'information proprioceptive liée à la vitesse et à la position angulaire de l'articulation pour déclencher l'ouverture de la main à la position correcte du coude. Dans cette condition, Cordo et ses collègues (1994) ont estimé que le délai minimal

de conduction sensorielle et de traitement de l'information proprioceptive était de 150 msec.

3.4.3 Informations sensorielles et contrôle en temps réel

Malgré les délais de transmission des informations sensorielles, les mouvements du bras et de la main sont plus précis lorsque les informations visuelles et proprioceptives sont disponibles pendant le mouvement (Meyer et al. 1988; Milner 1992). Plusieurs études supportent le rôle des informations sensorielles pour le contrôle des mouvements (Bagesteiro et al. 2006; Darling & Miller 1993; Heath et al. 2006a,b, Ketcham et al. 2006; Krigolson & Heath 2004; Messier et al. 2003; Rothwell et al. 1982). Des données récentes ont suggéré que des mécanismes de corrections automatiques peuvent être activés en temps réel pendant l'exécution des mouvements d'atteinte et de saisie afin de corriger la trajectoire de la main (Connolly & Goodale 1999; Desmurget et al. 1999, 2001; Prablanc et al. 2003; Schenk et al. 2005; Supuk et al. 2005; Vesia et al. 2005). L'utilisation des informations visuelles et proprioceptives pour le contrôle en temps réel des mouvements de la main a alors été suggéré par différentes études des effets d'illusions d'optique (Heath et al. 2006a,b), de saut de cible (Nijhof 2003; Saunder & Knill 2004, 2005), ou de patients désafférentés (Bard et al. 1999; Messier et al. 2003; Rothwell et al. 1982; Sainburg et al. 1993; Sarlegna et al. 2006).

3.4.3.1 Copie efférente et modèle forward

Dans le cas de mouvements rapides, où le temps de délai de la rétroaction sensorielle occupe une grande proportion du temps d'exécution, le mouvement ne peut pas être exécuté seulement en fonction des informations sensorielles disponibles pendant le mouvement. Une deuxième catégorie de rétroaction pour le contrôle du mouvement comprend alors la rétroaction qui estime la position de la main sur la base de l'information efférente. L'information efférente correspond à une copie des commandes motrices. Un déplacement du corps par rapport à l'environnement, et un déplacement de l'environnement

par rapport au corps produisent tous deux la même stimulation rétinienne. Pour expliquer la capacité du système nerveux à distinguer ces deux situations, il a été proposé qu'une copie de la commande motrice est emmagasinée dans le cerveau et utilisée pour interpréter les afférences sensorielles (von Holst & Mittelstaedt 1950, voir Grüsser 1995).

La notion de copie efférente a été élaborée et généralisée pour conduire au concept du modèle forward (Gerdes & Happee 1994; Hoff & Arbib 1993; Kawato 1999; Miall et al. 1993; Wolpert et al. 1995b, 1998). L'hypothèse du modèle forward prédit que le SNC peut progressivement « apprendre » à estimer le comportement moteur relié à un plan de moteur. L'intégration des informations reliées aux conditions initiales du mouvement, soit à l'output moteur et aux inputs sensoriels, permettent alors de déterminer, voir même prédire, la position probable et la vitesse de l'effecteur (le bras et la main).

Lorsqu'un modèle forward est utilisé pour alimenter une boucle de rétroaction, le contrôle du mouvement est significativement amélioré, car les délais associés aux boucles de rétroaction sensorielles peuvent théoriquement être évités. Par exemple, pour atteindre une cible, un plan moteur basé sur la position de la main et de la cible dans l'espace est d'abord élaboré. Dans sa version plus simple, le modèle forward du bras reçoit comme information une copie de l'output moteur (des approches plus complexes ont suggéré que ce modèle utilise également des informations sensorielles; Miall et al. 1993; Wolpert et al. 1995b, 1998). Basé sur l'information efférente, la position finale de la main peut être prévue et continuellement comparée à la position de cible. Les anomalies dans la trajectoire du mouvement génèrent alors un signal d'erreur qui déclenche une modification de la commande motrice théoriquement avant même que des signaux de feedback des erreurs parviennent au SNC.

L'existence du modèle forward pour le contrôle des mouvements du bras a initialement été suggérée par des études comportementales qui ont montré que la trajectoire de la main pouvait être modifiée avec un délai plus court que le délai minimal requis pour traiter l'information sensorielle. Par exemple, les travaux de Higgins & Angel (1970) ont montré que le temps de réaction à une modification inattendue de la trajectoire de la cible

dans une tâche de poursuite manuelle (*tracking*) était plus court que le temps de réaction proprioceptif. Un résultat semblable a été rapporté par Jaeger et ses collègues (1979), qui ont observé qu'une altération de l'information proprioceptive par la vibration ne modifie pas le temps de réaction à une perturbation visuelle. Des données ont suggéré que la représentation visuelle de la cible peut être utilisée pour le contrôle en temps réel du mouvement d'atteinte vers des cibles mémorisées (Heath & Westwood 2003).

Par ailleurs, il a été observé que le patron de correction et le temps de réaction au saut de cible étaient semblables indépendamment de la vision de la main pendant le mouvement (Prablanc & Martin 1992), suggérant que les modifications de trajectoire observées sont principalement générées via des boucles de rétroaction indépendante de la vision de la main (Carlton 1981; Goodale et al. 1986; Prablanc & Martin 1992). Les modifications des commandes motrices semblent alors plutôt dépendre de la comparaison entre l'information visuelle concernant la position de la cible et l'information non-visuelle concernant la position du bras dans l'espace (Prablanc et al. 1986). Lors des mouvements rapides d'atteinte sans vision du bras vers des cibles visuelles, il a également été suggéré que la vision est principalement utilisée pour la planification motrice, alors que la proprioception est principalement utilisée pour les corrections en temps réel (Bagesteiro et al. 2006).

Des données récentes ont suggéré qu'une évaluation fiable de la position de la main pouvait être obtenue en combinant les signaux efférents et afférents (Bard et al. 1999; Gribble & Ostry 1999; Hoff & Arbib 1993; Wolpert et al. 1995b). Ainsi, selon l'hypothèse forward, les outputs moteurs et la rétroaction sensorielle sont combinés pour estimer les états actuel et futur du bras et de la main, avec des délais négligeables. Appuyée par des études comportementales de patients pariétolésés (Gréa et al. 2002; Pisella et al. 2000) et des études de stimulation magnétique transcrânienne (induit une désactivation transitoire) du cortex pariétal postérieur (CPP) chez des sujets sains (Desmurget et al. 1999; Rice et al. 2006; Tunik et al. 2005), une hypothèse récente propose que le CPP prédit les erreurs motrices en intégrant les informations visuelles et proprioceptives afin de corriger rapidement la trajectoire des mouvements pendant leur exécution (Buneo & Andersen

2006; Desmurget & Grafton 2000; Dijkerman & de Haan 2007; Glover 2004; Iacoboni 2006).

Résumé 3:

Des études récentes sur le contrôle de la position spatiale de la main ont suggéré qu'un plan minimal du mouvement est élaboré avant l'initiation des mouvements d'atteinte et de saisie et continuellement mis à jour, en temps réel, via des boucles de rétroaction ou feedback interne. Les boucles de rétroaction interne intègreraient les informations sensorielles provenant de la vision et de la proprioception avec une copie du signal moteur efférent, afin de prédire les conséquences des commandes motrices envoyées au bras. L'existence de mécanismes similaires pour le contrôle de l'orientation de la main lors de mouvements d'atteinte vers des cibles stationnaires n'est toutefois pas connue à ce jour.

4. Objectifs et hypothèses de recherche

L'objectif général de cette étude est d'évaluer *quand* et *quelles* informations sensorielles influencent le contrôle de l'*orientation spatiale de la main*. L'orientation de la main a reçu peu d'attention dans la littérature. Cette recherche est à l'origine essentiellement de nature exploratoire. Elle étudie le contrôle de l'orientation spatiale de la main dans des tâches de perception et de mouvement d'atteinte manuelle, lors desquelles la disponibilité des informations visuelles est manipulée.

Premièrement, la comparaison de la performance dans des tâches de perception et de mouvement permet d'évaluer *quand* ou à quelle étape de la perception, de la planification ou du contrôle du mouvement les informations sensorielles sont impliquées. La précision de l'orientation de la main à la fin du mouvement d'atteinte est alors comparée à celle observée lors de la perception de l'orientation de la main dans une tâche d'appariement passif ou actif. La comparaison des performances observées dans ces différentes tâches permet de répondre aux questions suivantes. L'orientation de la main à la fin du mouvement d'atteinte est-elle entièrement expliquée par des erreurs de perception qui précède le mouvement? Ou l'orientation de la main est-elle modifiée (moins précise ou plus précise) pendant le mouvement d'atteinte vers la cible?

Une première hypothèse de recherche prédit de plus grandes erreurs d'orientation de la main à la fin du mouvement parce que le fait d'effectuer une atteinte manuelle multi-articulaire, qui implique le contrôle de plusieurs degrés de liberté, introduit des erreurs (par exemple du bruit lors de l'exécution du mouvement), en comparaison avec une simple tâche de perception. Contrairement à cette hypothèse, de manière générale des erreurs similaires ou plus petites ont été observées à la fin d'un mouvement d'atteinte comparativement aux erreurs d'estimation perceptive de l'orientation de la main. Cette observation suggère que l'orientation spatiale de la main est contrôlée pendant le mouvement.

Deuxièmement, la réalisation des tâches de perception et de mouvement dans différentes conditions sensorielles permet d'évaluer *quelles* informations sensorielles sont importantes pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main. La précision de l'orientation de la main est alors comparée dans des conditions de vision complète (vision de la cible et de la main), de vision de la cible seulement (condition multi-modale nécessitant une intégration visuo-proprioceptive) et sans vision (condition unimodale proprioceptive).

Une deuxième hypothèse de recherche prédit de plus petites erreurs dans la condition de vision complète comparativement à la condition sans vision. En accord avec cette hypothèse, les erreurs d'orientation de la main ont augmenté avec le retrait des informations visuelles, dans toutes les tâches testées, suggérant l'implication de la vision de la main et de la cible pour la perception et le contrôle de l'orientation de la main. Par ailleurs, en absence de vision de la main, des erreurs plus petites ont été observées suite au mouvement d'atteinte comparativement aux erreurs de perception, suggérant un rôle important des informations proprioceptives pour le contrôle en temps réel du mouvement.

Troisièmement, l'étude des performances de sujets aveugles permet d'évaluer le rôle de l'expérience visuelle pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main, de même que pour le développement de mécanismes de correction en temps réel des mouvements. La précision des performances perceptives et motrices de sujets aveugles est alors comparée à celles de sujets voyants testés dans la condition proprioceptive.

D'abord, il peut être prédit que les sujets aveugles sont plus précis que les sujets voyants évalués dans une condition proprioceptive (sans vision). Chez les sujets aveugles, l'ensemble des actions quotidiennes étant réalisé sans vision, ces sujets pourraient bénéficier d'une plus grande expérience que les sujets voyants dans l'utilisation des informations proprioceptives. Toutefois, il est aussi possible que le développement de mécanismes de correction des mouvements soit dépendant de l'expérience visuelle. Dans ce cas, il est alors prédit que les sujets aveugles présentent de plus grandes erreurs que les sujets voyants dans les tâches de contrôle de l'orientation spatiale de la main. Bien qu'il ait été observé que les

sujets aveugles ne soient pas plus précis que les sujets voyants pour percevoir l'orientation spatiale de leur main, une diminution des erreurs d'orientation de la main a été observée suite au mouvement d'atteinte, et la précision finale lors du mouvement était comparable à celle observée chez les sujets voyants testés sans vision. En contradiction avec la dernière hypothèse, il est alors observé que le contrôle en temps réel de l'orientation de la main n'est pas dépendant de l'expérience visuelle. Ensemble, ces observations suggèrent un contrôle en temps réel de l'orientation de la main basé sur les afférences proprioceptives.

5. Méthodologie

La précision de l'orientation spatiale de la main a été quantifiée dans une série de tâches de perception et de mouvement, où la disponibilité des informations visuelles a été manipulée : (1) vision complète, (2) vision de la cible seulement et (3) sans vision de la cible et de la main.

Dans la tâche de perception (*orientation-matching task*), les sujets devaient aligner passivement ou activement une poignée de forme rectangulaire (14.5 cm X 2.0 cm) avec une cible de forme identique fixée dans différentes orientations. La cible était présentée sur un panneau vertical, à la hauteur des yeux, au milieu du corps, à une distance confortable et accessible avec le bras en extension. La cible pouvait être fixée dans une des six orientations prédéfinies (30°, 60°, 90°, 120°, 150° ou 180°). La poignée à aligner était placée 30 cm au dessous de la cible.

Dans la tâche de mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées (*letter-posting task 1*), la poignée cible était remplacée par une fente (16.5 cm X 3.2 cm) pouvant être fixée dans les mêmes orientations. Les sujets tenaient la poignée à aligner dans la main droite le bras en semi-flexion le long du corps et devaient réaliser un mouvement d'atteinte et de rotation simultanées de la main afin d'insérer la poignée rectangulaire dans la fente.

Deux variantes de la tâche de mouvement ont été utilisées afin d'évaluer la contribution des mécanismes de contrôle en temps réel dans la précision finale de l'orientation spatiale de la main suite au mouvement d'atteinte. Dans ces tâches, les sujets avaient la consigne de ne pas modifier l'orientation de la main pendant le mouvement. Dans une tâche d'orientation de la main suivie d'une atteinte manuelle (*letter-posting task 2*; mouvement transitif, cible explicite), les sujets devaient d'abord aligner activement l'orientation de la même poignée avec la fente fixée dans les mêmes orientations, puis réaliser un mouvement d'atteinte sans modifier l'orientation initiale de la main. Dans une

autre tâche où aucune cible explicite n'était présentée, l'expérimentateur plaçait d'abord la main (alignement passif) dans une des orientations prédéfinies et les sujets devaient conserver l'orientation de départ de la main pendant le mouvement d'atteinte (*letter-posting task 3*; mouvement intransitif).

Dans toutes tâches de perception et de mouvement, les rotations de la poignée à aligner étaient réalisées dans le sens antihoraire, à partir de l'orientation 0° (main droite horizontale en supination, paume vers le haut). L'orientation et le déplacement de la main ont été mesurés à l'aide d'un système d'analyse de mouvement (Optotrak, NDI inc.).

Différentes combinaisons de tâche et condition sensorielle ont été testées. Pour chacune des combinaisons, un bloc de données complet comptait cinq essais pour chacune des six orientations de la cible (30 essais par bloc au total), présentés dans un ordre aléatoire. L'ordre des tâches était aléatoire et contrebalancé entre les sujets. Pour chacune des tâches testées, l'ordre de présentation des conditions sensorielles était également aléatoire et contrebalancé entre les sujets.

Afin de comparer l'exactitude et la précision de l'orientation spatiale de la main dans chacune des combinaisons de tâche et condition sensorielle testées, les erreurs constante, absolue, et variable ont été déterminées pour chaque orientation spatiale de la cible. Ces erreurs ont été comparées en utilisant une méthode statistique d'analyse de variance multifactorielle (ANOVA). Les analyses *post hoc* ont été effectuées avec le test Tukey HSD. Dans toutes les analyses statistiques, un seuil de signification de 0.05 a été utilisé.

Par ailleurs, l'évaluation des caractéristiques temporelles et spatiales du déplacement et de l'orientation de la main dans la tâche de mouvement d'atteinte et de rotation simultanées de la main a permis d'étudier les règles de contrôle impliquées dans la réalisation des mouvements volontaires, de même que le couplage fonctionnel entre les différentes composantes de ces mouvements.

La comparaison des performances perceptives et motrices dans les différentes conditions sensorielles chez des sujets en santé a permis de distinguer les imprécisions

motrices attribuables aux processus impliqués dans la perception, l'action, l'intégration sensorielle et/ou le contrôle en temps réel des mouvements. La comparaison des performances perceptives et motrices de sujets aveugles et voyants testés dans la condition proprioceptive (sans vision) a permis d'évaluer si l'expérience visuelle était impliquée dans la perception et le contrôle de l'orientation de la main. La comparaison des performances des sujets aveugles et voyants a également permis de déterminer si l'expérience visuelle est essentielle au développement des mécanismes de contrôle en temps réel de l'orientation de la main, et à la coordination du transport et de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte manuelle.

CHAPITRE II: Publication scientifique 1

« The great end of life is not knowledge but action. »

T. H. Huxley

Gosselin-Kessiby N, Messier J, Kalaska JF.

Evidence for automatic on-line adjustments of hand orientation during natural reaching movements to stationary targets.

J Neurophysiol 2008;99:1653-1671.

Used with permission.

Evidence for automatic on-line adjustments of hand orientation during natural reaching movements to stationary targets

Authors

N. Gosselin-Kessiby^{1,4}, J. Messier^{2,5}, J.F. Kalaska^{1,3,4}

Affiliations

¹Département de physiologie,

²Département de kinésiologie,

³Research Group in Neurological Sciences (CIHR),

⁴Groupe de recherche sur le système nerveux central (FRSQ),

⁵Centre de recherche Institut universitaire de gériatrie de Montréal (CRIUGM),

Université de Montréal,

C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (QC) H3C 3J7

Corresponding author

E-mail: nadia.gosselin-kessiby@umontreal.ca

Phone: (514) 343-6111 ext 3314

Fax: (514) 343-2111

Keywords

Vision, proprioception, perception/action dichotomy, transitive actions, oblique effect, error correction, human

ABSTRACT

Control of the spatial orientation of the hand is an important component of reaching and grasping movements. We studied the contribution of vision and proprioception to the perception and control of hand orientation in Orientation-matching and Letter-posting tasks. In the Orientation-matching task, subjects aligned a ‘match’ handle to a ‘target’ handle that was fixed in different orientations. In Letter-posting task 1, subjects simultaneously reached and rotated the right hand to insert a match handle into a ‘target’ slot fixed in the same orientations. Similar sensory conditions produced different error patterns in the two tasks. Furthermore, without vision of the hand, final hand orientation errors were smaller overall in Letter-posting task 1 than in the Orientation-matching task. In Letter-posting task 2, subjects first aligned their hand to the angle of the target and then reached to it with the instruction not to change their initial hand orientation. Nevertheless, hand orientation changed during reaching in a way that reduced the initial orientation errors. This did not occur when there was no explicitly defined target toward which the subjects reached (Letter-posting task 3). The reduction in hand orientation errors during reach, even when told not to change it, suggests the engagement of an automatic error correction mechanism for hand orientation during reaching movements toward stationary targets. The correction mechanism was engaged when the task involved transitive actions directed at the target object. The on-line adjustments can occur without vision of the hand and even when target orientation is defined only by proprioceptive inputs.

INTRODUCTION

Reaching and grasping movements are an important part of human voluntary behavior. They have been the subject of extensive theoretical, behavioral and neurophysiological study because they encapsulate many of the major issues in the control of voluntary movements, such as kinematic redundancy, sensorimotor coordinate transformations, feed-forward versus feedback control, multi-joint and multi-muscle coordination, control of task kinetics and muscle activity, motor adaptation and motor skill learning.

The act of reach-to-grasp can be divided into three components, transport of the hand to the spatial location of the target object, orientation of the hand to align it with the spatial orientation of the object, and pre-shaping of the configuration of the digits and thumb in preparation to grasp the object once the hand arrives at its spatial location. The kinematics of transport, orientation and hand pre-shaping/grasp are closely coordinated so that the hand is in the appropriate orientation and the digits begin to close on the target object shortly before the hand comes in contact with it (Desmurget and Prablanc 1997; Desmurget et al. 1996, 1998; Fan et al. 2006; Gentilucci et al. 1996; Jakobson and Goodale 1991; Jeannerod 1981, 1984, 1999; Jeannerod et al. 1998; Mamassian 1997; Marotta et al. 2003; Marteniuk et al. 1987; Paulignan et al. 1990; Roby-Brami et al. 2000; Torres and Zipser 2002, 2004; Wallace and Weeks 1988). While there is considerable behavioral and neurophysiological evidence that these components may be controlled by relatively separate neural circuits or ‘channels’, the degree to which these channels are functionally

independent is still controversial (Arbib 1981; Culham et al. 2006; Desmurget et al. 1996, 1998, 1999; Fan et al. 2006; Gentilucci et al. 1991; Geyer et al. 2000; Gordon et al. 1994ab; Jeannerod 1981, 1984, 1999; Jeannerod et al. 1998; Lacquaniti and Soechting 1982; Marotta et al. 2003; Murata et al. 2000; Paulignan 1991a; Rizzolatti and Luppino 2001; Rice et al. 2006; Roby-Brami et al. 2000; Soechting and Ross 1984; Soechting and Flanders 1993; Smeets et al. 2002; Stelmach et al. 1994; Torres and Zipser 2002, 2004; Zaal et al. 1998).

Compared to the large literature on hand pre-shaping and especially on the control of the transport phase of reaching, far fewer studies have examined the control of the orientation of the hand (Darling and Miller 1993; Desmurget and Prablanc 1997; Desmurget et al. 1996; Dyde and Milner 2002; Fan et al. 2006; Gentilucci et al. 1996; Glover and Dixon 2001a,b,c; Goodale et al. 1991; Mamassian 1997; Marotta et al. 2003; Roby-Brami et al. 2000, 2003; Soechting and Flanders 1993; Torres and Zipper 2002, 2004; Tunik et al. 2005; van Doorn et al. 2005). Most of these studies examined orientation in the context of combined reach-to-grasp actions, and examined such issues as how hand orientation was shaped by the spatial location, spatial orientation or optimal grasp axis of the target object, the direction of hand transport, or the initial and final postures of the arm before and after transport. There have been very few studies of the control of hand orientation per se without grasp. In one classic study, Perenin and Vighetto (1988) asked subjects to reach out and insert their hand into a slot oriented at different angles relative to vertical. Patients with optic ataxia following lesions of the parietal lobe showed marked deficits in their ability to position their hand in front of the slot and to align their hand with the orientation of the slot

(Perenin and Vighetto 1988). In contrast, using a similar task, Goodale et al. (1991) observed that an extensive lesion of the lateral occipital and parasagittal occipitoparietal cortex affected the ability of the patient to report the perceived orientation of a visual target but not to control the orientation of their hand while reaching to the target. Optic ataxia could reflect a breakdown of sensorimotor planning mechanisms prior to movement onset as well as of the neural mechanisms responsible for on-line adjustments to correct for errors during movement execution (Grea et al. 2002; Torres & Zipser 2002, 2004; Battaglia-Mayer et al. 2006). Finally, no studies have directly compared the control of hand orientation during reach to a target whose orientation was defined either by vision or proprioception, or compared it to the ability of subjects to perceive their hand orientation while holding their arm in a fixed posture at the target location.

The present study addressed some of those gaps in the literature on the control of hand orientation during arm movements. The paradigms used in this study were inspired by the task of Perenin and Vighetto (1988) and Goodale and Milner (1991). We tested the ability of neurologically normal subjects to align a ‘match’ handle that they held in their hand to the spatial orientation of a target slot at the completion of reaching movements aimed at the location of the slot (Letter-posting task). We also assessed the ability of subjects to align a match handle with the spatial orientation of a target bar while holding their arm outstretched and stationary (Orientation-matching task). Target orientation was defined by different combinations of visual and proprioceptive sensory input.

The performance of subjects in both the Orientation-matching and Letter-posting tasks was best with full visual feedback about the spatial orientation of the target and match handle and was poorest when only provided proprioceptive input about both. Performance was intermediate when subjects received only visual input about target orientation and only proprioceptive input about the orientation of their hand, even though this condition required a cross-modal transfer of sensory information. Different combinations of sensory inputs produced different patterns of orientation errors in the Orientation-matching and Letter-posting tasks. More strikingly, subjects were better able to align their hand with the orientation of the target in the Letter-posting task than in the Orientation-matching task when only provided proprioceptive sensory input about hand orientation. Subsequent experiments with variants of the Letter-posting task suggest that this difference in performance may at least in part reflect the engagement of an automatic on-line error correction mechanism for the control of hand orientation during the reaching movement of the Letter-posting task that is not activated when the arm is held stationary in the Orientation-matching task. The results also suggested that the on-line correction mechanism was preferentially engaged when the task involved transitive actions, that is, movements directed at and intended to act on a target object, but not during intransitive movements that do not act directly on a target object. This work has been presented previously in preliminary form (Gosselin-Kessiby et al. 2003, 2004).

METHODS

Subjects

Eighteen right-handed subjects (nine women and nine men, mean age 44 years; range 18 to 64 years) participated voluntarily in this study. Handedness was assessed using the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield 1971). None of the subjects had a history of known neurological problems and they all had normal or corrected-to-normal vision. All subjects signed a voluntary consent form. The *Université de Montréal Human Research Ethics Committee* approved the experimental protocol. Subjects were not informed about the specific purposes of the study.

Experimental Setup

Figure 1 shows the experimental setup. Subjects sat in front of a vertical task panel, on which a target was mounted. The target was either a rectangular handle (14.5 cm x 2.0 cm; Orientation-matching task) or a slot (16.5 cm x 3.2 cm; Letter-posting task) that could be fixed in one of six pre-set orientations (30°, 60°, 90°, 120°, 150° or 180°, proceeding counterclockwise from 0° at the right; Fig 1B). The target was positioned at eye level in the middle of the visual field, at a comfortable arms-length distance (i.e. at a distance reachable with near full arm extension and close to the subject's midline). Subjects attempted to align the orientation of a rectangular match handle (14.5 cm x 2.0 cm) with that of the target. Eight infrared-emitting diodes (IREDs) were fixed in a circle around the perimeter of the match handle. The positions of the IREDs were recorded using an Optotrak 3020 motion

capture system (Northern Digital; Waterloo, Ontario, Canada) at a sampling frequency of 100 Hz. Rotations of the match handle were made in the counterclockwise direction, starting from 0° orientation (handle horizontal and/or right wrist and forearm supine, palm up) in each trial.

The task panel and chair could not be moved during the experiment. The subjects were asked to not move their trunk and neck with respect to the chair during the entire experiment, but they were not physically restrained, to avoid imposing arbitrary constraints that might alter their natural behavior (Steinman et al. 1990).

Experimental design and task structure

This study used a within-subject repeated-measure design. All 18 subjects performed all conditions of the Orientation-matching task and Letter-posting task 1 (see below). Smaller subsets of the same 18 subjects also performed Letter-posting tasks 2 and 3.

Each task comprised a series of trials during which the subjects attempted to align the match handle with the orientation of the target, in one of several different sensory and motor conditions. At the start of each trial, the experimenter set the target at its desired orientation. A complete data set in each sensory condition comprised five trials for each of the six target orientations (30 trials in total), in a randomized-block design.

Orientation-matching task

In the Orientation-matching task, subjects aligned the orientation of the match handle to that of the target. The target was a handle identical to the match handle. Both handles were mounted on the task panel, with the match handle positioned 30 cm below the target (Fig. 1A right). The match handle rotated freely about the axis perpendicular to the vertical plane of the task panel. Passive and active perception of spatial orientation was evaluated.

Passive Orientation-matching task: After setting the spatial orientation of the target handle at the start of each trial, the experimenter gave the subject a verbal warning (“Ready...Go”), and then rotated the match handle smoothly (20.0 ± 5.0 °/s) from the back of the panel, starting at 0° in each trial, until the subjects reported verbally that it matched the orientation of the target handle. Subjects could correct the orientation by giving verbal instructions to the experimenter to rotate the match handle back and forth until they were satisfied that it was aligned with the target. Once the subject stated that the match handle was aligned with the target, the experimenter recorded the orientation of the match handle for 0.5 seconds (Optotrak 3020). The experimenter then rotated the match handle back to the starting position (0°) and positioned the target at a new orientation for the next trial.

Active Orientation-matching task: Subjects held onto the match handle with their right hand. Following a verbal command from the experimenter (“Ready...Go”) the subjects actively rotated the match handle to align it to the orientation of the target handle by rotating their right wrist and forearm at a comfortable speed, starting at 0° (hand supinated) in each trial. Subjects could correct the orientation by rotating the match handle back and

forth until they reported verbally that it matched the orientation of the target. The experimenter then recorded the orientation of the match handle for 0.5 seconds (Optotrak 3020). Subjects held onto the match handle between trials while the experimenter rotated it back to the start position (0°), before beginning the next trial.

Letter-posting task 1: orient hand while reaching to the target

In Letter-posting task 1, a target slot replaced the target handle. The match handle was a freely-moving rectangular handle, instrumented with 8 IREDS, that was of identical construction to the rotating match handle in the Orientation-matching task. At the start of each trial, subjects held the rectangular match handle in their supinated right hand with their arm semi-flexed at the side of their body (Fig 1A, left) while the experimenter set the target slot at the desired orientation. After a verbal command from the experimenter (“Ready...Go”), the subjects reached out to the target. Subjects were instructed to reach out and to simultaneously rotate the handle in a single continuous motion at a quick but comfortable speed to try to insert the match handle into the target slot, without attempting to correct the handle position or orientation at the end of the reach.

Because the target slot was only slightly larger than the match handle, the subjects knew that they had to complete their planned rotation of the handle to align it with the target slot before the handle arrived at the target panel. However, it was not easy to insert the handle into the slot in one rapid continuous motion, especially in conditions in which the subjects did not see their hand (see below). As a result, in many trials, the subjects failed to insert

the match handle into the slot, and contacted the task panel with the handle instead just as they were completing their hand rotation. As a result, this did not seriously perturb their performance. Whether or not they succeeded in inserting the match handle into the slot, the subjects were instructed to hold that final position until told by the experimenter to return their arm to the start location. The subjects returned their arm to the start position and rotated their hand back to the starting supine position before beginning the next trial. In all the Letter-posting tasks, match handle coordinates were recorded continuously for 4 seconds, starting from the “Go” command. The experimenter told the subjects to return their arm to the start position after the 4-second data acquisition period ended.

Letter-posting task 2: orient hand and then reach to the target

Letter-posting task 2 was designed to assess whether hand orientation would remain constant or would change in some systematic way during reach to the target, if the subjects perceived that their hand was already at the final desired orientation before beginning to reach. As in Letter-posting task 1, subjects held the rectangular match handle in their supinated right hand with their arm in semi-flexion beside their body at the start of each trial. However, in Letter-posting task 2, subjects were instructed to first rotate their wrist and forearm to align the match handle with the target slot while keeping their arm at their side. Subjects rotated the handle at a comfortable speed and could correct their hand orientation by rotating the handle back and forth until they reported verbally that they perceived that it was aligned. They were then given a verbal command by the experimenter (“Ready...Go”) to reach out to the target. The subjects were instructed to try to reach out to

the target slot at a comfortable speed, and to try not to change their initial hand orientation during the reach. At the end of each reach, the subjects held their final hand and arm position until told by experimenter to return their arm and hand to the start position before beginning the next trial.

Letter-posting task 3: no target

Letter-posting tasks 1 and 2 had a direct target object, an oriented slot, upon which the subjects attempted to act by inserting the match handle. Letter-posting task 3 was designed to assess what impact the transitive nature of those actions had on performance. This task was similar to Letter-posting task 2, in that subjects were instructed to try to maintain the initial orientation of their hand while reaching out to the target panel. However, no target was presented. An opaque white circle was mounted on the target panel over the target slot, thereby concealing it. Instead of asking the subjects to align their hand to a target orientation before reaching as in Letter-posting task 2, the experimenter first rotated the hand of the subjects to an orientation that was close to one of the six target orientations, while the subjects' arm was still at the start position beside their body. Initial hand orientations were set in a pseudo-random sequence across trials. After a verbal command from the experimenter ("Ready...Go"), the subjects reached out to contact the opaque circle with the match handle, while trying to keep the initial hand orientation.

Sensory conditions

The spatial orientations of the target and/or the match handle were defined by different combinations of visual and proprioceptive sensory inputs in different sets of trials in each task.

Full-vision: In the ‘full-vision’ condition, the subjects had full vision of the target and the match handle at all times. Subjects only looked at the match handle and did not hold it in the passive Orientation-matching task performed with full-vision (Fig 1A, right). In all other tasks performed in the full-vision condition, subjects held onto the match handle and so also had proprioceptive input about match handle orientation.

Target-vision: In the ‘target-vision’ condition, vision of the target was allowed, while vision of the match handle was prevented at all times. Subjects looked at the target while holding the match handle in the right hand. Only proprioceptive information about match handle orientation was available. In the Orientation-matching task performed with target-vision, a black cloth secured around the neck of the subjects and fixed horizontally across the task panel between the target handle and the match handle prevented vision of the hand and the match handle, while vision of the target was available at all times. In the Letter-posting tasks performed with target-vision, the subjects wore liquid-crystal shutter glasses (PLATO System; Translucent Technologies, Toronto, Ontario, Canada). They were inactivated at the start of each trial so that the subjects could see the target slot. A piece of black plastic (10 cm X 10 cm) fixed vertically in a parasagittal plane on the right-hand frame of the shutter glasses prevented vision of the right hand and the match handle at the

start position prior to reach onset. At the “Go” command, the experimenter activated the shutter glasses to block vision of the right hand and the match handle during the reaching movements from the onset of the reach. As a result, vision of the target slot was also blocked from the onset of the reaching movements as the hand moved towards the target.

No-vision: In the ‘no-vision’ condition, vision of both the target and of the match handle held in the right hand was blocked at all times using a blindfold. The spatial orientations of the target and match handles were both sensed using only proprioception. In the no-vision Orientation-matching task, subjects held the target handle with their left hand, and then aligned the match handle to the same perceived orientation with their right hand. In the no-vision conditions of the Letter-posting tasks, subjects held onto the lower handle (the match handle of the Orientation-matching task) with their left hand. In Letter-posting tasks 1 and 2, the experimenter positioned the lower handle into one of the 6 orientations at the start of each trial to signal proprioceptively to the subjects the orientation of the target slot in that trial. The subjects then reached out and oriented the match handle in their right hand to attempt to insert it into the target slot (Letter-posting task 1) or oriented and then reached out (Letter-posting task 2), guided only by proprioceptive input. In Letter-posting task 3, in contrast, the lower reference handle was fixed in the horizontal position and provided no information about desired target orientation. The subjects held onto it with the left hand in the prone position (palm down) only to provide a reference point about the physical location of the target panel.

Task/sensory input combinations

The study involved multiple tasks and sensory input conditions. However, not all possible combinations of tasks and conditions were tested.

The entire group of subjects (n=18) was tested in the following combinations of tasks and sensory conditions: passive Orientation-matching task (three sensory conditions), active Orientation-matching task (target-vision and no-vision conditions), and Letter-posting task 1 (three sensory conditions), for a total of 8 data sets (240 trials/subject). Orientation-matching and Letter-posting tasks under different sensory conditions were performed in a random order, counterbalanced across subjects. In separate experimental sessions, subsets of the 18 subjects were tested in Letter-posting task 2 (all 3 sensory conditions; 10 subjects) and Letter-posting task 3 (full-vision and no-vision conditions; 7 of the 10 subjects who had done Letter-posting task 2). Task/sensory condition combinations were again presented in random order to different subjects.

Pilot study of visual acuity

In an initial pilot study, we assessed the perceptual ability of a subgroup (n=7) of the 18 subjects to align the target and match handles when they had full vision of both, accompanied by different degrees of proprioceptive input about match handle orientation. Three variants of the full-vision Orientation-matching task were performed on the same day in a random order, using three different sensory input combinations: *condition 1*) Vision only (no proprioceptive information of the match handle; subjects looked at but did not

hold onto the match handle while the experimenter rotated it); *condition 2*) Vision and passive proprioceptive information of the match handle available (experimenter rotated the match handle while subjects held onto it and looked at it); *condition 3*) Vision and active proprioceptive information of the match handle available (subjects held and rotated the match handle themselves while looking at it).

Data analysis

In the Orientation-matching task, match handle orientation was measured by recording the spatial coordinates of IREDs fixed on the match handle. The angle of rotation of the handle was calculated by simple trigonometry using the (x, y, z) coordinates of the observable IREDs on the perimeter of the match handle. In the Letter-posting tasks, the full 3D spatial orientation of the match handle was also determined from the (x,y,z) coordinates of the observable IREDs on the perimeter of the handle. For analysis of performance, hand orientation was defined as the projection of the 3D orientation of the handle onto the 2D vertical plane of the target panel (i.e., the orientation of the hand in the frontal plane). This did not introduce large biases in the measured hand orientations since the subjects generally succeeded in holding the match handle in a plane nearly perpendicular to that of the target panel. Reach onset in the Letter-posting tasks was defined as the first time the 3D hand transport velocity exceeded 3% of peak 3D hand transport velocity and remained above that value until peak velocity was attained. Similarly, the end of the reach was defined as the first time hand transport velocity towards the panel decreased below 3% of peak velocity. This often coincided with the contact of the match handle with the task panel. For the

Letter-posting tasks, final hand orientation was determined by calculating the mean orientation during the 50 ms immediately preceding the detected end of reach (Dyde and Milner 2002). This time period was used to avoid confounding the measured hand orientation with any passive mechanical rotation of the handle caused by contact with the task panel. This was a good estimate of the final orientation since the subjects timed the rotation to end as the handle approached the target panel (Fig 2). Hand rotation velocities were low during that time and the hand typically changed its orientation by less than 0.5° during the 50 ms sampling interval. The initial orientation corresponded to the mean handle orientation during the 50 ms immediately preceding the detected onset of the reaching movement. In the Orientation-matching task, final hand orientation was the mean orientation computed over a sampling period of 0.5 seconds taken after the subjects had reported that the match handle was aligned with the target handle.

Performance measures

To compare the accuracy and precision of the spatial orientation of the match handle in the different tasks and sensory conditions, constant, absolute, and variable errors were analysed for each target orientation. The performance of each subject in each trial was assessed by calculating the match handle orientation error, defined as the angular difference between the orientation of the target and the final match handle orientation, as well as for the initial hand orientation in Letter-posting tasks 2 and 3. For constant error, a positive orientation error occurred when the subject made a counterclockwise rotation of the match handle past the actual orientation of the target, whereas negative errors corresponded to a

counterclockwise rotation of the match handle that did not attain the target orientation. Mean constant error at each target in each data set for each subject was the mean of the signed values of the orientation errors for the 5 trials at that target orientation. Mean constant error provides a measure of any constant bias (accuracy) in the estimates of match handle orientation for each target orientation. Mean absolute error was the mean of the absolute (unsigned) values of the orientation errors and provides a measure of the overall size of orientation errors for each target. Mean variable error was defined as the mean value of the difference between the final orientation of the match handle in each trial from the mean of the final orientation of the match handle for the 5 trials at a given target orientation, and provides a measure of the dispersion (precision) of the final orientations about the mean constant error bias in performance at each target orientation.

Because Letter-posting task 3 had no explicitly defined target orientation at the endpoint of the reach movement, we processed those data somewhat differently. We calculated the absolute error of the initial and final hand orientations in each trial, relative to the target orientation that was used in that trial by the experimenter to set the subjects' initial hand orientation. We then calculated the change in absolute error from the initial hand orientation to the final orientation (i.e., final absolute error – initial absolute error). If the difference was positive, this indicated that the final hand orientation had rotated further from the virtual target orientation than it had been prior to the reach. If the difference was negative, the hand orientation was closer to the target orientation than it was prior to the reach. For comparison, we reprocessed the data from Letter-posting task 2 for those same subjects in the same way.

Statistical analysis

Constant, absolute and variable errors for different target orientations were compared in different tasks and sensory conditions using 2-way or 3-way ANOVAs, and post-hoc pair-wise comparisons were made using Tukey HDS analyses (Statistica, Statsoft Inc, Tulsa OK). For all ANOVAs and Tukey HDS analyses, the threshold for statistical significance was set at 0.05. For conciseness, only main effects and interactions including either Task factor (Orientation-matching versus Letter-posting task 1) or Time factor (Letter-posting tasks 2 and 3; initial versus final hand orientation) will usually be reported.

RESULTS

Assessment of visual acuity of spatial orientation (pilot study)

In a pilot study, subjects performed three variants of the full-vision Orientation-matching task to align the match handle to the target using vision alone (condition 1), vision and passive proprioceptive input (condition 2) and vision and active proprioceptive input (condition 3) (see Methods). Orientation errors were very small and similar between the three task variants (Table 1; see Methods). There was no significant main effect of sensory input combination on constant errors, absolute errors, or variable errors (Table 1; 2-way ANOVA; 3 visual/proprioceptive combinations x 6 target orientations).

These results showed that when subjects had full vision of both the target and match handles in the Orientation-matching task, the addition of either passive proprioceptive input (condition 2) or active proprioceptive input and efference copy signals about match handle

orientation (condition 3) had no significant effect on performance. As a result, only condition 1 was retained (the passive Orientation-matching task, full-vision condition) and the other two conditions were not used in the main study.

Kinematics of Letter-posting task 1 (orient hand while reaching to the target)

The overall pattern of velocity profiles of hand transport (reach) and hand rotation was similar across all tested sensory conditions. Figure 2 presents velocity profiles of hand transport and rotation for the six target orientations in a representative subject performing Letter-posting task 1 in the target-vision condition without vision of the hand. The velocity profiles of hand transport and rotation were often bell-shaped and single-peaked. Peak rotation velocity increased with the desired final target orientation. Furthermore, hand rotation continued for most of the duration of the transport phase, and tended to end just before the match handle arrived at or contacted the target panel for all six target orientations (Fig. 2). These observations indicated that the subjects knew that they had to align the handle to the slot before it arrived at the target panel if they were to succeed in inserting it into the slot, and timed their rotation accordingly to complete it just as the match handle approached the target panel. Because the movements in Fig. 2 were made in the target-vision condition, the scaling of rotation velocity could not have been controlled only by a visual-feedback error signal of the difference between target and hand orientation. Although transport and rotation velocity profiles consistently exhibited this temporal coordination pattern, target orientation and sensory conditions had a number of effects on the kinematics of movement.

The mean duration of hand transport pooled across subjects, target orientations and sensory conditions was 1.00 second (ranging from 0.56 s to 1.65 s in different subjects and conditions). Sensory conditions had a small but significant effect on mean hand transport duration (Table 2). Target orientation had no significant influence on hand transport duration across all sensory conditions ($F_{(5,85)} = 1.30$; $p > 0.05$).

Sensory conditions also influenced peak velocities. Peak transport velocities tended to decrease systematically as the amount of visual information decreased but this trend was not statistically significant (Table 2). However, peak hand rotation velocities did decrease significantly as the amount of visual information decreased (Table 2).

Target orientation had a strong effect on hand rotational velocity and on hand transport velocity (Fig 3). The greater the required degree of rotation of the hand during the reach, the greater the peak wrist rotation velocity ($F_{(5,85)} = 175.66$; $p < 0.05$), and the greater the peak transport velocity directed toward the target panel ($F_{(5,85)} = 47.65$; $p < 0.05$).

Spatial orientation estimates: single subject

Figure 4 presents the final orientations of individual trials in a representative subject (same as in Fig. 2) for the passive Orientation-matching task and Letter-posting task 1, in the three sensory conditions tested. In both tasks, the accuracy and precision of match handle orientation paralleled the amount of visual information about the target and match orientations. In the full-vision condition, orientation errors were small and similar between

the passive Orientation-matching task and Letter-posting task 1 (mean constant error across target orientations in the Orientation-matching task: 0.99° ; in the Letter-posting task: -0.36°). The accuracy of hand orientation decreased substantially in the target-vision condition (mean constant error across target orientations in passive Orientation-matching task: -21.78° ; in Letter-posting task: -6.47°) and decreased further in the no-vision condition, i.e., when proprioceptive input was the only sensory source of information about the orientation of both the target and hand orientation (mean constant errors across target orientations in passive Orientation-matching task: -23.95° ; in Letter-posting task: -12.54°). The magnitude of the constant errors also tended to increase with the amount of rotation of the hand required to align the match handle to the target in the Orientation-matching task. Finally, the inter-trial variability increased in the target-vision and no-vision conditions compared to the full-vision condition. In summary, the ability of the subject to align the match handle to the target decreased as they had to rely more on proprioceptive input, and the decrease in performance was more pronounced in the passive Orientation-matching task than in the Letter-posting task.

Letter-posting task 1 versus passive Orientation-matching task: group performance

The single subject in figure 4 displayed most of the trends of the overall subject group (Fig 5). Accuracy and precision of hand orientation varied across tasks and sensory conditions. The performance was best in the full-vision condition and was poorest in the no-vision condition. The mean constant and absolute orientation errors were small and similar in overall magnitude across target orientations between the Letter-posting and the passive

Orientation-matching task in the full-vision condition (Fig 5A). This indicated that the subjects' ability to align their hand orientation to a target at the end of a single continuous reach-and-orient movement with full vision of the hand and target was very similar to their perceptual ability to align the two handles visually when given as much time as they wished to adjust and correct the match handle orientation. In contrast, the magnitude of constant and absolute orientation errors tended to increase with the orientation angle of the target in the passive Orientation-matching task in the target-vision and no-vision conditions, when the subjects could no longer see their hand and the match handle (Fig 5b,c). This trend was much less prominent (constant error) or absent (absolute error) in the Letter-posting task in those same sensory conditions. The magnitude of variable errors also increased as the subjects were progressively deprived of visual input and had to rely more on proprioceptive inputs about target and match handle orientation in both the Letter-posting and Orientation-matching tasks, but was fairly similar across target orientations.

Those general trends were supported by statistical analyses. First, separate 3-way ANOVAs (2 tasks x 3 sensory conditions x 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable errors made by subjects in the passive Orientation-matching task and Letter-posting task 1.

For constant errors, there were significant main effects of task ($F_{(1,17)} = 140.00$; $p < 0.05$), sensory condition ($F_{(2,34)} = 34.75$; $p < 0.05$) and target orientation ($F_{(5,85)} = 24.12$; $p < 0.05$). There was also a significant interaction between these three factors ($F_{(10,170)} = 2.66$; $p < 0.05$), whereby mean constant errors were significantly larger for the passive Orientation-

matching task than the Letter-posting task only in the target-vision and no-vision conditions, and got progressively larger for target orientations requiring greater wrist rotations. Accordingly, post-hoc tests showed significantly smaller constant errors in Letter-posting task 1 than in the passive Orientation-matching task for target orientations larger than the vertical (120°, 150°, 180°) in the target-vision condition ($p < 0.05$), and for all target orientations except vertical (i.e. for 30°, 60°, 120°, 150°, 180°) in the no-vision condition ($p < 0.05$).

Similar results were observed for absolute errors. There were significant main effects of task ($F_{(1,17)} = 16.40$; $p < 0.05$), sensory condition ($F_{(2,34)} = 73.16$; $p < 0.05$) and target orientation ($F_{(5,85)} = 9.09$; $p < 0.05$), as well as a significant interaction between these three factors ($F_{(10,170)} = 5.53$; $p < 0.05$). There were significantly smaller absolute errors in Letter-posting task 1 than in the passive Orientation-matching task for target orientations greater than vertical (120°, 150°, 180°; $p < 0.05$) in the target-vision condition, and for target orientations corresponding to the vertical and larger (90°, 120°, 150°, 180°; $p < 0.05$) in the no-vision condition.

In contrast to constant and absolute errors, there was no main effect of task on variable errors ($F_{(1,17)} = 0.21$; $p > 0.05$). However, there was a main effect of sensory condition ($F_{(2,34)} = 72.23$; $p < 0.05$) and target orientation ($F_{(5,85)} = 7.39$; $p < 0.05$). There was also a significant 3-way interaction between task, sensory condition and target orientation ($F_{(10,170)} = 2.55$; $p < 0.05$), but no specific post-hoc comparisons were significant..

Letter-posting task 1 versus Orientation-matching task: oblique effects in perception and action

The subjects showed evidence of an oblique effect in their visual perception of cardinal versus oblique orientations of the target in the full-vision passive Orientation-matching task. Constant, absolute and variable errors were all systematically smaller for the 90° and 180° orientations than for the oblique orientations (Fig 4; Fig 5a; 1-way ANOVA, main effect of orientation $p < 0.05$ for each error type). Furthermore, post-hoc tests showed that absolute and variable errors were similar at 90° and 180° ($p > 0.05$) but were statistically smaller than all other target orientations ($p < 0.05$) with the sole exception of the absolute errors at 120° versus 180° ($p > 0.05$). The mean bias (constant errors) was also smaller for the cardinal orientations than the oblique orientations, but the constant errors were small and were statistically significant for only some post-hoc comparisons (90° versus 150°; 180° versus 30°, 60°, and 150°; $p < 0.05$). These findings showed that there was a robust oblique effect in the full-vision Orientation-matching task, expressed by a greater dispersion (absolute errors) and inter-trial variability (variable errors) for the oblique orientations than for the cardinal orientations, but the effect was somewhat less robust for constant errors. In contrast, there was almost no evidence of an oblique effect in the full-vision Letter-posting task 1, in which constant, absolute and variable errors were more similar across all target orientations. In particular, absolute and variable errors were statistically identical at all orientations (Fig 5a; 1-way ANOVA, main effect of orientation $p > 0.05$; all post-hoc tests, $p > 0.05$). There was also some evidence of an oblique effect in the target-vision and no-vision conditions of the Orientation-matching task but that effect was dominated by the rotation-dependent error trend (Fig 5b, c).

In the target-vision and no-vision conditions of Letter-posting task 1, in contrast, the subjects showed evidence of a different type of “sensorimotor” oblique effect. They tended to overshoot the target angle at 30° and especially at 120°, and to undershoot the target at 60° and 150° (Fig. 5b,c). This was stronger in the no-vision condition than the target-vision condition. This trend indicates that the final hand orientations tended to deviate away from the actual diagonal target angles toward the intermediate diagonals of 45° and 135° as less visual information was available in Letter-posting task 1. This trend was not evident in the corresponding sensory conditions of the Orientation-matching task.

Letter-posting task 1 versus Orientation-matching task: active rotation or active reach?

The greatest difference in performance between the passive Orientation-matching task and the Letter-posting task occurred in the target-vision and no-vision conditions (Fig 5). In these two sensory conditions, the subjects held onto the match handle, but there were two main differences between the tasks. In Letter-posting task 1, the subjects reached out to the target, and also actively rotated their hand’s orientation to align the match handle to the target. In contrast, the subjects held their arm outstretched and stationary in the passive Orientation-matching task, and the experimenter passively rotated the subjects’ hand. The better accuracy of the subjects in the target-vision and no-vision conditions of the Letter-posting task 1 than in the passive Orientation-matching task, especially for larger target orientations, may have been due mainly to the active reaching or active hand rotation components in the former task. To assess the contribution of those two factors, we performed the following comparisons.

To assess the effect of active hand rotation, we compared performance of the subjects in the active and passive Orientation-matching task, in the target-vision and no-vision conditions. There was no significant main effect of task for any error measure (constant error, $F_{(1,17)}=4.04$, $p>0.05$; absolute error, $F_{(1,17)}=4.07$, $p>0.05$; and variable error, $F_{(1,17)}=0.777$, $p>0.05$; 3-way ANOVA; 2 tasks x 2 sensory conditions x 6 target orientations). There were, however, a significant task by target orientation interaction for constant errors ($F_{(5,85)}=5.40$; $p<0.05$) and absolute errors ($F_{(5,85)}=3.53$; $p<0.05$). Post-hoc tests showed that subjects made significantly smaller constant errors in the active than the passive Orientation-matching task for only the 90° and 120° target orientation ($p<0.05$) and significantly smaller absolute errors in the active than the passive Orientation-matching task for the 120° target orientation only ($p<0.05$). Therefore, while there were a few significant differences, these findings suggested that active hand rotation had a relatively minor overall effect on performance in the Orientation-matching task.

Next, we assessed the effect of reaching on hand orientation. We compared performance in the target-vision and no-vision conditions of Letter-posting task 1 and the active Orientation-matching task. Subjects always made active hand rotations in both tasks, but reached only in the Letter-posting task. Separate 3-way ANOVAs (2 tasks x 2 sensory conditions x 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable errors.

For constant errors, there was a significant main effect of task ($F_{(1,17)}=59.8$; $p<0.05$). There was also a significant task by sensory condition interaction ($F_{(1,17)}=10.99$; $p<0.05$).

Post-hoc tests of that interaction revealed that for both sensory conditions, the constant errors in Letter-posting task 1 were significantly smaller than in the active Orientation-matching task ($p < 0.05$), that subjects made larger errors in the no-vision condition than in the target-vision condition in both tasks, and that this increase was more pronounced in the active Orientation-matching task than in the Letter-posting task ($p < 0.05$). Finally, there was a significant task by target orientation interaction ($F_{(5,85)} = 6.78$; $p < 0.05$). Post-hoc tests revealed that constant errors in hand orientation were significantly smaller in Letter-posting task 1 than in the active Orientation-matching task for the 30° , 120° , 150° , and 180° target orientations ($p < 0.05$).

For absolute errors, there was a significant main effect of task ($F_{(1,17)} = 21.8$; $p < 0.05$) as well as a significant 3-way interaction between task, sensory condition and target orientation ($F_{(5,85)} = 2.48$; $p < 0.05$). Subjects made significantly smaller absolute errors in Letter-posting task 1 than in the active Orientation-matching task for the 150° and 180° target orientations ($p < 0.05$) in both the target-vision and no-vision conditions.

For variable errors, there was no main effect of task ($F_{(1,17)} = 0.15$; $p > 0.05$). There was a significant 3-way interaction (task by sensory condition by target orientation; $F_{(5,85)} = 2.66$; $p < 0.05$), but no significant differences were found at any specific target orientation in post-hoc tests.

In summary, the ANOVA results confirmed that the performance of the subjects in the active Orientation-matching task was much more similar to that in the passive Orientation-

matching task than in Letter-posting task 1 in the target-vision and no-vision conditions. This suggested that the act of reaching accounted for most of the improvement in performance of the subjects in Letter-posting task 1 compared to the two conditions of the Orientation-matching task.

Letter-posting task 2: initial versus final hand orientation

To further investigate the effect of reaching on hand orientation, we tested the performance of 10 of the 18 subjects who had done Letter-posting task 1 in Letter-posting task 2, in which they attempted to align the match handle to the target before reaching, and then to maintain the initial orientation of the match handle as they reached to the target. Subjects generally tended to under-rotate their initial hand orientation, and the degree of under-rotation increased from full vision to no-vision conditions (constant errors, Fig 6). Most importantly, the constant orientation errors tended to be smaller at the end of the reaching movement than prior to movement onset, even though the subjects had been instructed not to change the orientation of the hand during the reach (Fig 6).

This trend was supported by statistical analyses. Separate 3-way ANOVAs (2 times x 3 sensory conditions x 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable initial and final errors made by subjects. For constant errors, there was a main effect of time (initial versus final hand orientation; $F_{(1,9)} = 23.5$; $p < 0.05$), as well as a significant 3-way interaction between time, sensory condition and target orientation ($F_{(10,90)} = 5.41$; $p < 0.05$). Constant errors in hand orientation were significantly smaller

($p < 0.05$) at the endpoint than before the onset of reaching movements for several target orientations in the full-vision (60° , 90° , 150° , 180°), target-vision (30° , 60° , 150° , 180°) and no-vision conditions (30° , 60° , 120° , 150°).

For absolute errors, there was a significant main effect of time (initial versus final, $F_{(1,9)} = 20.9$; $p < 0.05$), with smaller overall absolute errors at the end of reaching than prior to movement onset. There was also a time by target orientation interaction ($F_{(5,45)} = 3.96$; $p < 0.05$), with significantly smaller absolute errors of final than initial hand orientation at the 60° and 150° target orientations ($p < 0.05$) across all three sensory conditions.

For variable errors, there was a significant main effect of time ($F_{(1,9)} = 16.5$; $p < 0.05$), indicating a small but very consistent reduction of trial-to-trial variable error at the reaching endpoint compared to movement onset, averaged across all three sensory conditions (mean initial variable error: 3.35° , mean final variable error: 3.01°).

Letter-posting task 3: influence of a defined target for action on hand orientation

To evaluate whether the reduction of hand orientation errors from before to after the reach movement in Letter-posting task 2 depended on the presence of an explicit target orientation, we tested the performance of 7 of the 10 subjects who had done Letter-posting task 2 in Letter-posting task 3. This was similar to Letter-posting task 2, except that there was no explicitly defined target for action. Instead, the experimenter put the right hand of

the subjects at an angle that corresponded to one of the six target orientations prior to the reaching movement in each trial (see Methods).

Subjects showed an overall reduction in absolute hand orientation errors after reaching in Letter-posting task 2 (Fig. 7; grand mean error: -2.17° pooled across both sensory conditions; all negative values at each target orientation, with the exception of target orientation 120° in the no-vision condition). In striking contrast, subjects exhibited a general increase in absolute errors in Letter-posting task 3 (Fig. 7; grand mean error: 4.14° pooled across both sensory conditions; all positive values at all target orientations).

Three-way ANOVA (2 tasks x 2 sensory conditions x 6 target orientations) revealed a significant main effect of task ($F_{(1,6)} = 17.1$; $p < 0.05$), as well as a significant interaction between task and target orientation ($F_{(5,30)} = 4.22$; $p < 0.05$). Post-hoc tests revealed that when the target was present (Letter-posting task 2), errors were significantly reduced compared to Letter-posting task 3 for target orientations 30° , 60° and 150° ($p < 0.05$; data pooled across both sensory conditions).

These results indicated that the final hand orientations in Letter-posting task 2 tended to converge onto the desired target orientation at the end of the reaching movement, compared to initial orientations prior to reach (cf. Fig 6). In contrast, in Letter-posting task 3, final hand orientations tended to be more broadly dispersed compared to their initial orientations prior to reach when the subjects simply reached out to contact the target panel with the match handle, rather than attempting to insert it into the target slot.

DISCUSSION

Principal findings

There were several main findings in this study. First, constant, absolute and variable errors were small in the full-vision condition of both the Orientation-matching task and Letter-posting task 1. In contrast, the ability of subjects to align their right hand to the target was significantly better at the end of a single continuous reaching movement in the target-vision and no-vision conditions of Letter-posting task 1 than in the corresponding conditions of the Orientation-matching task, in particular for target orientations that required greater rotations of the hand. Second, two perceptual error patterns, an oblique effect in the perception of object orientation in the full-vision condition and a progressive increase in hand orientation errors with greater required rotations of the right (match) hand in the target-vision and no-vision conditions, were seen in the Orientation-matching task. However, these did not result in corresponding error patterns in Letter-posting task 1. Third, under those same target-vision and no-vision conditions, a different error pattern emerged in Letter-posting task 1 whereby final hand orientations migrated away from the desired diagonal target orientations toward the central diagonals (45° , 135°) as less visual input was available. Fourth, Letter-posting tasks 2 and 3 suggested that the transitive actions of Letter-posting task 1 engaged an automatic on-line correction mechanism for hand orientation during the reaching movements to stationary targets. The correction mechanism could function when the only available sensory input about hand orientation and even of target orientation came from proprioception (target-vision and no-vision conditions of Letter-posting tasks 1 and 2). Fifth, the overall magnitude and specific

patterns of orientation errors of both Orientation-matching and Letter-posting tasks were strongly influenced by the combinations of sensory inputs by which the orientation of the target and match handles were sensed or controlled. Finally, the peak velocity of both hand rotation and hand transport toward the target increased with the magnitude of required hand rotation, indicating a functional coupling between these two components of reach-to-grasp movements. These findings will be discussed in the following sections.

The entire arm contributes to the spatial orientation of the hand

This study examined the ability of human subjects to perceive and control the spatial orientation of their hand in the frontal plane. The subjects were given no instructions as to how to rotate their hand in the tasks. Direct observation revealed that most of the rotation occurred at the wrist and forearm, but that torsional rotations about the long axis of the humerus also occurred. It is well established that proximal arm joints contribute to the final spatial orientation of the wrist and hand in unconstrained arm movements (Desmurget et al. 1996, 1998; Fan et al. 2006; Marotta et al. 2003; Soechting and Flanders 1993; Tillery et al. 1995; Torres and Zipser 2002, 2004). However, the relative contribution of different joints to hand orientation was not the objective of this study, and we did not measure proximal joint angles. The findings of this study should be interpreted as reflecting the subjects' estimate of the orientation of the hand relative to that of the target, and not their estimate of wrist pronation/supination angle per se.

Accuracy of hand orientation at the end of a reaching movement: evidence for on-line correction for orientation errors

This study provides further evidence that hand orientation is adjusted by an on-line correction mechanism during reaching movements (Fan et al. 2006; Glover 2004; Glover and Dixon 2001a,b,c; Tunik et al. 2005), even though in this study the target orientation was stationary and did not change during reach (cf., Fan et al. 2006; Tunik et al. 2005), nor was it subject to an optical illusion (cf., Glover 2004; Glover and Dixon 2001a,b,c).

Final orientation errors increased from the full-vision to the target-vision and no-vision conditions of Letter-posting task 1, consistent with a role for visual feedback about the hand and the target for the on-line adjustments of movement (Connolly and Goodale 1999; Ma-Wyatt and McKee 2007; Messier and Kalaska 1999; Sarlegna et al. 2003, 2004; Saunders and Knill 2003, 2004, 2005; Sheth and Shimojo 2002).

On-line adjustment is also supported by the reduction in hand orientation errors from the beginning to the end of the reaching movements in Letter-posting task 2. This finding is all the more striking because control of hand orientation during the act of reaching could be prone to execution errors due to inaccuracies in outgoing motor commands and to passive mechanical perturbations of the hand away from its desired orientation. This was demonstrated in Letter-posting task 3, in which there was an increased divergence of hand orientations from the beginning to the end of reaching movements without an explicit target, unlike the convergence of final hand orientations on the desired target orientation in Letter-posting task 2. This finding further indicates that the improvement in hand

orientation after reaching in Letter-posting task 2 likely depended on an active on-line correction process that compensated for the errors in the initial hand orientation estimates prior to reaching as well as for errors resulting from motor planning and passive mechanical perturbations during reach execution.

The correction mechanism appears to be automatic. In all Letter-posting tasks, the subjects were asked to make no voluntary movement corrections. Nevertheless, in Letter-posting task 2, hand orientation errors decreased after the reach even though the subjects had presumably perceived that their hand was already at the desired orientation before beginning to reach and were told to keep their hand in that initial orientation during the reach. Finally, Letter-posting task 3 revealed that the reduction in orientation errors was dependent on the presence of a physical target for action with a defined orientation.

Many studies have reported automatic on-line adjustments for hand spatial location and grip aperture (Bard et al. 1999; Connolly and Goodale 1999; Day and Lyon 2000; Desmurget et al. 1999, 2001; Desmurget and Grafton 2000; Goodale et al. 1986; Grea et al. 2002; Pélisson et al. 1986; Prablanc and Martin 1992; Prablanc et al. 2003; Schenk et al. 2005; Saunders and Knill 2003, 2004, 2005; Supuk et al. 2005; Turrell et al. 1998; Van Sonderen et al. 1989), but few have investigated such mechanisms for hand orientation (Fan et al. 2006; Glover & Dixon 2001a-c; Tunik et al. 2005). Most of those studies involved corrections for abrupt unexpected changes in target location, size or orientation. In contrast, our findings suggest that an on-line correction mechanism for hand orientation is also engaged during reaching movements to a stationary target (Glover 2004; Glover &

Dixon 2001a-c). These findings are consistent with a recent study of continuous on-line control during movement execution (Rice et al. 2006) and with other reports of on-line correction for the variability and errors in the initial kinematics of reaching movements to stationary targets (Blouin et al. 1993, 1996; Desmurget et al. 2005; Gordon et al. 1994a,b; Ma-Wyatt and McKee 2007; Messier and Kalaska 1999; Sheth and Shimojo 2002).

A key finding of the present study is that movement per se is not sufficient to engage the on-line correction mechanism. The nature and goal of the movement also is a critical factor (Bridgeman et al. 2000; van Doorn et al. 2005). The reaching movements of Letter-posting tasks 1 and 2 were transitive actions in the sense of being directed at a target object, a slot with a defined orientation, upon which they intended to act with the goal of inserting a handle. The sensory conditions in which they were performed did not alter their underlying transitive nature. In contrast, the reaching movements of Letter-posting task 3 were intransitive since there was no target object upon which the subjects attempted to act. Likewise, the initial hand orientations prior to reach in Letter-posting task 2 were intransitive in that they were guided by the orientation of the target but were performed before the subjects attempted to act on the target. This resulted in initial orientation errors that were subsequently reduced when the subjects reached out to the target to attempt to insert the match handle into the target slot. These findings suggest that the on-line correction mechanism is preferentially activated when the object whose physical properties guide action is also the direct object of that action. Alternatively, it is rendered relatively ineffectual in the absence of a direct target object for the action.

The perception versus action dichotomy

Many studies have reported that error patterns observed during perceptual tasks do not always determine the performance errors of the same subjects in corresponding sensorimotor tasks (Goodale and Milner 1992; Milner and Goodale 1995). This implies that the processing of sensory information for perception and action can occur in parallel, rather than having a strictly serial order, and that sensory processing in the two systems is prone to different types of errors (Goodale and Milner 1992; Milner and Goodale 1995; van Doorn et al. 2005). Most of the evidence for a perception/action dichotomy has come from studies that have exploited various optical illusions (e.g., Bridgeman et al. 1981, 2000; Dyde and Milner 2002; Glover and Dixon 2001a,b,c; Goodale 2001; Goodale et al. 2005; Haffenden and Goodale 1998) or from studies of the sensorimotor capacities of patients with lesions of the dorsal or ventral visual streams (e.g., Goodale et al. 1991; 2005; Milner and Goodale 1995). The present study provided two potential examples of this distinction between perception and action in neurologically intact subjects in tasks that did not evoke optical illusions.

First, one finding of this study was that in the full-vision condition, the overall ability of subjects to align their hand with the orientation of a target at the end of a continuous reaching movement (Letter-posting task 1) was similar to that observed in the passive Orientation-matching task, when the subjects simply had to align the match handle to the target by vision and had ample opportunity to instruct the experimenter how to position the match handle's orientation. Nevertheless, in the latter task, subjects showed a visual perceptual oblique effect in which the accuracy and precision of their ability to match the

cardinal orientations (90°, 180°) was significantly better than for oblique angles (Appelle 1971; Cuijpers et al. 2000; Hermens and Gielen 2003; Hermens et al. 2006; Kappers 1999, 2002, 2003, 2004; Kappers and Koenderink 1999; van Doorn et al. 2005). This effect was especially robust for absolute and variable errors. An oblique effect, however, was largely absent in the Letter-posting task 1, and in particular, absolute and variable errors were small and constant across all target orientations (van Doorn et al. 2005). This would appear consistent with a dichotomy between perception and action, although it is also possible that the small errors at each target orientation may represent a performance limit in the precision and accuracy of active reaching movements that masks an equally small oblique effect in full-vision Letter-posting task 1.

The second and more striking example arose in the target-vision and no-vision conditions of the Orientation-matching task and Letter-posting Task 1. In those conditions, the subjects had no vision of their hand (target-vision condition), or of either the hand or target (no-vision condition) and their only other sensory source of orientation information was from proprioception. The subjects showed increasingly large errors in their estimation of hand orientation in the passive and active Orientation-matching task as a function of the degree of required rotation of the hand even though they simply had to adjust their hand orientation while holding their arm outstretched and stationary and had ample opportunity to correct hand orientation. However, the perceptual trend of progressive over-estimation of the orientation of the hand did not translate into corresponding performance errors in Letter-posting task 1 and subjects showed smaller constant and absolute errors overall (Fig 5). These findings suggest that the perception/action dichotomy may be particularly striking

in the proprioceptive domain when proprioception is the only sensory source of information about motor performance or about target properties (Dijkerman and de Haan 2007; Fiehler et al. 2007). The overwhelming majority of prior studies of the perception/action dichotomy have focused on visual processing within the dorsal and ventral visual streams (Goodale 2001; Goodale and Milner 1992; Goodale and Westwood 2004; Goodale et al. 2005; Milner and Goodale 1995; Rice et al. 2007; Shmuelof and Zohary 2005; Valyear et al. 2006).

As already noted, the present study also indicated that one critical factor determining performance of the Letter-posting task was whether or not the task involved transitive or intransitive actions. Indeed, virtually every prior study that has revealed a psychophysical dissociation between perception and action performance used transitive action tasks in which the sensory object guiding action was also the target of that action. In contrast, the nominally perceptual tasks often required the subjects to perform some form of intransitive gesture with their hand or arm to report to the experimenter their estimate of object size, orientation or other properties. Similarly, the active hand rotations of the target-vision and no-vision Orientation-matching task in this study were intransitive actions that were guided by the same sensory input about target orientation as in Letter-posting task 1, but were not directed at the target or intended to act on it. Instead, their goal was to rotate a second object (the match handle) at a separate spatial location to align it to the orientation of the target. One could argue that this is a transitive movement by definition since the subjects rotated a handle. However, the critical distinction is that the subjects performed those movements not to act on the object guiding their behavior but rather to report their estimate

of their introspectively perceived hand orientation relative to that object. It is noteworthy that the passive Orientation-matching task required the subjects simply to report verbally to the experimenter when they perceived that their hand orientation was aligned to that of the target as the experimenter rotated their hand. Nevertheless, the error patterns in the passive and active Orientation-matching task were similar, and clearly different from that in Letter-Posting task 1, indicating that the former errors were primarily influenced by perceptual processes, while the latter were subject to other factors.

It is interesting to note that the difference in the sensitivity to oblique effects in the full-vision Orientation-matching and Letter-posting task 1 of this study are very similar to that seen in a visual-matching versus target-catching paradigm using oriented bars when the subjects physically captured the target bars, a transitive action (van Doorn et al. 2005), but not in a study in which the catch was simulated, an intransitive act (Hermens and Gielen 2003). Furthermore, the present study provided evidence that the transitive actions of Letter-posting task 1 appeared to engage an automatic on-line correction mechanism. This suggests that another possible reason for the difference in performance in the Orientation-matching and Letter-posting tasks is not that the former is necessarily more ‘perceptual’ in nature than the latter, but that it requires intransitive actions that do not engage an on-line adjustment mechanism as effectively as does the Letter-posting task.

Taken together, these findings could be interpreted as supporting an alternative model of sensorimotor performance, the so-called planning/control model (Glover 2004), in which the initial planning of action uses sensory representations that are susceptible to illusions

and other perceptual errors. The perception-dependent planning errors are subsequently reduced by on-line correction mechanisms during movement execution (Glover 2004; Glover and Dixon 2001a,b,c). However, the present study was not designed specifically to compare the perception/action versus planning/control models. Furthermore, it is clear that action is not completely refractory to performance errors resulting from perceptual illusions (Dixon 2004; Dixon and Glover 2001a,b,c; Dyde and Milner 2002; Hermens and Gielen 2003; Milner and Goodale 1995; van Doorn et al. 2005), nor do we believe that the perception/action and planning/control models are mutually exclusive.

On-line corrections mediated by proprioceptive input

This study emphasizes the potential contribution of proprioception to on-line adjustments for hand orientation. A few studies have evaluated reaching or grasping in situations that were similar or identical to our target-vision condition (Bridgeman et al. 2000; Connolly and Goodale 1999; Dyde and Milner 2002; Fukui and Inui 2006; Haffenden and Goodale 1998; Ghez et al. 1995b; Glover and Dixon 2001a,b,c; Gordon et al. 1995a; Hu et al. 1999; Prablanc et al. 1986a; Schenk and Mai 1999; Schettino et al. 2003). In our target-vision condition, vision of the target was prevented during the reach (no knowledge of the results), and vision of the hand was always prevented. Therefore the only source of real-time sensory input to guide movement execution, including any on-line correction process, was from proprioception.

The contribution of proprioception for the planning and on-line control of movement has been suggested by studies in deafferented patients (Blouin et al. 1993, 1996; Ghez et al. 1995b; Ghez and Sainburg 1995; Messier et al. 2003; Nougier et al. 1996; Vercher et al. 2003) and by tendon vibration studies (Redon et al. 1991; Sittig et al. 1987; Steyvers et al. 2001; Vercher et al. 2003; Verschueren et al. 1999). Other studies using perturbations of target or hand position also suggest a role for proprioception for on-line correction of movement (Bagesteiro et al. 2006; Sarlegna et al. 2003, 2004). However, in all studies using reaching movements the target was defined by visual input. Indeed, Glover and Dixon (2001a,b,c) used a visually-induced illusion to produce errors in the initial estimation of target orientation that were corrected on-line during reach execution. This study is the first to our knowledge to provide evidence for an on-line correction mechanism for hand orientation when the only sensory input available about both the desired target orientation and current hand orientation (no-vision condition) came from proprioception.

Proprioception was not the sole source of information to guide hand orientation during Letter-posting task 1 in the target-vision and no-vision conditions. In the target-vision condition, a visual representation of target orientation stored in short-term memory could have contributed after the target was masked during the reach. Furthermore, because the task involved active reach and rotation of the arm, an efference copy of the motor command could also have contributed to the difference in performance compared to the orientation-matching task. However, the active Orientation-matching task also involved outgoing motor commands to produce the active hand rotations but the subjects showed similar error patterns to that in the passive Orientation-matching task rather than to the Letter-posting

task (Fig 5b,c). Similarly, Letter-posting tasks 2 and 3 both required active reach movements of the arm but their error patterns differed (Fig 7). This indicates that an efference copy of an outgoing motor command is not in itself sufficient to account for the difference between Orientation-matching and Letter-posting tasks.

Optimal combination of vision and proprioception during perception and control of hand orientation

This study is consistent with many previous studies that showed better perception or control of arm and hand position when vision is available than when only proprioceptive information is available (Adamovich et al. 1998a; Berkinblit et al. 1995; Ma-Wyatt and McKee 2007; Smeets et al. 2006; Tillery et al. 1991; Zelaznik et al. 1983), and with previous studies that suggested a dominant role of vision in the perception of hand location in space when both vision and proprioception are available (Flanagan and Rao 1995; Hagura et al. 2007; Smeets et al. 2006; Wolpert et al. 1994). The assumption is that visual input is less noisy and more reliable than proprioceptive input, and that the CNS optimally combines both sources of sensory information by weighting the visual input more heavily to guide movement or estimate hand spatial location when both vision and proprioception are available (Carrozzo et al. 1999; Ernst and Banks 2002; Knill and Pouget 2004; Kording and Wolpert 2006; Rossetti et al. 1995; Smeets et al. 2006; Sober and Sabes 2003, 2005; van Beers et al. 1996, 1998, 1999, 2002). This study provides two new possible examples of the optimal combination of visual and proprioceptive inputs.

In theory, the full-vision Orientation-matching and Letter-posting tasks could be performed exclusively in extrinsic or allocentric visual spatial coordinates while the no-vision tasks could be performed entirely in intrinsic or egocentric proprioceptive coordinates. In contrast, the target-vision condition in which the target orientation was defined by visual input but match handle orientation was sensed by proprioception would appear to require an inter-modal sensory coordinate transformation, which could introduce an extra source of estimation errors. Nevertheless, performance was always intermediate in the target-vision condition, showing larger constant, absolute and variable errors than the full-vision condition but smaller errors than in the no-vision condition. The increased errors compared to the full-vision condition could reflect the lack of visual feedback-driven on-line adjustments of hand orientation during reach in the target-vision condition. However, the smaller errors in this inter-modal condition compared to the intra-modal no-vision condition could reflect the benefit of the visual input about target orientation prior to the onset of reach,

Second, in the full-vision Letter-posting task 1, hand orientation errors were small and nearly uniform across all target orientations. In contrast, as the subjects were increasingly deprived of visual input and became progressively more dependent on proprioceptive input to guide their performance in the target-vision and no-vision conditions of Letter-posting task 1, they showed evidence of a different type of “sensorimotor” oblique effect. Their estimates of hand orientation for the diagonal target orientations regressed increasingly toward the intermediate diagonals of 45° and 135° . Although speculative at this point, this trend suggests that as subjects had to rely increasingly on potentially noisier information

about hand orientation and target orientation from proprioception or efference copies, the control of hand orientation during reaching tended to be biased away from the desired target diagonal angles (30° , 60° , 120° , 150°) towards the more central diagonals (45° , 135°) which may be more familiar or easier to estimate. A similar central tendency under conditions of increasing uncertainty has been seen for estimates of elbow angle during active and passive movements (Gritsenko et al. 2007). It is noteworthy that the trend was not evident in the active and passive Orientation-matching task in the same sensory conditions, which showed different error patterns. This is a potential reverse example of the perception/action dichotomy, whereby motor performance is prone to errors not evident in perceptual psychophysics.

However, when visual input was available in the full-vision condition of Letter-posting task 1, the “sensorimotor oblique effect” was not evident, and orientation errors were much more similar to those in the purely visual perceptual Orientation-matching task (Fig 5a). Furthermore, when the subjects gained access to proprioceptive inputs and efference copy signals about hand orientation by holding onto and actively rotating the match handle (conditions 2 and 3 of the orientation-matching task in the pilot study), there was also no evidence of the sensorimotor oblique effect and no significant change in performance compared to the purely visual perceptual condition. These observations all indicate that when complete visual information was available for planning and on-line correction, potentially less reliable information (proprioception, efference copy) had a significantly reduced influence on performance of both the Orientation-matching and Letter-posting

tasks (Ernst and Banks 2002; Sober and Sabes 2003, 2005; van Beers et al. 1996, 1998, 1999, 2002).

Proprioceptive/kinesthetic perception of hand orientation

When the subjects attempted to align their unseen right hand to the target in the Orientation-matching task, they tended to fall short of the degree of required rotation. This error increased as the required degree of rotation increased. This trend was evident whether the hand was rotated passively by the experimenter or actively by the subjects and was stronger in the no-vision condition than in the target-vision condition. These findings suggest that without vision, the subjects perceptually overestimated the degree of rotation of their right hand in the present task conditions.

The under-rotation of the hand in the target-vision and the no-vision Orientation-matching task could have arisen from biomechanical constraints if the degree of rotation required to reach target orientations approaching 180° required the subjects to pronate their wrist and forearm into increasing extreme or uncomfortable positions. However, that does not appear to be the case. High accuracy was observed for all target orientations, including 180° , in conditions 2 and 3 of the pilot full-vision Orientation-matching task in which the subjects held onto the match handle, as well as in the full-vision Letter-posting task 1. Moreover, subjects with normal mobility can readily rotate their hand well past 180° (i.e., beyond a posture of horizontal pronation with the palm facing downwards) while holding the match handle with their arm outstretched in front of them. Therefore, the results in the

Orientation-matching task likely reflect perceptual overestimates of hand orientation or of the change in hand orientation from the initial supine (palm-up) orientation, rather than biomechanical constraints.

The subjects were instructed to align the match handle to the spatial orientation of the target. Besides their estimate of spatial orientation of their hand, per se, the subjects may have also used an estimate of the degree to which their hand was parallel to the target as a second cue. There have been a number of studies on the sense of spatial parallelism using haptic or visual input (Appelle 1971; Cuijpers et al. 2000; Hermens and Gielen 2003; Hermens et al. 2006; Kaas and Mier 2006; Kappers 1999, 2002; Kappers and Koenderink 1999; Kappers and Viergever 2006; van Doorn et al. 2005; Volcic et al. 2007; Zuidhoek et al. 2003, 2004). These studies also found evidence of similar visual and haptic oblique effects and showed that errors in estimates of spatial parallelism are strongly dependent on such factors as the spatial location and spatial separation between the two objects or the two hands, and by the spatial orientation of the target object, in the horizontal, vertical fronto-parallel, and vertical mid-sagittal planes.

The consensus of many of these studies is that errors in haptic estimates of spatial orientation and parallelism depend on a weighted combination of representations of the spatial orientation of the objects in different spatial locations in allocentric and egocentric coordinate systems (Kappers 2002, 2003, 2004; Kappers and Viergever 2006; Volcic et al. 2007). However, in most of those studies, the subjects attempted to estimate and report the relative spatial orientation of two objects that they explored with their hands or to rotate a

“match” bar by various means until it was perceived as aligned to a “target” bar, rather than to align their hand physically with a target object, as was the case in this study. Furthermore, the target and match handles in this study were fixed in adjacent spatial locations in the vertical axis at the subjects’ midline and changes in orientation errors were related to differences in sensory and motor conditions and to the required degree of rotation of the hand in that fixed location, not to different weighted interactions between spatial orientation estimates at different locations in allocentric and egocentric coordinates. However, this factor may have contributed to the errors in initial alignment of the hand with the target before reach in Letter-posting task 2.

The under-rotation of the hand observed in the target-vision and the no-vision Orientation-matching task was consistent with observations from studies of haptic perception of spatial hand orientation that showed an overestimation (undershoot) of the right hand ‘match’ orientation compared to the left hand reference orientation when subjects attempted to align two bars presented in the horizontal plane (Kaas and Mier 2006; Kappers and Viergever 2006). A similar trend of under-rotation was observed in this study performed in the vertical plane for bars presented one below the other. This suggests that proprioceptive perceptual under-rotation observed in this study is not related to any physical characteristic of the experimental setup per se.

As was the case for many of the haptic studies of parallelism, our no-vision condition required an inter-manual transfer of orientation signals from the left to the right arm that was not required in the other sensory conditions. This may have contributed to the

increased errors in the no-vision condition. Haptic estimates of parallelism are comparable or better when subjects perform the tasks unimanually than bimanually (Appelle and Countryman 1986; Gentaz and Hatwell 1995; Kappers 2002, 2003; Kappers and Koenderink 1999). Performance may have been better if we had asked the subjects to explore the target orientation with the right hand first and then to attempt to match it with the same hand. However, this would have introduced two new confounds. There would be a delay between the initial haptic exploration and the subsequent attempt to match. More importantly, the paradigm would no longer be a true matching task as in the full-vision and target-vision conditions. Instead, it would require the subjects to replicate a proprioceptive or sensorimotor state recently experienced by the same hand and arm. As a result, we did not use this strategy in the no-vision condition.

Significant interaction between target angle, hand rotation velocity and hand transport velocity

In a task similar to the full-vision condition of our Letter-posting task 1, Fan et al. (2006) asked subjects to reach to and grasp objects in 6 different orientations (30° - 150°) at two different spatial locations. Consistent with their results, our data showed that the hand began to rotate at the onset of hand transport, that peak rotation velocity increased with the degree of hand rotation required from the original supine orientation, and that total movement duration did not vary significantly with final target orientation. These results indicate that hand orientation is specified early in the planning of reach-to-grasp actions (Fan et al. 2006). Since this was also observed in the target-vision and no-vision conditions, our study extends this into the proprioceptive domain.

However, we found that the peak of hand transport velocity increased significantly with greater target orientations. This interaction between target orientation, wrist rotation velocity and hand transport velocity had the paradoxical effect that when the hand had to rotate a full 180°, it approached the target panel at a peak transport velocity that was nearly 30% faster than when it only had to rotate only 30° (mean peak transport velocity 647.2 mm/s versus 499.2 mm/s respectively). Despite this interaction, total movement duration did not vary significantly with target orientation. This can be explained by a subtle change in the hand transport velocity profiles with target orientation. For targets requiring large hand rotations, velocity curves tended to become more sharply peaked (Fig 2), so that the hand spent less time traveling near the peak velocity.

This coupling between the kinematics of hand orientation and hand transport is consistent with a number of other findings of temporal coordination and interactions between the transport, orientation and grasp components of reach-to-grasp movements (Connolly and Goodale 1999; Desmurget et al. 1996, 1998; Gentilucci et al. 1991; Marotta et al. 2003; Marteniuk et al. 1987; Paulignan et al. 1990, 1991; Soechting and Flanders 1993; Torres and Zipser 2002, 2004). Our finding is also consistent with earlier demonstrations that larger target objects resulted in faster transport velocities (Bootsma et al. 1994; Gentilucci et al. 1991; Jakobson and Goodale 1991; Marteniuk et al. 1990; Zaal and Bootsma 1993). Together, those earlier studies and the present findings all indicate that while transport, orientation and grasp may be separate behavioral components of reach-to-grasp movements (Fan et al. 2006), there is considerable functional coupling of the neural circuits implementing each component of the action during normal unconstrained motor behavior.

This may reflect a shared mechanism required to coordinate each component of reach-to-grasp actions (Jeannerod 1999).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M. Prud'Homme, Thomas Brochier and Lauren Sergio for useful discussions during the planning of this project, and A. Feldman for the loan of the shutter glasses used in this study. G. Richard built the task apparatus. J. Jodoin provided electronics support. C. Valiquette, L. Sergio, P. Cisek and V. Gritsenko provided software and data analysis support. L. Girard and N. Michaud provided technical assistance. We also thank our subjects for their patience during the data collection sessions. This work was supported by CIHR operating grant MOP-62983 and the CIHR Group Grant in Neurological Sciences (JK), and by a studentship from the Groupe de recherche sur le système nerveux central (FRSQ) and a doctoral studentship from the FRSQ (NGK).

REFERENCES

Arbib M. Perceptual structures and distributed motor control. In: *Motor Control. Handbook of Physiology, Section 1, The Nervous System*, edited by Brooks V. Baltimore: Williams and Wilkins, 1981, vol. 2 p. 1449–1480.

Adamovich SV, Berkinblit MB, Fookson O and Poizner H. Pointing in 3D space to remembered targets. I. Kinesthetic versus visual target presentation. *J Neurophysiol* 79: 2833-2846, 1998.

Appelle S. Visual and haptic angle perception in the matching task. *Am J Psychol* 84: 487-499, 1971.

Appelle S and Countryman M. Eliminating the haptic oblique effect: influence of scanning incongruity and prior knowledge of the standards. *Perception* 15: 325-329, 1986.

Bagesteiro LB, Sarlegna FR and Sainburg RL. Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res* 171: 358-370, 2006.

Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y and Martin O. Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations. *Exp Brain Res* 125: 410-416, 1999.

Battaglia-Mayer A, Archambault PS and Caminiti R. The cortical network for eye-hand coordination and its relevance to understanding motor disorders of parietal patients. *Neuropsychologia* 44: 2607-2620, 2006.

Berkinblit MB, Fookson OI, Smetanin B, Adamovich SV and Poizner H. The interaction of visual and proprioceptive inputs in pointing to actual and remembered targets. *Exp Brain Res* 107: 326-330, 1995.

Blouin J, Bard C, Teasdale N, Paillard J, Fleury M, Forget R and Lamarre Y. Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 93: 324-331, 1993.

Blouin J, Gauthier GM, Vercher JL, Cole J. The relative contribution of retinal and extraretinal signals in determining the accuracy of reaching movements in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res* 109:148-53, 1996.

Bootsma RJ, Marteniuk RG, MacKenzie CL, Zaal FT. The speed-accuracy trade-off in manual prehension: effects of movement amplitude, object size and object width on kinematic characteristics. *Exp Brain Res* 98:535-41, 1994.

Bridgeman B, Genmer A, Forsman T and Huemer V. Processing spatial information in the sensorimotor branch of the visual system. *Vision Res* 40: 3539-3552, 2000.

Bridgeman B, Kirch M and Sperling A. Segregation of cognitive and motor aspects of visual function using induced motion. *Percept Psychophys* 29: 336-342, 1981.

Carrozzo M, McIntyre J, Zago M and Lacquaniti F. Viewer-centered and body-centered frames of reference in direct visuomotor transformations. *Exp Brain Res* 129: 201-210, 1999.

Connolly JD and Goodale MA. The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Exp Brain Res* 125: 281-286, 1999.

Cuijpers RH, Kappers AM and Koenderink JJ. Large systematic deviations in visual parallelism. *Perception* 29: 1467-1482, 2000.

Culham JC, Cavina-Pratesi C, Singhal A. The role of parietal cortex in visuomotor control: what have we learned from neuroimaging? *Neuropsychologia* 44: 2668-2684, 2006.

Darling WG and Miller GF. Transformations between visual and kinesthetic coordinate systems in reaches to remembered object locations and orientations. *Exp Brain Res* 93: 534-547, 1993.

Day BL and Lyon IN. Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Exp Brain Res* 130: 159-168, 2000.

Desmurget M, Prablanc C, Arzi M, Rossetti Y, Paulignan Y and Urquizar C. Integrated control of hand transport and orientation during prehension movements. *Exp Brain Res* 110: 265-278, 1996.

Desmurget M and Prablanc C. Postural control of three-dimensional prehension movements. *J Neurophysiol* 77: 452-464, 1997.

Desmurget M, Grea H and Prablanc C. Final posture of the upper limb depends on the initial position of the hand during prehension movements. *Exp Brain Res* 119: 511-516, 1998.

Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE and Grafton ST. Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 2: 563-567, 1999.

Desmurget M and Grafton S. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci* 4: 423-431, 2000.

Desmurget M, Grea H, Grethe JS, Prablanc C, Alexander GE and Grafton ST. Functional anatomy of nonvisual feedback loops during reaching: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 21: 2919-2928, 2001.

Desmurget M, Turner RS, Prablanc C, Russo GS, Alexander GE and Grafton ST. Updating target location at the end of an orienting saccade affects the characteristics of simple point-to-point movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 31: 1510-1536, 2005.

Dijkerman HC and de Haan EH. Somatosensory processes subserving perception and action. *Behav Brain Sci* 30: 189-201, 2007.

Dyde RT and Milner AD. Two illusions of perceived orientation: one fools all of the people some of the time; the other fools all of the people all of the time. *Exp Brain Res* 144: 518-527, 2002.

Ernst MO and Banks MS. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415: 429-433, 2002.

Fan J, He J and Tillery SI. Control of hand orientation and arm movement during reach and grasp. *Exp Brain Res* 1-14, 2006.

Fiehler K, Burke M, Engel A, Bien S and Rösler F. Kinesthetic working memory and action control within the dorsal stream. *Cereb Cortex* 2007.

Flanagan JR and Rao AK. Trajectory adaptation to a nonlinear visuomotor transformation: evidence of motion planning in visually perceived space. *J Neurophysiol* 74: 2174-2178, 1995.

Fukui T and Inui T. The effect of viewing the moving limb and target object during the early phase of movement on the online control of grasping. *Hum Mov Sci* 25: 349-371, 2006.

Gentaz E and Hatwell Y. The haptic ‘oblique effect’ in children’s and adults’ perception of orientation. *Perception* 24: 631-646, 1995.

Gentilucci M, Castiello U, Corradini ML, Scarpa M, Umilta C and Rizzolatti G. Influence of different types of grasping on the transport component of prehension movements. *Neuropsychologia* 29: 361-378, 1991.

Gentilucci M, Daprati E, Gangitano M, Saetti MC and Toni I . On orienting the hand to reach and grasp an object. *Neuroreport* 7: 589-592, 1996.

Geyer S, Matelli M, Luppino G, Zilles K. Functional neuroanatomy of the primate isocortical motor system. *Anat Embryol* 202: 443-474, 2000.

Ghez C and Sainburg R. Proprioceptive control of interjoint coordination. *Can J Physiol Pharmacol* 73: 273-284, 1995.

Ghez C, Gordon J and Ghilardi MF. Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 73: 361-372, 1995.

Glover S. Separate visual representations in the planning and control of action. *Behav Brain Sci* 27: 3-78, 2004.

Glover SR and Dixon P. Dynamic illusion effects in a reaching task: evidence for separate visual representations in the planning and control of reaching. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 27: 560-572, 2001a.

Glover S and Dixon P. The role of vision in the on-line correction of illusion effects on action. *Can J Exp Psychol* 55: 96-103, 2001b.

Glover S and Dixon P. Motor adaptation to an optical illusion. *Exp Brain Res* 137: 254-258, 2001c.

Goodale MA, Pélisson D and Prablanc C. Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 320: 748-750, 1986.

Goodale MA, Milner AD, Jakobson LS, Carey DP. A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature* 349:154-166, 1991.

Goodale MA and Milner AD. Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15: 20-25, 1992.

Goodale MA. Different spaces and different times for perception and action. *Prog Brain Res* 134: 313-331, 2001.

Goodale MA and Westwood DA. An evolving view of duplex vision: separate but interacting cortical pathways for perception and action. *Curr Opin Neurobiol* 14: 203-211, 2004.

Goodale MA, Kroliczak G and Westwood DA. Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Prog Brain Res* 149: 269-283, 2005.

Gordon J, Ghilardi MF and Ghez C. Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res* 99: 97-111, 1994a.

Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE and Ghez C. Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 99: 112-130, 1994b.

Gordon J, Ghilardi MF and Ghez C. Impairments of reaching movements in patients without proprioception. I. Spatial errors. *J Neurophysiol* 73: 347-360, 1995.

Gosselin-Kessiby N, Messier J, Kalaska JF. Control of spatial orientation of the hand during reaching movements. *2004 Abstract Viewer/Itinerary Planner*. Program No. 68.10. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2004. Online.

Gosselin-Kessiby N, Messier J, Kalaska JF. Perception and control of spatial orientation of the hand in normal and blind subjects. *2003 Abstract Viewer/Itinerary Planner*. Program No. 597.14. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2003. Online.

Grea H, Pisella L, Rossetti Y, Desmurget M, Tilikete C, Grafton S, Prablanc C and Vighetto A. A lesion of the posterior parietal cortex disrupts on-line adjustments during aiming movements. *Neuropsychologia* 40: 2471-2480, 2002.

Gritsenko V, Krouchev NI and Kalaska JF. Afferent input, efference copy, signal noise and biases in perception of joint angle during active versus passive elbow movements. *J Neurophysiol* 98: 1140-1154, 2007.

Haffenden AM and Goodale MA. The effect of pictorial illusion on prehension and perception. *J Cogn Neurosci* 10: 122-136, 1998.

Hagura N, Takei T, Hirose S, Aramaki Y, Matsumura M, Sadato N and Naito E. Activity in the posterior parietal cortex mediates visual dominance over kinesthesia. *J Neurosci* 27: 7047-7053, 2007.

Hermens F and Gielen S. Visual and haptic matching of perceived orientations of lines. *Perception* 32: 235-248, 2003.

Hermens F, Kappers AM and Gielen SC. The structure of frontoparallel haptic space is task dependent. *Percept Psychophys* 68: 62-75, 2006.

Hu Y, Eagleson R and Goodale MA. The effects of delay on the kinematics of grasping. *Exp Brain Res* 126: 109-116, 1999.

Jakobson LS and Goodale MA. Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res* 86: 199-208, 1991.

Jeannerod M. Specialized channels for cognitive responses. *Cognition* 10: 135-137, 1981.

Jeannerod M. The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav* 16: 235-254, 1984.

Jeannerod M. Visuomotor channels: Their integration in goal-directed prehension. *Human Movement Science* 18: 201-218, 1999.

Jeannerod M, Paulignan Y and Weiss P. Grasping an object: one movement, several components. *Novartis Found Symp* 218: 5-16, 1998.

Kaas AL and Mier HI. Haptic spatial matching in near peripersonal space. *Exp Brain Res* 170: 403-413, 2006.

Kappers AM. Large systematic deviations in the haptic perception of parallelity. *Perception* 28: 1001-1012, 1999.

Kappers AM and Koenderink JJ. Haptic perception of spatial relations. *Perception* 28: 781-795, 1999.

Kappers AM. Haptic perception of parallelity in the midsagittal plane. *Acta Psychol (Amst)* 109: 25-40, 2002.

Kappers AM. Large systematic deviations in a bimanual parallelity task: further analysis of contributing factors. *Acta Psychol (Amst)* 114: 131-145, 2003.

Kappers AM. The contributions of egocentric and allocentric reference frames in haptic spatial tasks. *Acta Psychol (Amst)* 117: 333-340, 2004.

Kappers AM and Viergever RF. Hand orientation is insufficiently compensated for in haptic spatial perception. *Exp Brain Res* 2006.

Knill DC and Pouget A. The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends Neurosci* 27: 712-719, 2004.

Kording KP and Wolpert DM. Bayesian decision theory in sensorimotor control. *Trends Cogn Sci* 10: 319-326, 2006.

Ma-Wyatt A and McKee SP. Visual information throughout a reach determines endpoint precision. *Exp Brain Res* 179: 56-74, 2007.

Lacquaniti F and Soechting JF. Coordination of arm and wrist motion during a reaching task. *J Neurosci* 2: 399-408, 1982.

Mamassian P. Prehension of objects oriented in three-dimensional space. *Exp Brain Res* 114: 235-245, 1997.

Marotta JJ, Medendorp WP and Crawford JD. Kinematic rules for upper and lower arm contributions to grasp orientation. *J Neurophysiol* 90: 3816-3827, 2003.

Marteniuk RG, Leavitt JL, Mackenzie CL, and Athenes S. Functional relationships between grasp and transport components in a prehension task. *Human Movement Science* 9: 149-176, 1990.

Marteniuk RG, Mackenzie CL, Jeannerod M, Athenes S and Dugas C. Constraints on human arm movement trajectories. *Can J Psychol* 41: 365-378, 1987.

Messier J and Kalaska JF. Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res* 125: 139-152, 1999.

Messier J, Adamovich S, Berkinblit M, Tunik E and Poizner H. Influence of movement speed on accuracy and coordination of reaching movements to memorized targets in three-dimensional space in a deafferented subject. *Exp Brain Res* 150: 399-416, 2003.

Milner AD, Goodale MA. *The visual brain in action.* Oxford University Press, 1995.

Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M, Sakata H. Selectivity for the shape, size and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol* 83: 2580-2601, 2000.

Nougier V, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Cole J, Forget R, Paillard J and Lamarre Y. Control of single-joint movements in deafferented patients: evidence for amplitude coding rather than position control. *Exp Brain Res* 109: 473-482, 1996.

Oldfield RC. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9: 97-113, 1971.

Paulignan Y, MacKenzie C, Marteniuk R and Jeannerod M. The coupling of arm and finger movements during prehension. *Exp Brain Res* 79: 431-435, 1990.

Paulignan Y, MacKenzie C, Marteniuk R and Jeannerod M. Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. *Exp Brain Res* 83: 502-512, 1991.

Pélisson D, Prablanc C, Goodale MA and Jeannerod M. Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Exp Brain Res* 62: 303-311, 1986.

Perenin MT and Vighetto A. Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain* 111 (Pt 3): 643-674, 1988.

Prablanc C, Pélisson D and Goodale MA. Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Exp Brain Res* 62: 293-302, 1986.

Prablanc C and Martin O. Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67: 455-469, 1992.

Prablanc C, Desmurget M and Grea H. Neural control of on-line guidance of hand reaching movements. *Prog Brain Res* 142: 155-170, 2003.

Redon C, Hay L and Velay JL. Proprioceptive control of goal-directed movements in man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. *J Mot Behav* 23: 101-108, 1991.

Rice NJ, Tunik E and Grafton ST. The anterior intraparietal sulcus mediates grasp execution, independent of requirement to update: new insights from transcranial magnetic stimulation. *J Neurosci* 26: 8176-8182, 2006.

Rice NJ, Valyear KF, Goodale MA, Milner AD and Culham JC. Orientation sensitivity to graspable objects: an fMRI adaptation study. *Neuroimage* 36 Suppl 2: T87-T93, 2007.

Rizzolatti G, Luppino G. The cortical motor system. *Neuron* 27: 889-901, 2001.

Roby-Brami A, Bennis N, Mokhtari M and Baraduc P. Hand orientation for grasping depends on the direction of the reaching movement. *Brain Res* 869: 121-129, 2000.

Roby-Brami A, Jacobs S, Bennis N and Levin MF. Hand orientation for grasping and arm joint rotation patterns in healthy subjects and hemiparetic stroke patients. *Brain Res* 969: 217-229, 2003.

Rossetti Y, Desmurget M and Prablanc C. Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 74: 457-463, 1995.

Sarlegna F, Blouin J, Bresciani JP, Bourdin C, Vercher JL and Gauthier GM. Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Exp Brain Res* 151: 524-535, 2003.

Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C and Gauthier GM. Online control of the direction of rapid reaching movements. *Exp Brain Res* 157: 468-471, 2004

Saunders JA and Knill DC. Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 152: 341-352, 2003.

Saunders JA and Knill DC. Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci* 24: 3223-3234, 2004.

Saunders JA and Knill DC. Humans use continuous visual feedback from the hand to control both the direction and distance of pointing movements. *Exp Brain Res* 162: 458-473, 2005.

Schenk T and Mai N. Time constraints improve reaching movements in an ataxic patient. *Exp Brain Res* 128: 214-218, 1999.

Schenk T, Schindler I, McIntosh RD and Milner AD. The use of visual feedback is independent of visual awareness: evidence from visual extinction. *Exp Brain Res* 167: 95-102, 2005.

Schettino LF, Adamovich SV and Poizner H. Effects of object shape and visual feedback on hand configuration during grasping. *Exp Brain Res* 151: 158-166, 2003.

Sheth BR and Shimojo S. How the lack of visuomotor feedback affects even the early stages of goal-directed pointing movements. *Exp Brain Res* 143: 181-190, 2002.

Shmuelof L and Zohary E. Dissociation between ventral and dorsal fMRI activation during object and action recognition. *Neuron* 47: 457-470, 2005.

Sittig AC, Denier van der Gon JJ and Gielen CC. The contribution of afferent information on position and velocity to the control of slow and fast human forearm movements. *Exp Brain Res* 67: 33-40, 1987.

Smeets JB, Brenner E and Biegstraaten M. Independent control of the digits predicts an apparent hierarchy of visuomotor channels in grasping. *Behav Brain Res* 136: 427-432, 2002.

Smeets JB, van den Dobbelen JJ, de Grave DD, van Beers RJ and Brenner E. Sensory integration does not lead to sensory calibration. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 18781-18786, 2006.

Sober SJ and Sabes PN. Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 23: 6982-6992, 2003.

Sober SJ and Sabes PN. Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci* 8: 490-497, 2005.

Soechting JF and Ross B. Psychophysical determination of coordinate representation of human arm orientation. *Neuroscience* 13: 595-604, 1984.

Soechting JF and Flanders M. Parallel, interdependent channels for location and orientation in sensorimotor transformations for reaching and grasping. *J Neurophysiol* 70: 1137-1150, 1993.

Steinman RM, Kowler E, and Collewijn H. New directions for oculomotor research. *Vision Res* 30: 1845-1864, 1990.

Stelmach GE, Castiello U and Jeannerod M. Orienting the finger opposition space during prehension movements. *J Mot Behav* 26: 178-186, 1994.

Steyvers M, Verschueren SM, Levin O, Ouamer M and Swinnen SP. Proprioceptive control of cyclical bimanual forearm movements across different movement frequencies as revealed by means of tendon vibration. *Exp Brain Res* 140: 326-334, 2001.

Supuk T, Kodek T and Bajd T. Estimation of hand preshaping during human grasping. *Med Eng Phys* 27: 790-797, 2005.

Tillery SI, Flanders M and Soechting JF. A coordinate system for the synthesis of visual and kinesthetic information. *J Neurosci* 11: 770-778, 1991.

Tillery SI, Ebner TJ and Soechting JF. Task dependence of primate arm postures. *Exp Brain Res* 104: 1-11, 1995.

Torres EB and Zipser D. Reaching to grasp with a multi-jointed arm. I. Computational model. *J Neurophysiol* 88: 2355-2367, 2002.

Torres EB and Zipser D. Simultaneous control of hand displacements and rotations in orientation-matching experiments. *J Appl Physiol* 96: 1978-1987, 2004.

Tunik E, Frey SH and Grafton ST. Virtual lesions of the anterior intraparietal area disrupt goal-dependent on-line adjustments of grasp. *Nat Neurosci* 8: 505-511, 2005.

Turrell Y, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Martin O. Corrective loops involved in fast aiming movements: effect of task and environment. *Exp Brain Res* 120:41-51, 1998.

Valyear KF, Culham JC, Sharif N, Westwood D and Goodale MA . A double dissociation between sensitivity to changes in object identity and object orientation in the ventral and dorsal visual streams: a human fMRI study. *Neuropsychologia* 44: 218-228, 2006.

van Beers RJ, Sittig AC and Denier van der Gon JJ. How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Exp Brain Res* 111: 253-261, 1996.

van Beers RJ, Sittig AC and Denier van der Gon JJ. The precision of proprioceptive position sense. *Exp Brain Res* 122: 367-377, 1998.

van Beers RJ, Sittig AC and Gon JJ. Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 81: 1355-1364, 1999.

van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P. When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12:834-7, 2002.

van Sonderen JF, Gielen CC and Denier van der Gon JJ. Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes in target location. *Exp Brain Res* 78: 139-146, 1989.

van Doorn H, van der Kamp J and Savelsbergh GJ. Catching and matching bars with different orientations. *Acta Psychol (Amst)* 120: 288-306, 2005.

Vercher JL, Sares F, Blouin J, Bourdin C and Gauthier G. Role of sensory information in updating internal models of the effector during arm tracking. *Prog Brain Res* 142: 203-222, 2003.

Verschueren SM, Swinnen SP, Cordo PJ and Dounskaia NV. Proprioceptive control of multijoint movement: unimanual circle drawing. *Exp Brain Res* 127: 171-181, 1999.

Volcic R, Kappers AM and Koenderink JJ. Haptic parallelity perception on the frontoparallel plane: the involvement of reference frames. *Percept Psychophys* 69: 276-286, 2007.

Wallace SA and Weeks DL. Temporal constraints in the control of prehensile movement. *J Mot Behav* 20: 81-105, 1988.

Wolpert DM, Ghahramani Z and Jordan MI. Perceptual distortion contributes to the curvature of human reaching movements. *Exp Brain Res* 98: 153-156, 1994.

Young RP and Zelaznik HN. The visual control of aimed hand movements to stationary and moving targets. *Acta Psychol (Amst)* 79: 59-78, 1992.

Zaal FT and Bootsma RJ. Accuracy demands in natural prehension. *Human Movement Science* 12: 339-345, 1993.

Zaal FT, Bootsma RJ and van Wieringen PC. Coordination in prehension. Information-based coupling of reaching and grasping. *Exp Brain Res* 119: 427-435, 1998.

Zelaznik HZ, Hawkins B and Kisselburgh L. Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J Mot Behav* 15: 217-236, 1983.

Zuidhoek S, Kappers AM, van der Lubbe RH and Postma A. Delay improves performance on a haptic spatial matching task. *Exp Brain Res* 149: 320-330, 2003.

Zuidhoek S, Visser A, Bredero ME and Postma A. Multisensory integration mechanisms in haptic space perception. *Exp Brain Res* 157: 265-268, 2004.

TABLES

Table 1: visual acuity of spatial orientation - pilot study

Main effect of task conditions on errors

2-way ANOVA (3 visual/proprioceptive combinations x 6 target orientations)

	Condition 1*	Condition 2*	Condition 3*	ANOVA F _(2,12)
Constant error	0.27°	-0.23°	-0.97°	1.65 n.s.
Absolute error	3.16°	3.72°	3.33°	2.66 n.s.
Variable error	1.76°	2.21°	1.77°	2.24 n.s.

*Mean error across target orientations and subjects (n=7)

n.s. : not significant, p>0.05

Table 2: Letter-Posting task 1

Main effect of sensory conditions on kinematics

2-way ANOVA (3 sensory conditions x 6 target orientations)

	Full-Vision*	Target-Vision*	No-Vision*	ANOVA F _(2,34)
Mean hand transport duration	0.99 s	0.92 s	1.08 s	8.85 **
Mean hand transport peak velocity	581.6 mm/s	570.4 mm/s	550.8 mm/s	0.59 n.s.
Mean hand rotation peak velocity	333.8 °/s	316.9 °/s	275.16 °/s	7.03 **

*Mean error across target orientations and subjects (n=18)

** significant, $p < 0.05$

n.s. : not significant, $p > 0.05$

FIGURE LEGENDS & FIGURES

Figure 1: Schematic representation of the experimental setup

(A) Subjects had to align the orientation of a rectangular ‘match’ handle with the orientation of a target. In the Letter-Posting tasks (left), subjects held the match handle in the right hand and had to try to insert it into the target slot. In the passive Orientation-matching task with full vision (right), subjects looked at the match handle to be aligned with the target, but did not hold it. In all other conditions of the Orientation-matching task (not shown), subjects held the match handle with their right hand. Eight infrared light-emitting diodes were fixed in a circle around the perimeter of the match handle and the spatial orientation and displacement of the handle were captured by an Optotrak 3020 motion capture system.

(B) The target was fixed in one of six possible orientations (30° , 60° , 90° , 120° , 150° , 180° ; the dot represents the side of the handle at which the right thumb was positioned to match the orientation of the target).

Figure 2: Velocity profiles of hand transport and hand orientation

Velocity profiles of hand transport toward the panel (dotted lines) and hand rotation (solid lines) of one representative subject across 30 movements aimed at the six target orientations (30° , 60° , 90° , 120° , 150° , 180°) in the target-vision condition of Letter-posting task 1. Each of the six graphs presents the five trials for one of the target orientations. Axes represent the hand transport velocity (mm/s) and the hand rotation velocity ($^\circ$ /s) as a function of time (s).

Figure 3: Peak velocities for hand transport and hand orientation

Mean of peak velocities of hand transport toward the panel (\blacklozenge) and hand orientation (\circ) across all subjects ($n=18$) and all sensory conditions tested for movements aimed at the six target orientations ($30^\circ, 60^\circ, 90^\circ, 120^\circ, 150^\circ, 180^\circ$) in Letter-posting task 1. Axes represent the hand transport velocity (mm/s) and the hand orientation velocity ($^\circ/s$) as a function of target orientation. Error bars represent the standard error of the mean.

Figure 4: Final orientations of the match handle relative to the target in Letter-posting task 1 and the passive Orientation-matching task in a representative subject

Final orientations of the match handle of one representative subject across 30 movements aimed to the six target orientations ($30^\circ, 60^\circ, 90^\circ, 120^\circ, 150^\circ, 180^\circ$), for all sensory conditions in Letter-posting task 1 and the passive Orientation-matching task. Each of the marked circles represents the trials for one target orientation. The arrows next to the circles represent the target orientation. The lines inside each circle represent the five individual trials for each orientation.

Figure 5: Errors in match handle orientation in Letter-posting task 1 and Orientation-matching task

Mean error in orientation in Letter-posting task 1 and the Orientation-matching task across subjects ($n=18$). Mean of constant, absolute and variable errors are shown in different columns. Sensory conditions are presented in different rows (A: Full-vision; B: Target-vision; C: No-vision). The axes represent the errors in orientation as a function of target orientation (in degrees). Error bars represent the standard error of the mean (note that

some error bars are hidden by the icons). Letter-posting task 1: ■; passive Orientation-matching task: ▽; active Orientation-matching task: ▲.

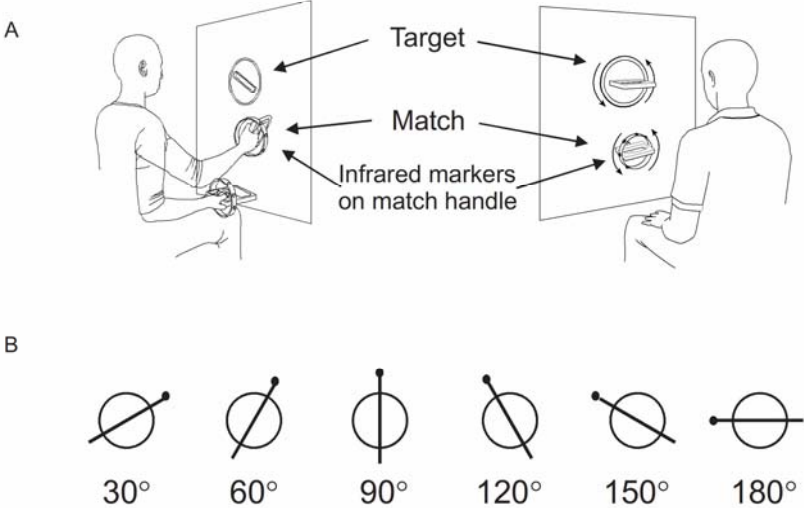
Figure 6: Initial and final error in hand orientation in Letter-posting task 2

Mean error in hand orientation in Letter-posting task 2 across subjects (n=10). Mean of constant, absolute and variable errors are shown in different columns. Sensory conditions are presented in different rows (A: Full-vision; B: Target-vision; C: No-vision). The axes represent the errors in orientation as a function of target orientation (in degrees). Error bars represent the standard error of the mean. Final hand orientation: ■; Initial hand orientation: □.

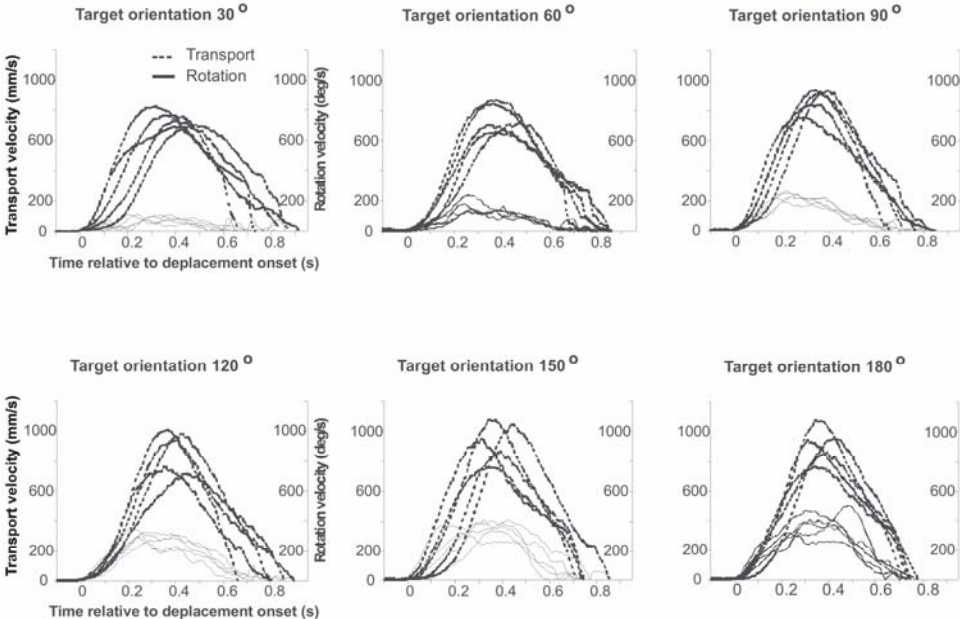
Figure 7: Difference between final and initial absolute orientation errors in Letter-posting tasks 2 (explicit target) and 3 (no target)

Mean difference between final and initial absolute orientation errors in Letter-posting task 2 (◇) and Letter-posting task 3 (■) across subjects (n=7), for the full-vision (A) and no-vision (B) conditions. The axes represent the difference in orientation errors as a function of target orientation (in degrees). Positive values correspond to an increase of the final absolute error compared to the initial absolute error. Negative values correspond to a reduction of the final absolute error compared to the initial absolute error. Error bars represent the standard error of the mean.

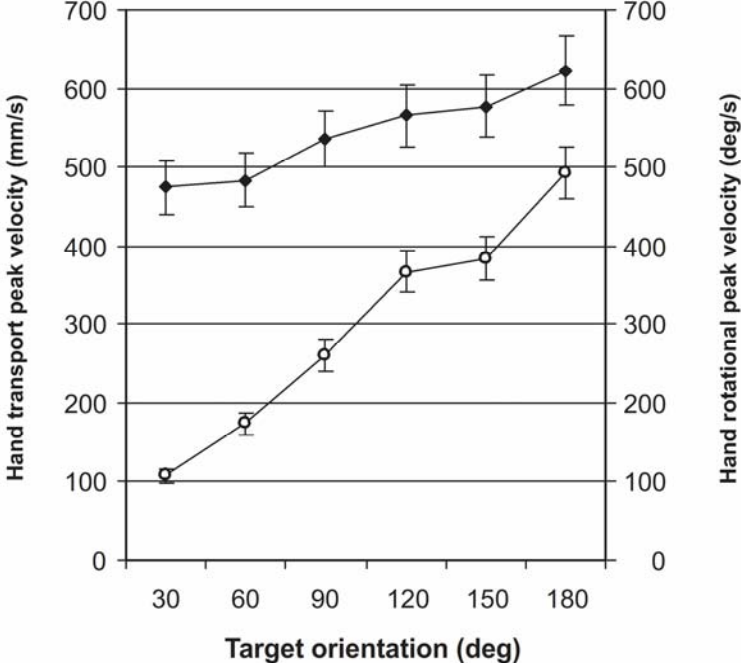
N.Gosselin-Kessiby et al. Figure 1



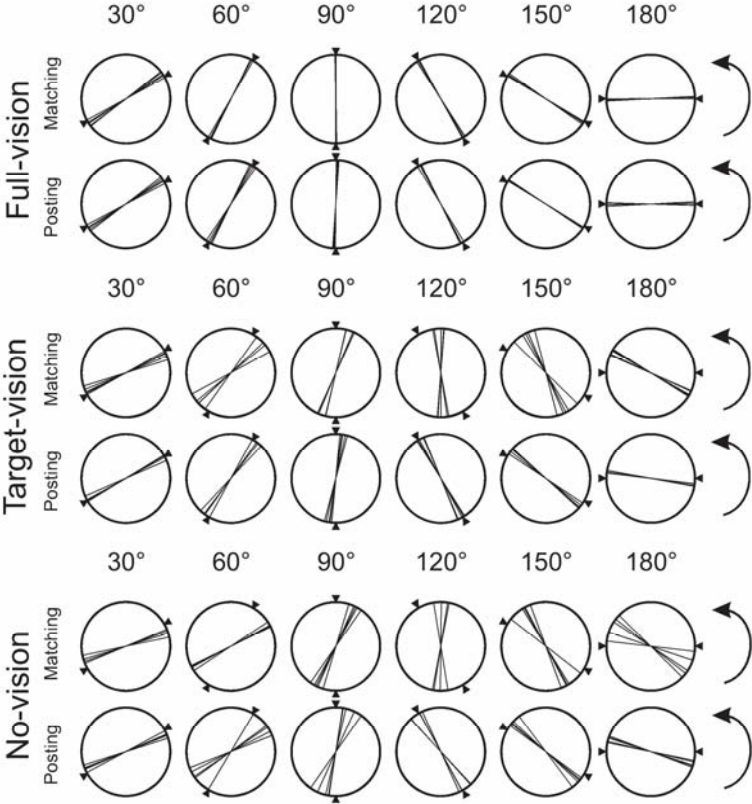
N.Gosselin-Kessiby et al. Figure 2



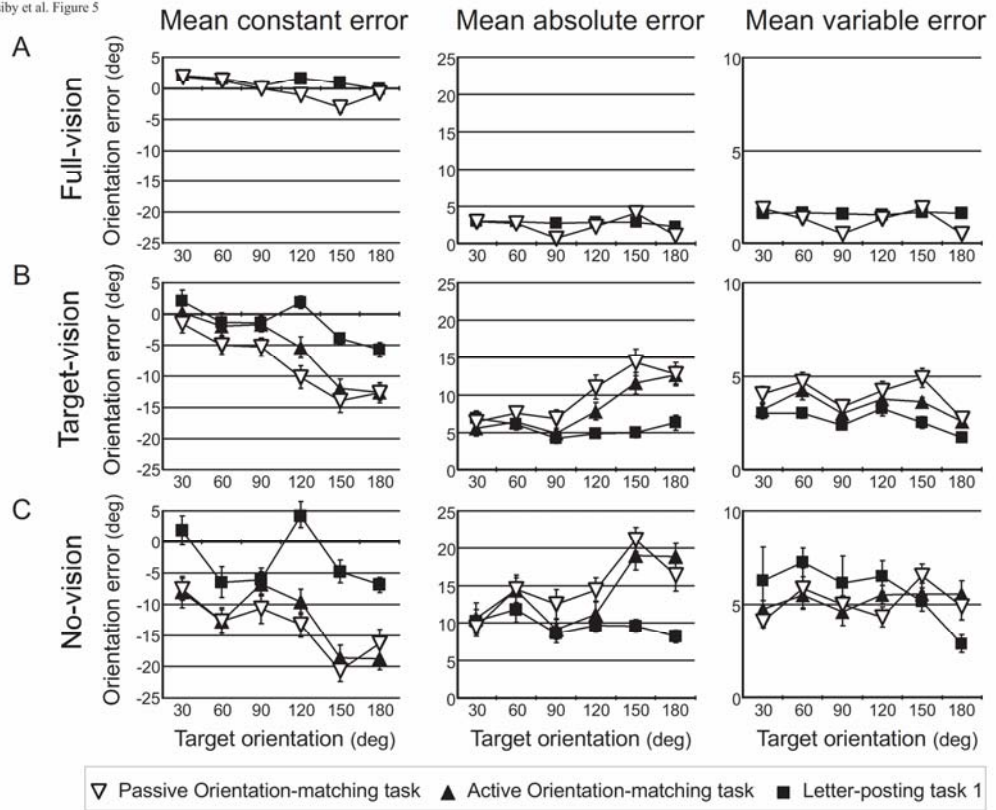
N.Gosselin-Kessiby et al. Figure 3



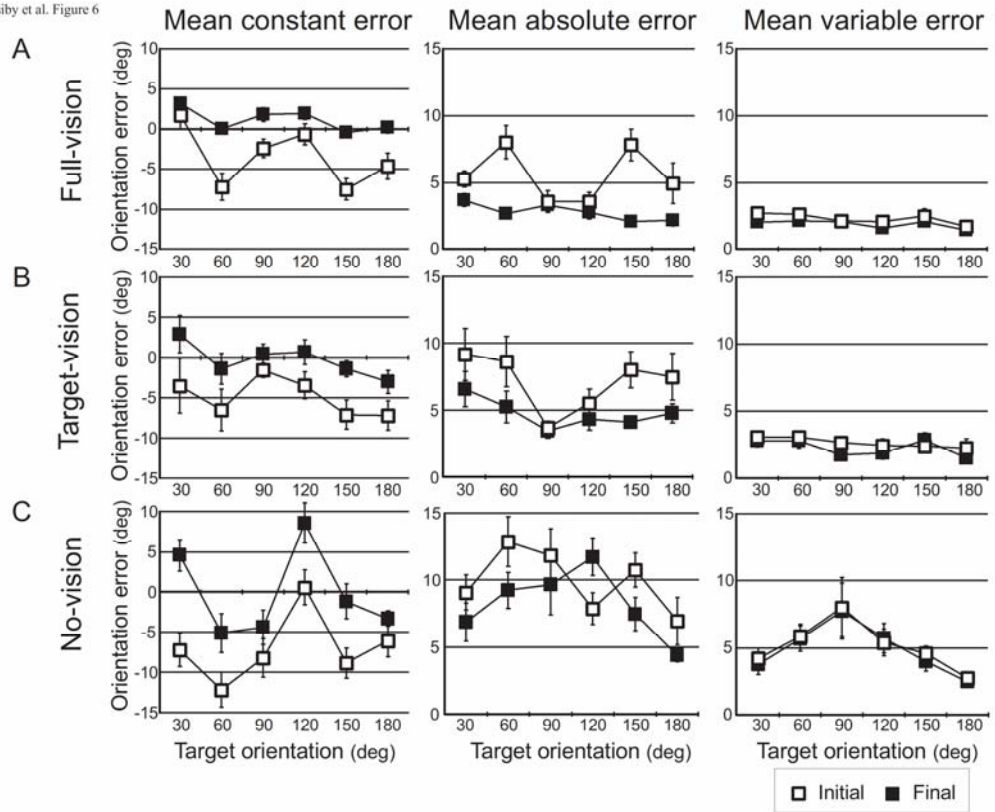
N.Gosselin-Kessiby et al. Figure 4



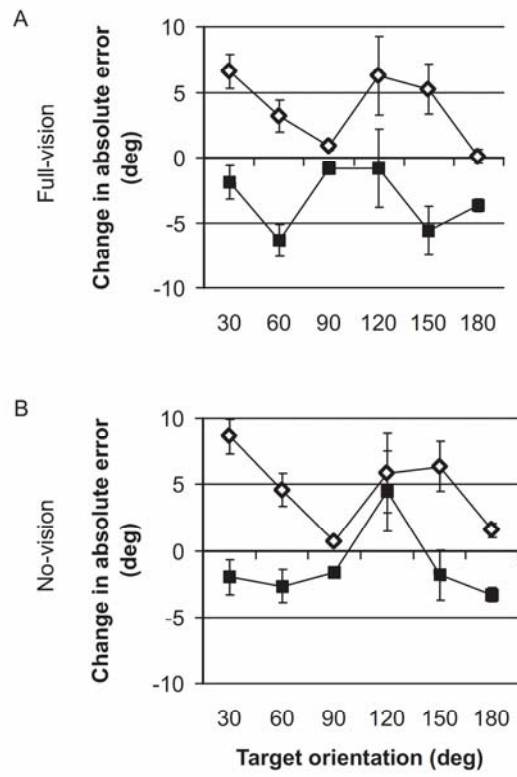
N.Gosselin-Kessiby et al. Figure 5



N.Gosselin-Kessibby et al. Figure 6



N.Gosselin-Kessiby et al. Figure 7



CHAPITRE III: Publication scientifique 2

« L'essentiel est invisible pour les yeux. »

A. de Saint-Exupéry

Gosselin-Kessiby N, Kalaska JF, Messier J.

Evidence for a proprioception-based rapid on-line error correction mechanism for hand orientation during reaching movements in blind subjects.

J. Neurosci. 2009 29: 3485-3496.

Used with permission.

Section and Senior Editor

Behavioral/Systems/Cognitive Neuroscience

Dr. Earl K. Miller (Senior Editor) - Dr. Timothy J. Ebner (Reviewing Editor)

Title

Evidence for a proprioception-based rapid on-line error correction mechanism for hand orientation during reaching movements in blind subjects

Abbreviated title

On-line correction of hand orientation in blind subjects

Authors

N. Gosselin-Kessiby^{1,4}, J.F. Kalaska^{1,3,4}, J. Messier^{2,5}

Affiliations

¹Département de physiologie,

²Département de kinésiologie,

³Groupe de recherche en sciences neurologiques (CIHR),

⁴Groupe de recherche sur le système nerveux central (FRSQ),

⁵Centre de recherche Institut universitaire de gériatrie de Montréal (CRIUGM),

Université de Montréal,

C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (QC) H3C 3J7

Corresponding author

E-mail: kalaskaj@physio.umontreal.ca / Phone: (514)343-6349 / Fax: (514)343-2111

Keywords

Visual experience, reach-to-grasp, reach-and-orient, on-line control, stationary target, human

<u>Number of figures and tables</u>	7 Figures, 1 Table
<u>Number of pages</u>	35
<u>Number of words for</u>	Abstract(250) / Introduction(464) / Discussion(1573)

Acknowledgements

We thank S. Turgeon-Londeï, R. Ibrahim, A. Albers, A. Béland, G. Lord, M. Israël, PM. Gendron and M. Gosselin-Kessiby for technical assistance and data analysis support. G. Richard built the task apparatus. J. Jodoin provided electronics support. C. Valiquette provided software support. We also thank all our subjects for their participation. This work was supported by CIHR operating grant MOP-62983, the CIHR Group Grant in Neurological Sciences and by an infrastructure grant (Groupe de recherche sur le système nerveux central) from the FRSQ (JK), by a salary award from the FRSQ (JM), and a doctoral studentship from the FRSQ (NGK).

ABSTRACT

The contribution of visual experience to the perception and sensorimotor control of spatial orientation of the hand was investigated in blind subjects. In “orientation-matching” tasks, subjects aligned a match handle held in their right hand to a target handle held in their left hand and fixed in different orientations, with both arms outstretched. In “letter-posting” task 1, the same subjects reached out and simultaneously oriented their right hand to insert the match handle into a target slot fixed in the same range of orientations. Orientations were signalled proprioceptively by a reference handle held in the left hand. Final hand orientation errors were smaller when blind subjects simultaneously reached out and rotated their hand to insert the match handle into the target slot in letter-posting task 1, than when they held their arm extended and aligned the handles in the orientation-matching task. In letter-posting task 2, blind subjects first aligned their hand to the orientation of the target and then subsequently reached to the target with the instruction to not change hand orientation during reaching. Despite the instruction, subjects showed a reduction in absolute hand orientation error from the beginning to the end of the reach. In all tasks, performance of blind subjects was very similar to that of blindfolded normally-sighted subjects. These findings provide the first evidence of an automatic on-line error correction mechanism for hand orientation guided only by proprioceptive inputs during reaching in blind subjects, and reveal that the on-line mechanism does not depend on prior visual experience.

INTRODUCTION

Many studies have reported rapid automatic on-line adjustments for hand spatial location and grip aperture during reaching and grasping (Day and Lyon, 2000; Desmurget et al., 1999; Desmurget and Grafton, 2000; Goodale et al., 1986; Gréa et al., 2002; Pélisson et al., 1986; Prablanc and Martin, 1992; Saunders and Knill, 2004,2005). In contrast, few studies have investigated such mechanisms for spatial hand orientation (Fan et al., 2006; Glover and Dixon, 2001a,b,c; Tunik et al., 2005; Gosselin-Kessiby et al., 2008).

Furthermore, almost all studies of on-line control examined the corrections evoked by visually observed changes in target location, size or orientation, and often allowed vision of the hand during the correction. The possible contribution of proprioceptive sensory input is usually not considered. Human sensorimotor performance often seems introspectively to be dominated by vision, and proprioception appears to play a minor role. However, quantitative studies have shown that both contribute to movement control and that the relative contribution of each is determined by the relative reliability of the information provided by each modality about different aspects of the task (Bagesteiro et al., 2006; Ernst and Banks, 2002; Rossetti et al., 1995; Sarlegna and Sainburg, 2007; Saunders and Knill 2003, 2004, 2005; Sober and Sabes, 2003, 2005; van Beers et al., 1999, 2002).

A limited number of studies have analysed reaching and grasping movements when visual information was not available (Coluccia et al., 2007; Darling and Miller, 1993; Gaunet and

Rossetti, 2006; Gaunet et al., 2007; Gosselin-Kessiby et al., 2008; Hocherman, 1993; Jakobson and Goodale, 1991; Wing et al., 1986). Some studies suggested that visual feedback or visual experience was not essential for the successful execution of reaching or grasping movements (Castiello et al., 1993; Ittyerah et al., 2007; Jeannerod, 1984; Sergio and Scott, 1998).

Recently, we showed that proprioceptive feedback alone about current and desired final hand orientation was sufficient to initiate and guide rapid on-line adjustments of hand orientation during reaching movements toward a target in blindfolded normally-sighted subjects (Gosselin-Kessiby et al., 2008). An interesting question is whether prior visual experience is necessary for the development of rapid on-line correction mechanisms, which then generalize to the proprioceptive domain (Fiehler et al., 2008b). Furthermore, to the best of our knowledge, there is no information in the literature about the ability of blind subjects to use proprioception to guide hand orientation and to make rapid on-line corrections of hand orientation during movements. The present study addressed those issues.

The perception and control of hand orientation was compared across congenitally blind, post-natal blind and blindfolded normally-sighted subjects. Post-natal blind subjects permit an assessment of the possible contribution of some prior visual experience as compared to congenitally blind subjects who have never experienced visual feedback and have no memory of motor performance under visual guidance (Imbiriba et al., 2006).

METHODS

Subjects

Twelve blind subjects (7 congenitally blind, 5 post-natal blind; 7 women, 5 men; mean age=39, range 18 to 62 years; Table 1) participated voluntarily in this study. Their performance was compared to that of 18 age-matched blindfolded normally-sighted subjects (9 women, 9 men; mean age=44, range 18 to 64 years) reported previously (Gosselin-Kessiby et al., 2008). All subjects, except two blind subjects, were right handed (Table 1). Handedness was assessed using the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971). None of the normally-sighted subjects had a history of neurological problems and they all had normal or corrected-to-normal vision. All subjects signed a consent form. The *Université de Montréal Human Research Ethics Committee* approved the experimental protocol. Subjects were not informed about the specific purposes of the study.

The possible contribution of any residual vision in our tasks was assessed by testing the ability of all blind subjects to align their right hand with a visual black bar of the same size as the target and match handle presented on a white background, at the same distance as the target panel. The performance of all blind subjects was no better than random. Nevertheless, the blind subjects wore a blindfold during the experiment to ensure similar conditions to that of the blindfolded normally-sighted subjects (Gosselin-Kessiby et al., 2008) and to eliminate the effects of any residual luminescence sensitivity in a few of the blind subjects.

The blind subjects were allowed to reach out and manually explore the area corresponding to the spatial location of the target slot, to locate it spatially prior to the beginning of each letter-posting task. The normally-sighted subjects looked at the task panel to determine the spatial location of the target, but did not manually explore the corresponding area.

Experimental setup and task structure

The experimental setup and tasks used in this study of blind subjects are identical to the proprioceptive sensory condition described elsewhere for a study of normally-sighted subjects (Gosselin-Kessiby et al., 2008). Figure 1 shows the experimental setup. Subjects sat in front of a vertical task panel, on which a target was mounted. The target was either a rectangular handle (14.5 cm x 2.0 cm; orientation-matching task) or a slot (16.5 cm x 3.2 cm; letter-posting tasks) that could be fixed in one of six pre-set orientations (30°, 60°, 90°, 120°, 150° or 180°, proceeding counterclockwise from 0° at the right; Fig 1B). The target was positioned at eye level and aligned with the body midline, at a comfortable arms-length distance (i.e. at a distance reachable with near full arm extension). Subjects attempted to align the orientation of a rectangular match handle (14.5 cm x 2.0 cm) with that of the target. Eight infrared-emitting diodes (IREDs) were fixed in a circle around the perimeter of the match handle. The positions of the IREDs were recorded using an Optotrak 3020 motion capture system (Northern Digital; Waterloo, Ontario, Canada) at a sampling frequency of 100 Hz. Rotations of the match handle were made in the counterclockwise direction, starting from 0° orientation (handle horizontal and right wrist and forearm supine, palm up) in each trial.

The spatial orientations of the target (or reference) and match handles were both sensed using only proprioception. Subjects were asked to keep their left hand on the target (or reference) handle and their right hand on the match handle between trials in all tasks. In the orientation-matching task, subjects aligned the match handle (a low-friction bearing-mounted handle) held in their right hand to the same perceived orientation as the target handle in their left hand. In the letter-posting tasks, subjects held onto the lower reference handle (the match handle of the orientation-matching task) with their left hand. The experimenter positioned the lower reference handle into one of the 6 orientations at the start of each trial to signal to the subjects the orientation of the target slot in that trial, by proprioception. The subjects then reached out and oriented the match handle in their right hand to attempt to insert it into the target slot (letter-posting task 1) or oriented their hand at the start position and then reached out (letter-posting task 2), guided only by proprioceptive input.

Each task comprised a series of trials during which the subjects attempted to align the match handle with the spatial orientation of the target. At the start of each trial, the experimenter set the target at its desired spatial orientation. A complete data set in each task condition comprised five trials for each of the six target orientations (30 trials in total), in a randomized-block design.

Task order

All blind (n=12) and normally-sighted (n=18) subjects first performed passive and active orientation-matching tasks and letter-posting task 1 (see below). Orientation-matching and

letter-posting 1 tasks were performed in a random order within and across subjects. A smaller subset of the same subjects (blind $n=6$; sighted $n=10$) subsequently performed letter-posting task 2. For normally-sighted subjects, letter-posting task 2 was done in a separate session on a different day. In contrast, to avoid imposing a second laboratory visit on the blind subjects, the blind subjects performed letter-posting task 2 on the same day as the other tasks, following a break. As the blind subjects only performed the tasks in the no-vision sensory condition, the blind subjects performed all tasks in one visit that lasted about 2 hours.

Orientation-matching task

In the orientation-matching task, subjects aligned the match handle to the target. The target was a handle identical to the match handle. Both handles were mounted on the task panel, with the match handle positioned 30 cm below the target (Fig. 1A right). The match handle rotated freely about the axis perpendicular to the vertical plane of the task panel. Subjects held the target handle with their left hand, and held and aligned the match handle to the same perceived orientation with their right hand. Subjects held onto the match handle with their right hand between trials while the experimenter rotated it back to the starting position (0°) for the next trial. Subjects also held onto the target handle with their left hand between trials while the experimenter rotated it to the new target orientation for the next trial.

Passive orientation-matching task: After setting the desired spatial orientation of the target handle at the start of each trial, the experimenter gave the subject a verbal warning (“Ready...Go”), and then rotated the match handle smoothly (20.0 ± 5.0 °/s) from the back

of the panel, starting at 0° in each trial, until the subjects reported verbally that it matched the orientation of the target handle. Subjects could give verbal instructions to the experimenter to rotate the match handle back and forth until they were satisfied that it was aligned with the target. The experimenter then recorded the orientation of the match handle for 0.5 seconds, rotated the match handle back to the starting position (0°) and positioned the target handle at a new orientation for the next trial. The task was always performed by the same experimenter, for all subjects tested. Subjects were instructed to neither assist nor resist the rotational force. Assistive/resistive forces generated by the subjects were easily detected by the experimenter because of the low-friction bearing-mounted handle which they both held on opposite sides of the task panel. At the moment the experimenter perceived an assistive/resistive force when rotating the handle, the trial was aborted, and then restarted from the initial start position, with a further verbal instruction to the subject not to intervene. This happened very infrequently.

Active orientation-matching task: Following a verbal command from the experimenter (“Ready...Go”) the subjects aligned the match handle to the orientation of the target handle by actively rotating their right wrist and forearm at a comfortable speed, starting at 0° (hand supinated). Subjects could adjust the orientation by rotating the match handle back and forth until they reported verbally that it was aligned with the target. The experimenter then recorded the orientation of the match handle for 0.5 seconds. Subjects held onto the match handle between trials while the experimenter rotated it back to the starting position (0°) and positioned the target handle at a new orientation for the next trial.

Letter-posting task 1: orient hand while reaching to the target

In letter-posting task 1, a target slot replaced the target handle. The match handle was a freely-moving rectangular handle, instrumented with 8 IREDS, that was of identical construction to the match handle in the orientation-matching task. At the start of each trial, subjects held the match handle in their supinated right hand with their arm semi-flexed at the side of their body (Fig 1A, left) while the experimenter set both the target slot and lower handle (reference handle held by the subjects in their left hand) at the desired orientation. After a verbal command (“Ready...Go”), the subjects reached out to the target. Subjects were instructed to reach out and to simultaneously rotate the handle in a single continuous motion at a quick but comfortable speed to try to insert the match handle into the target slot, without attempting to correct the handle position or orientation at the end of the reach.

Because the target slot was only slightly larger than the match handle, the subjects attempted to complete the rotation of the handle before it arrived at the target panel. However, it was difficult to insert the handle into the slot in one rapid continuous motion without visual input. As a result, in many trials, the subjects contacted the task panel with the handle instead of inserting the match handle into the target slot. However, this did not seriously perturb their performance (see Gosselin-Kessiby et al., 2008). Whether or not they succeeded in inserting the match handle into the slot, the subjects were instructed to hold that final position until told by the experimenter to return their arm to the start position. In the letter-posting tasks, match handle coordinates were recorded continuously for 4 seconds, starting from the “Go” command. At the end of the 4 seconds, the

experimenter told the subjects to return their arm to the start position and to rotate their hand back to the starting supine orientation to begin the next trial.

Letter-posting task 2: orient hand and then reach to the target

Letter-posting task 2 was designed to assess whether hand orientation would remain constant or would change in some systematic way during reach to the target, if the subjects perceived that their hand was already at the final desired orientation before beginning to reach. As in letter-posting task 1, subjects held the rectangular match handle in their supinated right hand with their arm in semi-flexion beside their body at the start of each trial. However, in letter-posting task 2, subjects were instructed to first rotate their wrist and forearm to align the match handle with the target slot while keeping their arm at their side. They could correct their hand orientation by rotating the handle back and forth until they reported verbally that they perceived that it was aligned. They were then given a verbal command by the experimenter (“Ready...Go”) to reach out to the target. The subjects were instructed to reach out to the target slot at a comfortable speed, and to try not to change their initial hand orientation during the reach. At the end of each reach, the subjects held their final hand and arm position until told by the experimenter to return their arm and hand to the start position to begin the next trial.

Data analysis

In the orientation-matching task, match handle orientation was measured by recording the spatial coordinates of IREDs fixed on the match handle. The angle of rotation of the handle was calculated by simple trigonometry using the (x, y, z) coordinates of the observable

IREDs on the perimeter of the match handle. Final orientation was the mean orientation computed over a sampling period of 0.5 seconds taken after the subjects had reported that the match handle was aligned with the target handle.

In the letter-posting tasks, the full three-dimensional (3D) spatial orientation of the match handle was determined from the (x,y,z) coordinates of the observable IREds on the perimeter of the handle. Hand orientation was defined as the projection of the 3D orientation of the handle onto the 2D vertical (frontal) plane of the target panel. Reach onset was defined as the first time the 3D hand transport velocity exceeded 3% of peak 3D hand transport velocity and remained above that value until peak velocity was attained. Reach offset was defined as the first time the transport velocity toward the target panel decreased below 3% of peak velocity. For the letter-posting tasks, final hand orientation was determined by calculating the mean orientation during the 50 ms immediately preceding the detected reach offset (Dyde and Milner, 2002). This time period was used to avoid confounding the measured hand orientation with any passive mechanical rotation of the handle caused by contact with the task panel (Gosselin-Kessiby et al., 2008). The initial orientation in letter-posting task 2 corresponded to the mean handle orientation during the 50 ms immediately preceding the detected reach onset.

Performance measures

To compare the accuracy and precision of the spatial orientation of the match handle in the different tasks, constant, absolute, and variable errors were analysed for each target orientation. The match handle orientation error in each trial was defined as the angular

difference between the orientation of the target and the final match handle orientation, as well as the initial match handle orientation in letter-posting task 2. For constant error, a positive orientation error occurred when the subject made a counterclockwise rotation of the match handle past the actual orientation of the target, whereas negative errors occurred when the match handle did not attain the target orientation. Mean constant error at each target in each data set for each subject was the mean of the signed values of the orientation errors for the 5 trials at that target orientation, and provides a measure of any constant bias (accuracy) in the estimates of match handle orientation for each target orientation. Mean absolute error was the mean of the absolute (unsigned) values of the orientation errors and provides a measure of the overall size of orientation errors for each target. Mean variable error was defined as the mean value of the difference between the final orientation of the match handle in each trial from the mean of the final orientation of the match handle for the 5 trials at a given target orientation (as well for the initial match handle orientation in letter-posting task 2), and provides a measure of the dispersion (precision) of the final orientations about the mean constant error bias in performance at each target orientation.

Statistical analysis

Constant, absolute and variable errors for different target orientations were compared in different tasks using 2-way or 3-way ANOVAs. Peak velocities and movement duration for different target orientations in letter-posting task 1 were compared using 1-way ANOVAs. Post-hoc pair-wise comparisons were made using Tukey HSD analyses (Statistica, Statsoft Inc, Tulsa OK). For all ANOVAs and Tukey HSD analyses, the threshold for statistical significance was set at 0.05.

When comparing congenitally blind and post-natal blind subject groups, or blind and blindfolded normally-sighted subject groups, this study used a within-subject repeated-measure design, with one between factor (group) and two within factors (task and target orientation; or time and target orientation). For conciseness, only main effects and interactions including either group factor (congenital versus acquired blindness, and blind versus sighted subjects), task factor (orientation-matching versus letter-posting task 1) or time factor (letter-posting task 2; initial versus final hand orientation) are reported.

RESULTS

We present here the findings from 7 congenitally blind and 5 post-natal blind subjects (Table 1). We also present quantitative comparisons of the findings from the blind subjects with those from 18 age-matched normally-sighted subjects who performed the tasks while blindfolded, that have been reported previously (Gosselin-Kessiby et al., 2008).

All blind subjects tested except two were right-handed. Statistical analysis using only the 10 right-handed blind subjects produced similar main statistical results to those reported here for all 12 subjects combined (data not shown). This indicated that handedness did not affect the performance of blind subjects in these tasks. Moreover, the populations of blind and normally-sighted subjects had a broad range of ages, but statistical tests (3-way ANOVAs including age as a factor; 3 age-groups: 18-32 years, 33-49 years, 50-64 years) found no significant age-related differences in the main results reported here for the blind

subjects alone or for both blind and normally-sighted subjects together, indicating that subject age did not influence overall task performance ($p > 0.05$; data not shown).

Kinematics of letter-posting task 1 (orient hand while reaching to the target)

The overall pattern of velocity profiles of hand transport (reach) and hand rotation was similar across subjects and between groups. Figure 2 presents the mean velocity profiles of hand transport toward the target panel and of hand rotation, for a representative blind subject. The hand began to rotate at the onset of hand transport, and the peak velocity of rotation increased with the degree of hand rotation required from the initial supine orientation. These results indicate that letter-posting task 1 was performed with a continuous and simultaneous motion of the arm and hand. Peak rotation velocity tended to occur earlier than the peak of hand transport for all six target orientations (mean difference between peak rotation and peak transport across all blind subjects for all target orientations was 0.05 ± 0.02 second; not different from blindfolded normally-sighted: 0.04 ± 0.01 second ($p > 0.05$)). The hand rotations in blind subjects also ended slightly earlier than hand transport, indicating that the hand was near its final orientation shortly before the hand reached the target panel. A similar trend had been reported for blindfolded normally-sighted subjects (Gosselin-Kessiby et al 2008).

Peak velocities were affected by target orientation. Figure 3 presents the mean peak velocity for hand rotation and hand transport toward the target panel, in blind ($n=12$) and blindfolded normally-sighted ($n=18$) subjects tested in letter-posting task 1. Blind subjects showed a statistically significant effect of target orientation on the peak velocity of both

hand rotation (1-way ANOVA, $p < 0.05$; $F_{(5,55)} = 25.12$) and hand transport (1-way ANOVA, $p < 0.05$; $F_{(5,55)} = 10.51$). The greater the required degree of rotation of the hand during the reach, the greater the peak wrist rotation velocity and the greater the peak transport velocity directed toward the target panel in the blind subjects. Blindfolded normally-sighted subjects showed very similar trends and there was no difference between the groups for both hand rotation peak velocity (2-way ANOVA, $p > 0.05$; $F_{(1,28)} = 0.72$) and hand transport peak velocity (2-way ANOVA, $p > 0.05$; $F_{(1,28)} = 0.02$). Similarly, both groups showed a strong effect of target orientation on the peak velocity of both hand rotation ($F_{(5,140)} = 112.95$; $p < 0.05$) and hand transport ($F_{(5,140)} = 33.21$; $p < 0.05$). The greater the required degree of rotation of the hand during the reach, the greater the peak wrist rotation velocity and the greater the peak transport velocity directed toward the target panel. These findings indicate that the coordination between hand rotation and transport was statistically identical in blind and blindfolded normally-sighted subjects.

Although blind subjects showed a statistically significant main effect of target orientation on the duration of hand transport (1-way ANOVA, $p < 0.05$; $F_{(5,55)} = 2.46$), no post-hoc tests reached the significance level ($p > 0.05$). The mean duration of hand transport for blind subjects was 1.31 s. In contrast, the mean duration of hand transport in blindfolded normally-sighted subjects was 1.08 s. A 2-way ANOVA (2 groups x 6 target orientations) revealed a main effect of group on hand transport duration, with blindfolded normally-sighted subjects having significantly shorter transport durations than blind subjects ($p < 0.05$; $F_{(1,28)} = 5.30$).

Letter-posting task 1 versus orientation-matching tasks: Blind subjects

Figure 4 presents the final orientations of individual trials in a representative blind subject, in the passive orientation-matching task and letter-posting task 1. The final hand orientation was more accurate in letter-posting task 1 than in the passive orientation-matching task.

The single subject of Figure 4 displayed most of the trends of the entire group of blind subjects ($n=12$; Figure 5). Those general trends were supported by statistical analyses. Separate 2-way ANOVAs (3 tasks \times 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable errors made by blind subjects in the passive and active orientation-matching tasks and letter-posting task 1.

For constant errors, a significant main effect of task ($p<0.05$; $F_{(2,22)}=34.24$; mean error in passive orientation-matching, active orientation-matching and letter-posting tasks respectively: -16.05° , -12.22° and -0.90°) and a significant main effect of target orientation ($p<0.05$; $F_{(5,55)}=11.53$; mean error for 30° to 180° respectively: -7.03° , -13.78° , -4.83° , -4.35° , -13.46° , -14.88°). Post-hoc analyses revealed no significant difference between the passive and active orientation-matching tasks ($p>0.05$), and significantly smaller constant errors in letter-posting task 1 than in the passive and active orientation-matching tasks ($p<0.05$). Post-hoc analyses also revealed significantly smaller constant error for 30° , 90° and 120° compared to 60° , 150° and 180° ($p<0.05$).

Similar results were observed for absolute errors. There were significant main effects of task ($p<0.05$; $F_{(2,22)}=10.54$; mean passive orientation-matching, active orientation-matching

and letter-posting tasks respectively: 17.34°, 14.21° and 10.00°) and of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,55)} = 6.27$), as well as a significant interaction between these two factors ($p < 0.05$; $F_{(10,280)} = 9.23$). Post-hoc tests revealed no significant difference between the passive and active orientation-matching tasks for all target orientations ($p > 0.05$). However, post-hoc tests showed significantly smaller absolute errors in letter-posting task 1 than in the passive orientation-matching task for the largest target orientations 150° and 180°, and than in the active orientation-matching task for the largest target orientation 180° ($p < 0.05$).

In contrast to constant and absolute errors, no main effect of task was observed for variable errors ($p > 0.05$; $F_{(2,22)} = 1.34$). Nevertheless, there were a significant main effect of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,55)} = 3.29$). Post-hoc comparisons revealed significant larger variable error for 60° compared to 30° and 120° ($p < 0.05$).

In summary, the ANOVA results showed that the performance of blind subjects in the active orientation-matching task was very similar to that in the passive orientation-matching task, but different from that in letter-posting task 1, especially for larger target orientations.

Letter-posting task 1 versus orientation-matching tasks: Congenitally blind versus post-natal blind subjects

We compared the performance of congenital ($n = 7$) and post-natal ($n = 5$) blind subjects (Table 1) to evaluate if prior visual experience influenced the final hand orientation in orientation-matching and letter-posting tasks. Separate 3-way ANOVAs (2 groups of blind

subjects x 3 tasks x 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable errors. For purpose of conciseness, only analyses including the Group factor are reported. For all constant, absolute and variable errors, no significant differences were observed between the congenitally and post-natal blind subjects.

For constant errors, there was no main effect of group ($p > 0.05$; $F_{(1,10)} = 0.02$), but there was a significant 3-way interaction between all three factors ($p < 0.05$; $F_{(10,100)} = 2.02$). However, no post-hoc tests reached significance, suggesting that performance was not different in congenitally and post-natal blind subjects.

Similar results were observed for absolute errors. There was no main effect of group ($p > 0.05$; $F_{(1,10)} = 0.283$), but there was a significant 3-way interaction between the three factors ($p < 0.05$; $F_{(10,100)} = 3.00$). Post-hoc tests revealed a single case of a significant difference at the horizontal orientation (180°) in the active orientation-matching task (mean error congenital: 14.32° ; mean error post-natal: 28.15°).

For variable errors, there was no main effect of group ($p > 0.05$; $F_{(1,10)} = 0.169$), and no significant interaction effects ($p > 0.05$).

In summary, the ANOVA results confirmed that the performance of congenital ($n=7$) and post-natal ($n=5$) blind subjects was essentially identical across tasks and target orientations.

Letter-posting task 1 versus orientation-matching tasks: Blind versus blindfolded normally-sighted subjects

The performance of the blind subjects was strikingly similar to that of the normally-sighted but blindfolded subjects. Figure 5 presents the mean constant, absolute and variable errors of hand orientation in blind (n=12) and blindfolded normally-sighted subjects (n=18) in the passive and active orientation-matching tasks and in letter-posting task 1. Accuracy and precision of hand orientation varied across tasks in a similar manner in both groups. The mean constant and absolute orientation errors were on average smallest in letter-posting task 1, largest in the passive orientation-matching task and intermediate in the active orientation-matching task (Fig 5, first columns). This indicated that in both normally-sighted and blind subjects, the subject's ability to align their hand orientation to a target at the end of a single continuous reach-and-orient movement without vision of the hand and target was better than their perceptual ability to align the two handles using proprioception in the orientation-matching task, even when given ample time to adjust and correct the match handle orientation in the latter task. The magnitude of variable errors was fairly similar across target orientations and tasks (Fig 5, third column).

Those general trends were supported by statistical analyses. Separate 3-way ANOVAs (2 groups x 3 tasks x 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable errors made by subjects in the passive and active orientation-matching tasks and letter-posting task 1. For constant errors, no main effect of group was observed ($p > 0.05$; $F_{(1,28)} = 0.001$). There were a significant main effect of task ($p < 0.05$; $F_{(2,56)} = 76.44$; mean error in passive orientation-matching, active orientation-matching and letter-posting tasks

respectively: -14.79° , -12.31° and -1.96°) and a significant main effect of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,140)} = 26.90$), as well as a 2-way interaction between those two factors ($p < 0.05$; $F_{(10,280)} = 5.51$). Post-hoc analyses revealed no significant difference between the passive and active orientation-matching tasks for all target orientations ($p > 0.05$), significantly smaller constant errors in letter-posting task 1 than in the passive orientation-matching task for all target orientations ($p < 0.05$), and significantly smaller constant errors in letter-posting task 1 than in the active orientation-matching task for all target orientations except 90° ($p < 0.05$).

Similar results were observed for absolute errors. No main effect of group was observed ($p > 0.05$; $F_{(1,28)} = 0.51$). There were significant main effects of task ($p < 0.05$; $F_{(2,56)} = 21.78$; mean passive orientation-matching, active orientation-matching and letter-posting tasks respectively: 16.04° , 14.03° and 9.84°) and of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,140)} = 15.61$), as well as a significant interaction between these two factors ($p < 0.05$; $F_{(10,280)} = 9.23$). Post-hoc tests revealed no significant difference between the passive and active orientation-matching tasks for all target orientations ($p > 0.05$). However, post-hoc tests showed significantly smaller absolute errors in letter-posting task 1 than in both the passive orientation-matching task and the active orientation-matching task for the largest target orientations, 150° and 180° ($p < 0.05$).

As for constant and absolute errors, no main effect of group was observed for variable errors ($p > 0.05$; $F_{(1,28)} = 3.70$). In contrast to constant and absolute errors however, no main effect of task was observed for variable errors ($p > 0.05$; $F_{(2,56)} = 1.12$). There were a significant main effect of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,140)} = 5.45$) and a significant 2-way

interaction between task and target orientation ($p < 0.05$; $F_{(10,280)} = 2.62$). Post-hoc comparisons revealed no significant difference between the passive and active orientation-matching tasks for all target orientations ($p > 0.05$), significantly smaller variable errors in the letter-posting task 1 than in the passive orientation-matching task only for the largest target orientation 180° ($p < 0.05$) and no significant difference between the letter-posting task 1 and the active orientation-matching task for all target orientations ($p > 0.05$).

In summary, the ANOVA results confirmed that the performance of blind and blindfolded normally-sighted subjects was similar, and that the performance of both groups in the active orientation-matching task was more similar to that in the passive orientation-matching task than in letter-posting task 1.

Letter-posting task 2 in blind subjects: Initial versus final hand orientation

In letter-posting task 1, the blind subjects reached out to the target, and also actively rotated their wrist and forearm to align the match handle to the target. The better accuracy of the blind subjects in letter-posting task 1 than in the passive orientation-matching task may have been due mainly to one or the other of those two movement components. However, as the performance in the passive and active orientation-matching tasks was not significantly different, these findings suggested that active hand rotation per se had a relatively minor effect on performance. This suggested that the act of reaching accounted for most of the improvement in performance of the blind subjects in letter-posting task 1 compared to the orientation-matching tasks.

To further investigate the effect of reaching on hand orientation, we subsequently tested the performance of a subset of the same blind and sighted subjects in letter-posting task 2, in which subjects attempted to align the match handle to the target before reaching, and then to maintain the initial orientation of the match hand as they reached to the target. Figure 6 presents the initial and final orientations of individual trials in a representative blind subject in letter-posting task 2. The orientation errors tended to be smaller at the end of the reaching movement than prior to movement onset, despite the instruction to not change the hand orientation during the reach.

The single subject of Figure 6 displayed most of the trends of the entire group of blind subjects ($n=6$; Figure 7). These trends were supported by statistical analyses. Separate 2-way ANOVAs (2 times \times 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable initial and final errors made by blind subjects.

For constant errors, there were significant main effects of time (initial versus final hand orientation, $p<0.05$; $F_{(1,5)}=29.38$; mean initial and final error respectively: -14.64° and -5.01°), and of target orientation ($p<0.05$; $F_{(5,25)}=2.74$). Post-hoc tests showed that constant errors in hand orientation were significantly smaller at the endpoint than before the onset of reaching ($p<0.05$). However, post-hoc comparisons revealed no significant difference between target orientations ($p>0.05$).

For absolute errors, there were significant main effects of time (initial versus final, $p<0.05$; $F_{(1,5)}=16.18$; mean initial and final error respectively: 15.10° and 9.98°) with smaller

absolute errors at the end of reaching than prior to movement onset, but no main effect of target orientation ($p > 0.05$; $F_{(5,25)} = 0.86$). There was a significant time by target orientation 2-way interaction ($p < 0.05$; $F_{(5,25)} = 2.81$). Post-hoc tests showed that significant differences between initial and final hand orientation were found at target orientations 60° , 150° and 180° ($p < 0.05$).

For variable errors, no main effect of time ($p > 0.05$; $F_{(1,5)} = 0.35$), no main effect of target orientation ($p > 0.05$; $F_{(5,25)} = 0.36$), and no significant interactions were found ($p > 0.05$).

In summary, the ANOVA results confirmed that orientation errors tended to be smaller at the end of the reaching movement than prior to movement onset in blind subjects, even though they were instructed not to change hand orientation during the reach.

Letter-posting task 2: Blind versus blindfolded normally-sighted subjects

Figure 7 presents the mean constant, absolute and variable errors of hand orientation before and after the reach motion in blind ($n=6$) and blindfolded normally-sighted ($n=10$) subjects in letter-posting task 2. Both groups showed strikingly similar patterns of constant errors across target orientations. Furthermore, both groups of subjects tended to show a systematic under-rotation of the hand prior to reaching, which was more pronounced in the blind subjects than in the normally-sighted subjects. The mean constant and absolute orientation errors tended to be smaller at the end of the reach than prior to the reach, in both groups (Fig 7, first columns). This indicated that in both blind and sighted subjects, the subject's ability to align their hand orientation to a target was generally better at the end of a single

reaching movement than prior to the reach. The magnitude of variable errors was fairly similar before and after the reach for each target orientation in both blind and sighted subjects (Fig 7, third column).

Most of these trends were supported by statistical analyses. Separate 3-way ANOVAs (2 groups x 2 times x 6 target orientations) were performed on the constant, absolute and variable initial and final errors made by subjects. For constant errors, there were significant main effects of group ($p < 0.05$; $F_{(1,14)} = 7.25$; mean error blind: -9.82° ; mean error sighted: -3.57°), of time (initial versus final hand orientation $p < 0.05$; $F_{(1,14)} = 43.21$; mean initial and final error respectively: -10.81° and -2.58°), and of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,70)} = 9.17$). There was a significant 2-way interaction between time and target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,70)} = 6.08$). Post-hoc tests showed that constant errors in hand orientation were significantly smaller at the endpoint than before the onset of reaching movements for all target orientations ($p < 0.05$).

For absolute errors, there were significant main effects of both group ($p < 0.05$; $F_{(1,14)} = 5.53$; mean error in blind and sighted respectively: 12.542° and 9.053°) and time (initial versus final, $p < 0.05$; $F_{(1,14)} = 22.504$; mean initial and final error respectively: 12.50° and 9.10°), but no main effect of target orientation ($p > 0.05$; $F_{(5,70)} = 1.41$). There was a significant group by time 2-way interaction ($p < 0.05$; $F_{(1,14)} = 5.81$; mean initial and final errors in blind: 15.10° and 9.98° ; mean initial and final error in blindfolded sighted: 9.89° and 8.22°). Post-hoc comparisons revealed that the initial absolute error was significantly larger in blind than in blindfolded sighted subjects ($p < 0.05$), but that final error was not significantly

different in either groups ($p > 0.05$). There was also a significant time by target orientation 2-way interaction ($p < 0.05$; $F_{(5,70)} = 5.27$), with smaller absolute errors at the end of reaching than prior to movement onset. Post-hoc tests showed that significant differences between initial and final hand orientation were found at target orientations 60° , 150° and 180° ($p < 0.05$).

For variable errors, there was only a significant main effect of target orientation ($p < 0.05$; $F_{(5,70)} = 2.4046$). No main effect of group ($p > 0.05$; $F_{(1,14)} = 0.0193$), no main effect of time ($p > 0.05$; $F_{(1,14)} = 0.0143$), and no significant interactions were found ($p > 0.05$).

In summary, the ANOVA analysis showed that performance of blind and blindfolded normally-sighted subjects showed several similarities. Both groups showed strikingly similar patterns of initial and final constant errors across target orientations. Furthermore, even though blind subjects showed larger initial under-rotations than blindfolded sighted subjects, both groups showed similar final absolute errors. This indicated that the ability of blind and blindfolded sighted subjects to align their hand orientation to a target was better at the end of a single reaching movement than prior to the reach, and that the size of absolute errors of final hand orientations about the desired target orientation was similar in blind and blindfolded sighted subjects after the reach.

DISCUSSION

This is the first study, to our knowledge, of the perception of hand orientation and the control of reach-and-orient movements in blind subjects. When blind subjects attempted to align their right hand to the target in the orientation-matching task, they tended to under-rotate their hand, whether it was rotated passively or actively. Blind subjects also tended to reduce the final hand orientation errors at the end of a reaching movement. This suggests that blind subjects made on-line adjustments of hand orientation during reaching to stationary targets. Almost no differences were found between congenital and post-natal blind subjects, and proprioceptive perception of hand orientation was no better in blind subjects than in blindfolded normally-sighted subjects. These observations suggest that visual experience is not necessary for the appropriate patterning of reach-and-orient movements or for on-line adjustments of hand orientation during movement.

Performance of blind versus blindfolded normally-sighted subjects

A striking finding of this study was how similar blind and blindfolded normally-sighted subjects performed in these tasks. They showed similar global trends in the different tasks, and similar patterns of errors as a function of target orientation in all tasks.

The performance of blind subjects is similar to that of sighted subjects in many tasks (Castiello et al., 1993; Grant et al., 2000; Heller, 1989; Heller and Kennedy, 1990; Heller et al., 2002b; Sergio and Scott, 1998; Sunanto and Nakata, 1998; Vanlierde and Wanet-Defalque, 2004). In contrast, other studies reported that blind subjects outperformed sighted

subjects under certain conditions (Alary et al., 2008; Gaunet and Rossetti, 2006; Goldreich and Kanics, 2003; Rossetti et al., 1996; Van Boven et al., 2000). Thus, there is no consensus on the sensorimotor performance of blind subjects compared to normally-sighted subjects.

It may seem surprising that blind subjects in this and other studies did not demonstrate an enhanced ability to use proprioception to perceive or guide their actions, compared to normally-sighted subjects. Blind subjects must rely exclusively on proprioceptive and tactile inputs to guide their arm and hand movements, whereas normally-sighted subjects would intuitively appear to rely mainly on visual feedback in most every-day situations (Ernst and Banks, 2002; Saunders and Knill, 2003, 2004, 2005; Sober and Sabes, 2003, 2005; van Beers et al., 1999, 2002). Nevertheless, our findings indicate that normally-sighted subjects perform as well as blind subjects in these tasks when deprived of vision. This suggests that in contrast to intuitive impressions, normally-sighted subjects can use proprioceptive input alone to guide their performance as efficiently as blind subjects who have had a lifetime of experience performing sensorimotor tasks without visual guidance.

Proprioceptive integration for perception, action, and on-line control

It is now widely accepted that a dorsal “action” stream processes visual information for the guidance of voluntary actions (Goodale and Milner, 1992; Milner and Goodale, 2008). The posterior parietal cortex (PPC) contains a population of neurons implicated in the control of the configuration and orientation of the hand during active reach and grasping (Murata et al., 2000; Sakata et al., 1997). Observations from optic ataxic patients (Gréa et al., 2002;

Pisella et al., 2000), and from transcranial magnetic stimulation (Desmurget et al., 1999; Rice et al., 2006; Tunik et al., 2005) and imaging studies (Culham et al., 2003; Frey et al., 2005; Tunik et al., 2008) suggested that one dorsal stream function is an automatic vision-based on-line error-correction mechanism that involves the PPC (Buneo and Andersen, 2006; Desmurget and Grafton, 2000; Glover, 2004; Iacoboni, 2006).

It has been proposed recently that a corresponding distinction between perceptual and action systems might exist in the somatosensory system (Dijkerman and de Haan, 2007). Imaging studies have reported an activation of “dorsal stream” components in PPC during motor actions guided by proprioceptive kinesthetic inputs (Binkofski et al., 1999; Darling et al., 2007; Fiehler et al., 2008, 2009).

Consistent with this dissociation, we found previously that blindfolded normally-sighted subjects show different patterns of final hand orientation errors during a perceptual orientation-matching task versus a letter-posting task performed under proprioceptive guidance (Gosselin-Kessiby et al., 2008). The present study extends this dissociation to blind subjects, who showed the same task-dependent differences in errors.

These findings suggest that proprioceptive information can be used efficiently to estimate and control hand orientation during reaching movements. Similarly, growing evidence suggests that proprioception can be as, or even more, important than vision for estimation of hand distance in space (Snijders et al., 2007; van Beers et al., 2002). Moreover, in some conditions proprioceptive inputs represent the dominant sensory information used for

mental motor imagery and on-line representation of the body in space (Shenton et al., 2004).

The reduction in hand orientation errors at the end of the reaching movements in letter-posting tasks in blind subjects also provides further evidence for the role of proprioceptive input in the adjustment of hand orientation by on-line correction mechanisms during reaching movements to stationary targets (Gosselin-Kessiby et al., 2008). This finding is all the more striking because control of hand orientation during reaching could be prone to execution errors due to inaccuracies in outgoing motor commands and to passive mechanical perturbations of the hand away from its desired orientation. Our findings are consistent with other studies that suggested a role for proprioception in the on-line correction of hand direction and distance in response to visual perturbations of target or hand position (Bagesteiro et al., 2006; Sarlegna et al., 2003, 2004).

The correction mechanism appears to be automatic. In letter-posting task 2, hand orientation errors decreased after the reach even though the subjects had presumably perceived that their hand was already at the desired orientation before beginning to reach and had been instructed to keep their hand in that initial orientation during the reach.

Because the task involved active reach and rotation, an efferent copy of the motor command could have contributed to the difference in performance compared to the orientation-matching task. However, the active orientation-matching task also involved

motor commands to produce the active hand rotations. Nevertheless, both the blind and normally-sighted subjects showed error patterns in the active orientation-matching task that were more similar to those in the passive orientation-matching task than to letter-posting task 1. The origin of the difference in results may be that the letter-posting task involves a transitive action directed at a target object (the target slot) whereas the active wrist rotation in the orientation-matching task was an intransitive action performed to report a perceptual estimation rather than to act on an object (Gosselin-Kessiby et al., 2008).

Alternatively, directing attention related to both the reach and orientation components to the same spatial location in letter-posting task 1 may have enhanced performance relative to the hand rotations without reach in the orientation-matching tasks. However, the subjects may just as likely have attended equally to both tasks, which might predict that control of hand orientation would be poorer in letter-posting task 1 because of the need to attend to both hand orientation and spatial location. Furthermore, attention is divided in all tasks because of the need to also attend to the orientation of the reference handle in the left hand. Ultimately, we have no way to know how subjects allotted attention to different aspects of each task.

Explanations that invoke transitive actions or attention imply that the causal mechanisms are central in origin and ignore biomechanical aspects of the tasks. Another possibility is that during the reach in letter-posting task 1, the motor system makes efficient use of all the redundant degrees of rotational freedom of all arm joints that contribute to hand orientation,

which cannot occur when the arm is held outstretched in the orientation-matching tasks.

None of these explanations are mutually exclusive.

The role of visual experience

Performance of congenitally blind and post-natal blind subjects was statistically identical in all tasks and similar to normally-sighted subjects, suggesting that visual experience did not influence proprioceptive perception or the control of reach-and-orient movements. Our findings are consistent with other reports that congenitally blind subjects performed similarly to those with acquired blindness, and that early visual experience is not necessary to perform many tasks (Gaunet and Rossetti, 2006; Goldreich and Kanics, 2006; Heller et al., 2001,2002a,b; Vanlierde and Wanet-Defalque, 2004). Furthermore, developmental studies showed no differences in pointing between congenitally blind and blindfolded normally-sighted children, and suggested that early visual experience and age do not predict pointing performance in children (Gaunet et al., 2007). Finally, our findings agree with a recent report that visual experience is not necessary for the activation of PPC during kinesthetically guided hand movements in congenitally blind subjects (Fiehler et al., 2008b).

These various findings indicate that the dorsal “action” system processes multi-modal sensory inputs, including both visual and proprioceptive, to guide actions, and that the development of this action control system is not dependent on visual experience.

Interaction between target orientation and hand transport velocity

A functional coupling between hand orientation and hand transport was observed in blind and blindfolded normally-sighted subjects. Peak velocities of both hand transport and rotation increased for progressively larger target orientations in letter-posting task 1 (Fig 3). Such coupling is in agreement with a temporal coupling between hand transport velocity and hand grip aperture observed during reach-to-grasp in blind subjects (Castiello et al., 1993). The similarity of the coordination of hand transport and hand rotation velocities in blind subjects and blindfolded normally-sighted subjects suggests that the global coordination of different components of reach-and-orient and reach-to-grasp actions does not depend on visual experience. Nevertheless, this coordination could be achieved by different mechanisms in blind and sighted subjects.

REFERENCES

Alary F, Goldstein R, Duquette M, Chapman CE, Voss P, Lepore F (2008) Tactile acuity in the blind: a psychophysical study using a two-dimensional angle discrimination task. *Exp Brain Res* 187:587-94.

Bagesteiro LB, Sarlegna FR, Sainburg RL (2006) Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res* 171:358-370.

Binkofski F, Buccino G, Posse S, Seitz RJ, Rizzolatti G, Freund H. (1999) A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *Eur J Neurosci* 11:3276-3286.

Buneo CA, Andersen RA (2006) The posterior parietal cortex: sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia* 44:2594-2606.

Castiello U, Bennett KM, Mucignat C (1993) The reach to grasp movement of blind subjects. *Exp Brain Res* 96:152-162.

Coluccia E, Mammarella IC, De BR, Ittyerah M, Cornoldi C (2007) Remembering object position in the absence of vision: egocentric, allocentric, and egocentric decentred frames of reference. *Perception* 36:850-864.

Culham JC, Danckert SL, DeSouza JF, Gati JS, Menon RS, Goodale MA (2003) Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas. *Exp Brain Res* 153:180-189.

Darling WG, Miller GF (1993) Transformations between visual and kinesthetic coordinate systems in reaches to remembered object locations and orientations. *Exp Brain Res* 93:534-547.

Darling WG, Seitz RJ, Peltier S, Tellmann L, Butler AJ (2007) Visual cortex activation in kinesthetic guidance of reaching. *Exp Brain Res* 179:607-619.

Day BL, Lyon IN (2000) Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Exp Brain Res* 130:159-168.

Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (1999) Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 2:563-567.

Desmurget M, Grafton S (2000) Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci* 4:423-431.

Dijkerman HC, de Haan EH (2007) Somatosensory processes subserving perception and action. *Behav Brain Sci* 30:189-239.

Dyde RT, Milner AD (2002) Two illusions of perceived orientation: one fools all of the people some of the time; the other fools all of the people all of the time. *Exp Brain Res* 144:518-527.

Ernst MO, Banks MS (2002) Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415:429-433.

Fan J, He J, Tillery SI (2006) Control of hand orientation and arm movement during reach and grasp. *Exp Brain Res* 171:283-296.

Fiehler K, Burke M, Bien S, Röder B, Rösler F (2009) The Human Dorsal Action Control System Develops in the Absence of Vision. *Cereb Cortex* (Advance Access, published April 29, 12p.)

Fiehler K, Burke M, Engel A, Bien S, Rösler F (2008) Kinesthetic working memory and action control within the dorsal stream. *Cereb Cortex* 18:243-253.

Frey SH, Vinton D, Norlund R, Grafton ST (2005) Cortical topography of human anterior intraparietal cortex active during visually guided grasping. *Brain Res Cogn Brain Res* 23:397-405.

Gaunet F, Rossetti Y (2006) Effects of visual deprivation on space representation: immediate and delayed pointing toward memorised proprioceptive targets. *Perception* 35:107-124.

Gaunet F, Ittyerah M, Rossetti Y (2007) Pointing at targets by children with congenital and transient blindness. *Exp Brain Res* 178:167-179.

Glover S, Dixon P (2001a) Dynamic illusion effects in a reaching task: evidence for separate visual representations in the planning and control of reaching. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 27:560-572.

Glover S, Dixon P (2001b) The role of vision in the on-line correction of illusion effects on action. *Can J Exp Psychol* 55:96-103.

Glover S, Dixon P (2001c) Motor adaptation to an optical illusion. *Exp Brain Res* 137:254-258.

Glover S (2004) Separate visual representations in the planning and control of action. *Behav Brain Sci* 27:3-78.

Goldreich D, Kanics IM (2003) Tactile acuity is enhanced in blindness. *J Neurosci* 23:3439-3445.

Goldreich D, Kanics IM (2006) Performance of blind and sighted humans on a tactile grating detection task. *Percept Psychophys* 68:1363-1371.

Goodale MA, Milner AD (1992) Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15:20-25.

Goodale MA, Pélisson D, Prablanc C (1986) Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 320:748-750.

Gosselin-Kessiby N, Messier J, Kalaska JF (2008) Evidence for automatic on-line adjustments of hand orientation during natural reaching movements to stationary targets. *J Neurophysiol* 99:1653-1671.

Grant AC, Thiagarajah MC, Sathian K (2000) Tactile perception in blind Braille readers: a psychophysical study of acuity and hyperacuity using gratings and dot patterns. *Percept Psychophys* 62:301-312.

Grea H, Pisella L, Rossetti Y, Desmurget M, Tilikete C, Grafton S, Prablanc C, Vighetto A (2002) A lesion of the posterior parietal cortex disrupts on-line adjustments during aiming movements. *Neuropsychologia* 40:2471-2480.

Heller MA (1989) Tactile memory in sighted and blind observers: the influence of orientation and rate of presentation. *Perception* 18:121-133.

Heller MA, Kennedy JM (1990) Perspective taking, pictures, and the blind. *Percept Psychophys* 48:459-466.

Heller MA, Brackett DD, Scroggs E, Allen AC, Green S (2001) Haptic perception of the horizontal by blind and low-vision individuals. *Perception* 30:601-610.

Heller MA, Brackett DD, Scroggs E, Steffen H, Heatherly K, Salik S (2002a) Tangible pictures: viewpoint effects and linear perspective in visually impaired people. *Perception* 31:747-769.

Heller MA, Brackett DD, Wilson K, Yoneyama K, Boyer A, Steffen H (2002b) The haptic Muller-Lyer illusion in sighted and blind people. *Perception* 31:1263-1274.

Hocherman S (1993) Proprioceptive guidance and motor planning of reaching movements to unseen targets. *Exp Brain Res* 95:349-358.

Iacoboni M (2006) Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: evidence from TMS and fMRI. *Neuropsychologia* 44:2691-2699.

Imbiriba LA, Rodrigues EC, Magalhães J, Vargas CD (2006) Motor imagery in blind subjects: the influence of the previous visual experience. *Neurosci Lett* 400:181-185.

Ittyerah M, Gaunet F, Rossetti Y (2007) Pointing with the left and right hands in congenitally blind children. *Brain Cogn* 64:170-183.

Jakobson LS, Goodale MA (1991) Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res* 86:199-208.

Jeannerod M (1984) The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav* 16:235-254.

Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M, Sakata H (2000) Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol* 83:2580-2601.

Milner AD, Goodale MA. (2008) Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia* 46:774-785.

Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97-113.

Péllisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M (1986) Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Exp Brain Res* 62:303-311.

Pisella L, Grea H, Tilikete C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G, Boisson D, Rossetti Y (2000) An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat Neurosci* 3:729-736.

Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67:455-469.

Rice NJ, Tunik E, Grafton ST (2006) The anterior intraparietal sulcus mediates grasp execution, independent of requirement to update: new insights from transcranial magnetic stimulation. *J Neurosci* 26:8176-8182.

Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C (1995) Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 74:457-463.

Rossetti Y, Gaunet F, Thinus-Blanc C (1996) Early visual experience affects memorization and spatial representation of proprioceptive targets. *Neuroreport* 7:1219-1223.

Sakata H, Taira M, Kusunoki M, Murata A, Tanaka Y (1997) The TINS Lecture. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends Neurosci* 20:350-357.

Sarlegna F, Blouin J, Bresciani JP, Bourdin C, Vercher JL, Gauthier GM (2003) Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Exp Brain Res* 151:524-535.

Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM (2004) Online control of the direction of rapid reaching movements. *Exp Brain Res* 157:468-471.

Sarlegna FR, Sainburg RL (2007) The effect of target modality on visual and proprioceptive contributions to the control of movement distance. *Exp Brain Res* 176:267-280.

Saunders JA, Knill DC (2003) Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 152:341-352.

Saunders JA, Knill DC (2004) Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci* 24:3223-3234.

Saunders JA, Knill DC (2005) Humans use continuous visual feedback from the hand to control both the direction and distance of pointing movements. *Exp Brain Res* 162:458-473.

Shenton JT, Schwoebel J, Coslett HB (2004) Mental motor imagery and the body schema: evidence for proprioceptive dominance. *Neurosci Lett* 2004 370:19-24.

Sergio LE, Scott SH (1998) Hand and joint paths during reaching movements with and without vision. *Exp Brain Res* 122:157-164.

Snijders HJ, Holmes NP, Spence C (2007) Direction-dependent integration of vision and proprioception in reaching under the influence of the mirror illusion. *Neuropsychologia* 45:496-505.

Sober SJ, Sabes PN (2003) Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 23:6982-6992.

Sober SJ, Sabes PN (2005) Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci* 8:490-497.

Sunanto J, Nakata H (1998) Indirect tactual discrimination of heights by blind and blindfolded sighted subjects. *Percept Mot Skills* 86:383-386.

Tunik E, Frey SH, Grafton ST (2005) Virtual lesions of the anterior intraparietal area disrupt goal-dependent on-line adjustments of grasp. *Nat Neurosci* 8:505-511.

Tunik E, Ortigue S, Adamovich SV, Grafton ST (2008) Differential recruitment of anterior intraparietal sulcus and superior parietal lobule during visually guided grasping revealed by electrical neuroimaging. *J Neurosci* 28:13615-13620.

van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ (1999) Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 81:1355-1364.

van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P (2002) When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12:834-837.

Van Boven RW, Hamilton RH, Kauffman T, Keenan JP, Pascual-Leone A (2000) Tactile spatial resolution in blind braille readers. *Neurology* 54:2230-2236.

Vanlierde A, Wanet-Defalque MC (2004) Abilities and strategies of blind and sighted subjects in visuo-spatial imagery. *Acta Psychol (Amst)* 116:205-222.

Wing AM, Turton A, Fraser C (1986) Grasp size and accuracy of approach in reaching. *J Mot Behav* 18:245-260.

TABLE

Table 1. Blind subjects (n=12)

Sex	Age	Handedness	Age at onset of blindness (years)	Cause of blindness
<i>Congenitally blind subjects (n=7)</i>				
F*	31	R	0	Leber's congenital amaurosis
F	31	R	0	Retinitis pigmentosa (from birth)
F*	40	R	0	Retinitis pigmentosa (from birth)
M	19	R	0	Congenital malformation
M*	35	R	0	Leber's congenital amaurosis
M*	42	R-L	0	Congenital malformation
M*	62	R	0	Pigmentary degeneration (from birth)
<i>Post-natal blind subjects (n=5)</i>				
F	28	R	19	Aniridia - Congenital glaucoma
F*	47	R	27	Degenerative retinitis pigmentosa
F	54	R	6	Meningitis
F	55	R	7	Retinitis
M	28	L	23	Ocular hypertension (optical nerve)

F, female; M, male; L, left handed; R, right handed. * Subjects tested in all tasks, including letter-posting task 2 (n=6)

FIGURE LEGENDS & FIGURES

Figure 1 Schematic representation of the experimental setup

(A) Subjects had to align the orientation of a rectangular match handle with the orientation of a target. In the letter-posting tasks (left), subjects held the match handle in the right hand and had to try to insert it into the target slot. A reference handle held in the left hand gave information about the target orientation and distance. In the orientation-matching tasks (right), subjects held the match handle in the right hand (bottom) and aligned it with the target handle held in the left hand (top). In the passive orientation-matching task, the experimenter rotated the match handle from the back of the panel until it was judged by subjects to be aligned with the target handle. In the active orientation-matching task, the subjects rotated the handle themselves until they judged it to be aligned with the target handle.

(B) Target was fixed in one of six possible orientations (30, 60, 90, 120, 150, and 180 degrees; Dots: side of the handle at which the right thumb was positioned to match the orientation of the target).

Figure 2 Velocity profiles of hand rotation (thick dashed lines) and hand transport (thick solid lines) toward the panel in a representative blind subject across movements aimed to the six target orientations in the letter-posting task 1. Each of the six graphs presents the mean (thick lines) and SD (thin lines) of five trials for each targeted orientation. The left vertical axis indicates the hand transport velocity (mm/s) and the right vertical axis indicates the hand rotation velocity (deg/s), as a function of time (seconds).

Figure 3 Mean peak velocities for hand transport toward the panel (diamonds) and hand rotation (circles) across all blind (n=12; filled symbols) and blindfolded normally-sighted (n=18; open symbols) subjects for movements aimed to the six target orientations in the letter-posting task 1. Axes represent the hand transport velocity (mm/s) and the hand rotation velocity (deg/s) as a function of target orientation (deg). Error bars represent SEM.

Figure 4 Orientations of the match handle relative to the target in a representative blind subject, across individual trials aimed to six target orientations in the passive orientation-matching task and letter-posting task 1. Each of the circles represents the trials for one target orientation. Arrowheads on the circumference of each circle indicate the desired target orientation. The lines inside each circle represent the final hand orientation for five individual trials at each target orientation. Arrows at the right represent the counterclockwise rotation of the hand from the starting position (0 deg).

Figure 5 Mean errors in orientation across blind (n=12; filled squares) and blindfolded normally-sighted subjects (n=18; open squares), in orientation-matching tasks and letter-posting task 1. Mean of constant, absolute and variable errors are shown in different columns. Tasks are presented in different rows (A: passive orientation-matching task; B: active orientation-matching task; C: letter-posting task 1). Error bars represent SEM. (Data from blindfolded normally-sighted subjects have been reported previously; Gosselin-Kessiby et al., 2008.)

Figure 6 Initial and final orientations of the match handle relative to the target in a representative blind subject, across individual trials aimed to six target orientations in letter-posting task 2. Format identical to Figure 4.

Figure 7 Mean errors in orientation for blind (n=6; filled squares) and blindfolded normally-sighted subjects (n=10; open squares), before (initial) and after (final) the reach motion in letter-posting task 2. Format similar to Figure 5. (Data from blindfolded normally-sighted subjects have been reported previously; Gosselin-Kessiby et al., 2008.)

Figure 1

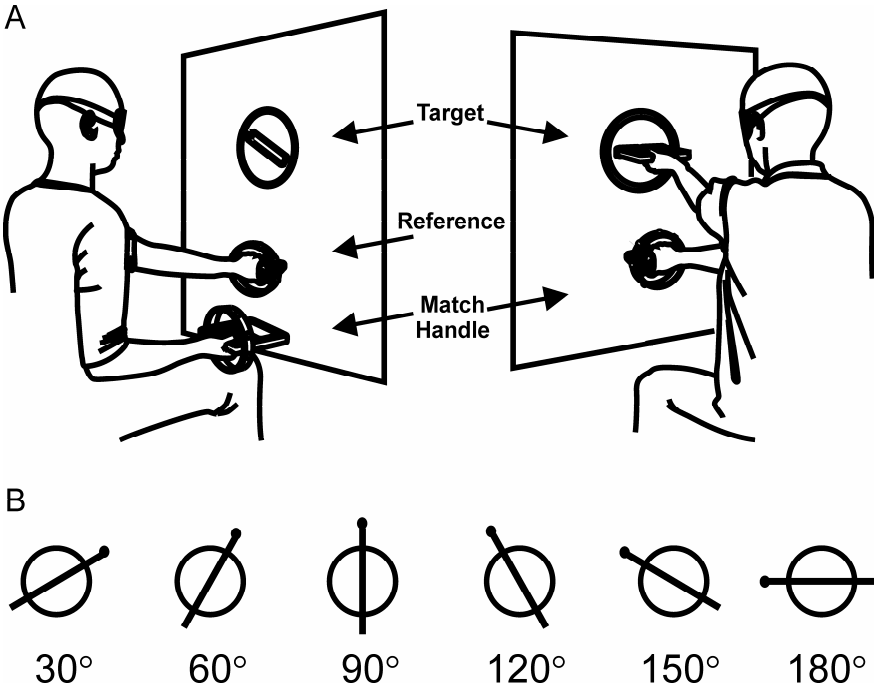


Figure 2

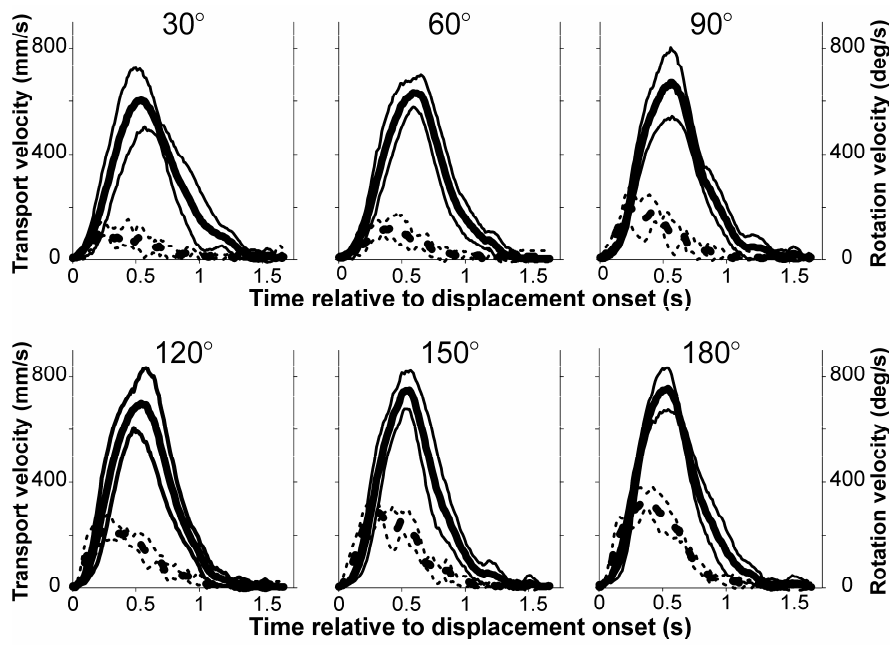


Figure 3

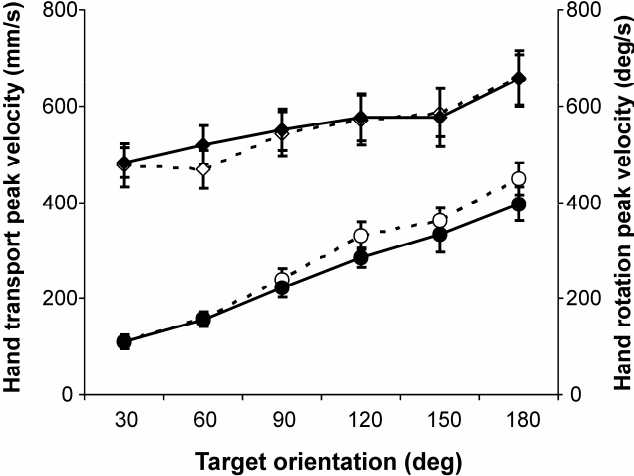


Figure 4

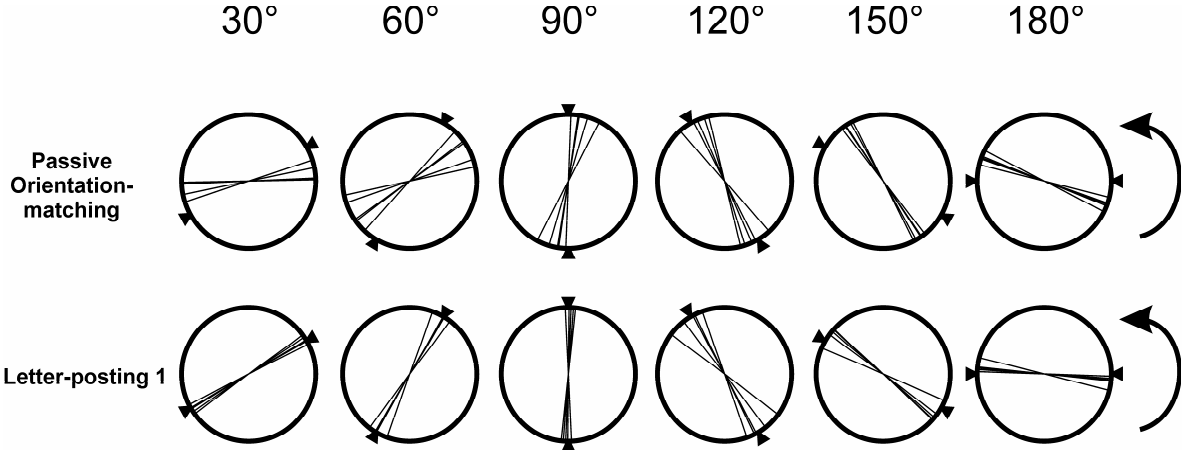


Figure 5

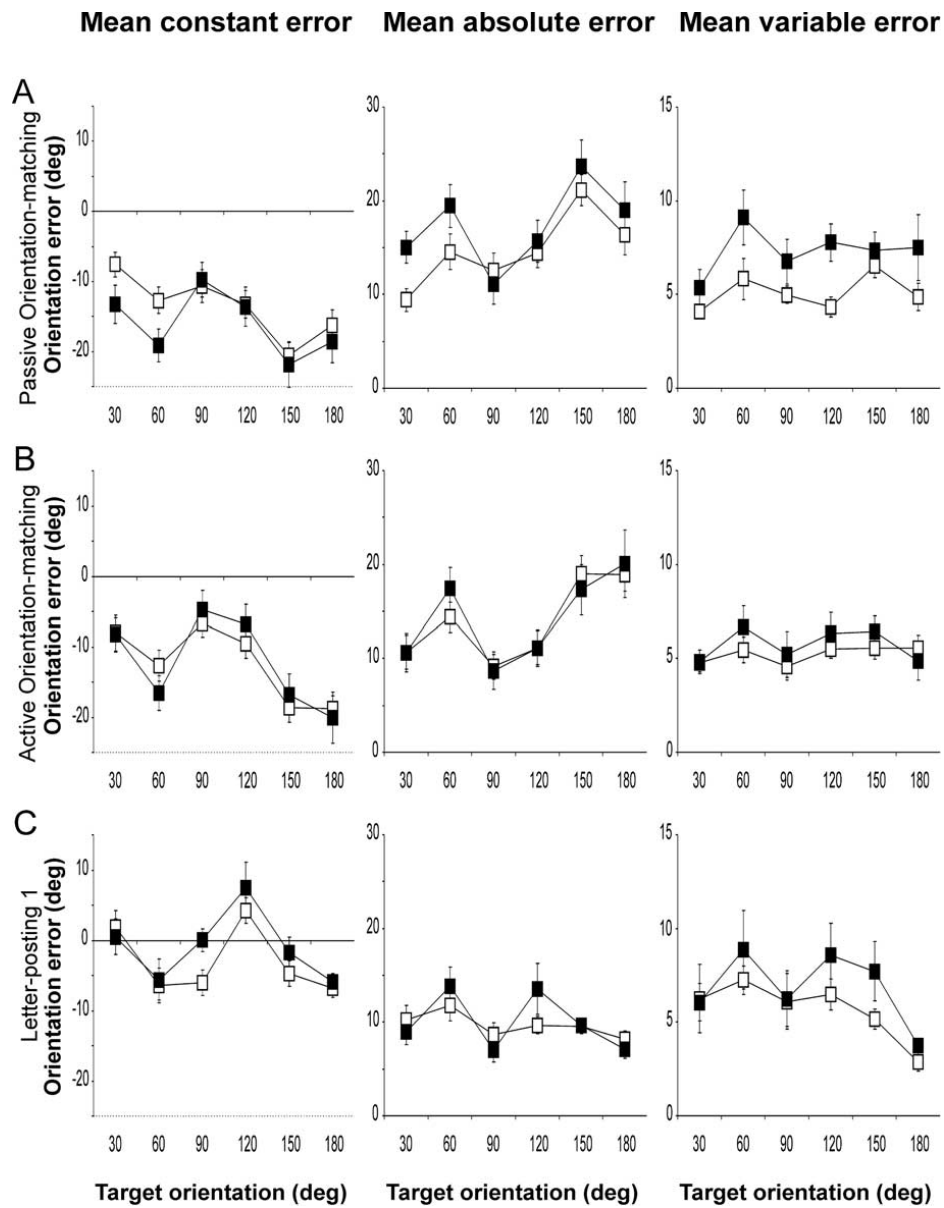


Figure 6

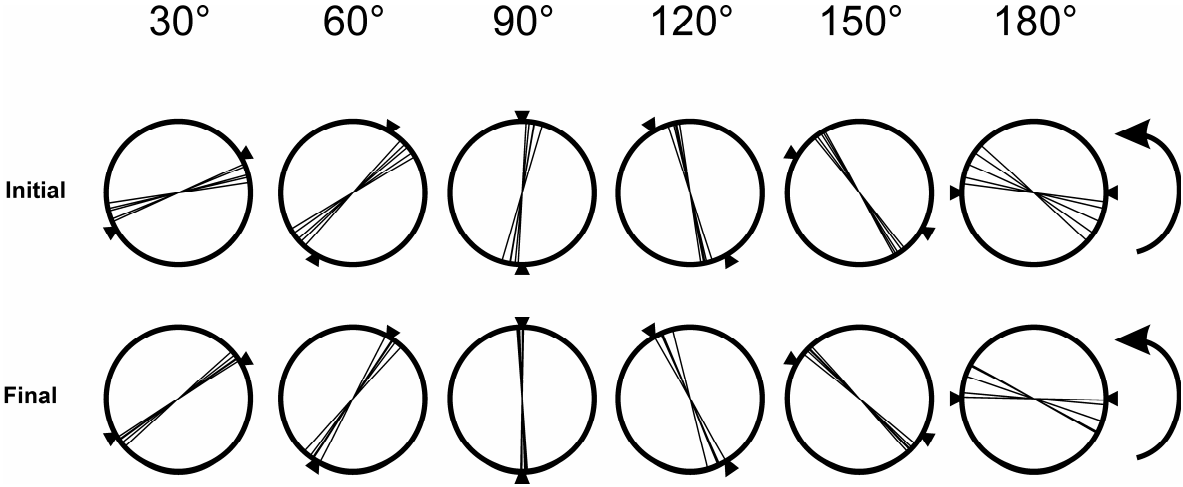
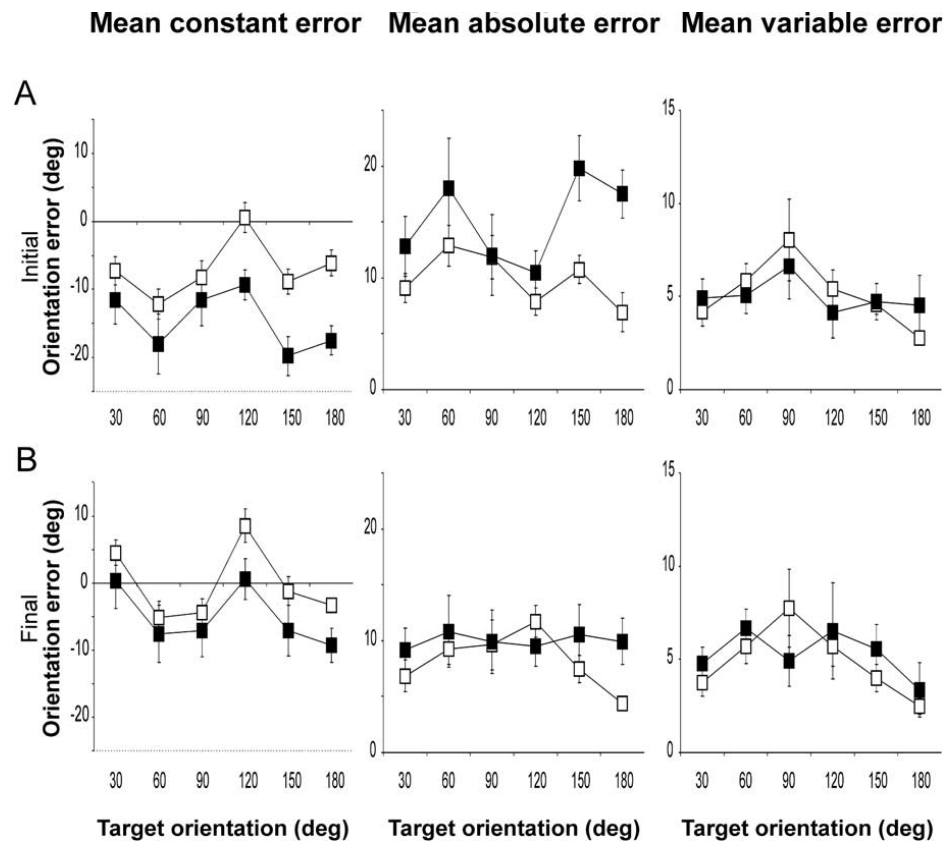


Figure 7



CHAPITRE IV: Discussion générale

Quelles et quand les informations sensorielles sont-elles importantes pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main ?

Afin de répondre aux questions formulées dans l'introduction, les données permettant de mieux comprendre *quelles* informations sensorielles influencent l'orientation spatiale de la main sont premièrement discutées. Dans un deuxième temps, les observations permettant de comprendre *quand* les informations sensorielles relatives à l'orientation spatiale de la main sont utilisées lors de la réalisation des mouvements sont présentées. Troisièmement, le contrôle de l'orientation spatiale de la main en tant que composante de l'organisation du contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main est présenté. Finalement, des avenues de recherches futures sont envisagées.

1. Implication de la vision et de la proprioception

Question: *Quelles informations sensorielles sont impliquées dans la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main?*

La vision et la proprioception peuvent être utilisées pour percevoir et pour guider le mouvement. L'objectif de ce projet de recherche était d'évaluer la contribution de la vision et de la proprioception pour la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte manuelle. Le contrôle de l'orientation spatiale de la main à la fin du mouvement d'atteinte (tâche motrice, orientation et transport simultanés de la main; *letter-posting task 1*) a été comparé avec la capacité à estimer l'orientation de la main au bout du bras en extension (tâche perceptive; *orientation-matching task*), dans des conditions avec vision complète, avec vision de la cible seulement, et sans vision. Les

performances voyants en santé ont permis d'évaluer la contribution respective de la vision et de la proprioception, alors que les performances de sujets aveugles ont permis d'évaluer le rôle de l'expérience visuelle et de la proprioception pour la perception et le développement des mécanismes de contrôle de l'orientation spatiale de la main.

De manière générale, la disponibilité des informations visuelles a fortement influencé la taille et les patrons des erreurs d'orientation dans les tâches de perception et de contrôle de l'orientation spatiale de la main chez les sujets voyants. Une augmentation des erreurs d'orientation a été observée avec le retrait de la vision: les erreurs d'orientation de la main ont augmenté de la condition avec vision complète, à la condition avec vision de la cible seulement, à la condition sans vision (ni de la main, ni de la cible).

Dans la condition sensorielle avec vision complète, les erreurs constante, absolue et variable d'orientation spatiale de la main étaient petites pour les tâches perceptives et les tâches motrices, et plus petites que dans les conditions avec vision de la cible seulement, et sans vision. Ces observations sont en accord avec plusieurs études sur le contrôle de la position spatiale de la main, ayant montré un meilleur encodage et un meilleur contrôle de la position de la main lorsque la vision complète est disponible, comparativement à lorsque seule l'information proprioceptive est disponible (Adamovich et al. 1998; Berkinblit et al. 1995; Ma-Wyatt & McKee 2007 ; Smeets et al. 2006). Ces données sont également en accord avec les études suggérant un rôle dominant de la vision pour la perception de la position spatiale de la main lorsque la vision et la proprioception sont toutes deux disponibles (Carrozzo et al. 1999; Ernst & Banks 2002; Flanagan & Rao 1995; Knill & Pouget 2004; Kording & Wolpert 2006; Rossetti et al. 1995; Smeets et al. 2006; van Beers et al. 1996, 1998, 1999, 2002; Wolpert et al. 1994).

Dans les tâches réalisées avec vision de la cible seulement, l'orientation de la cible était définie exclusivement par la vision, et l'orientation de la main définie exclusivement par la proprioception. Dans cette condition où l'intégration des informations visuelle et proprioceptive était requise, une performance intermédiaire a été observée: les erreurs

constante, absolue et variable étaient plus importantes que dans la condition de vision complète, mais plus petites que dans la condition sans vision.

L'augmentation des erreurs d'orientation de la main dans la condition avec vision de la cible seulement, comparativement à la condition de vision complète, peut refléter une moins bonne estimation de l'orientation de la main sur la base unique des informations proprioceptives, ou encore des ajustements correctifs de l'orientation spatiale de la main moins efficaces lorsque le feedback visuel de la main n'est pas disponible. Cette observation est en accord avec les études suggérant que la vision domine la proprioception lors de la représentation de la position spatiale de la main (Flanagan & Rao 1995; Wolpert et al. 1994).

La diminution des erreurs d'orientation de la main dans la condition de vision de la cible seulement, comparée à la condition sans vision, peut aussi s'expliquer par différentes hypothèses alternatives. Par exemple, les informations visuelles pourraient permettre une estimation plus précise de l'orientation de la cible que les informations proprioceptives. Il est également possible que l'utilisation du feedback visuel de la cible mémorisée, pour la correction de l'orientation de la main durant le mouvement, puisse permettre une meilleure précision finale de l'orientation spatiale de la main. Bien que des résultats opposés aient été observés dans la littérature portant sur l'étude de la position spatiale de la main, la présente étude semble suggérer que l'intégration visuo-proprioceptive soit plus efficace pour corriger l'orientation de la main, relativement à une condition purement proprioceptive. Différentes données ont cependant montré le patron inverse lors du contrôle de la position spatiale de la main (Soechting & Flanders 1989a). Lorsque la cible est exclusivement définie par la vision, et la main exclusivement par la proprioception, une transformation sensorimotrice additionnelle (intégration intermodale visuo-proprioceptive) peut introduire une source importante d'erreur (Berkinblit et al. 1995; Darling & Miller 1993; Soechting & Flanders 1989b). Dans cette perspective, il est prédit que dans une condition sans vision (intégration sensorielle uni-modale proprioceptive), les sujets peuvent être plus précis que dans une condition de vision de la cible seulement, ce qui n'est toutefois pas observé dans la présente étude.

Par ailleurs, comme la vision de la cible n'était pas permise pendant le mouvement dans la tâche motrice avec vision de la cible seulement, ces données suggèrent également que les mécanismes de correction de l'orientation de la main ne dépendent pas de la vision simultanée de la cible et de la main. Il semble plutôt que la vision de la cible avant l'initiation du mouvement puisse être suffisante pour permettre des corrections en temps réel de l'orientation de la main.

Ensemble, ces résultats suggèrent que la vision de la cible avant le mouvement et la vision de la main sont toutes deux impliquées dans le contrôle de l'orientation de la main. Ces observations sont alors en accord avec les études portant sur le contrôle de la position spatiale de la main qui suggèrent un rôle important de la vision de la main et de la cible pour l'ajustement en temps réel de la position de la main pendant le mouvement (Connolly & Goodale 1999; Ma-Wyatt & McKee 2007; Messier & Kalaska 1999; Sarlegna et al. 2003, 2004; Saunders & Knill 2003-2005; Sheth & Shimojo 2002).

Les résultats observés dans les conditions sensorielles visuo-proprioceptive (vision de la cible seulement) et proprioceptive (sans vision) suggèrent également que la proprioception joue un rôle critique dans la correction des erreurs d'orientation de la main pendant le mouvement. Dans ces conditions sensorielles, les erreurs constante et absolue étaient systématiquement plus petites dans les tâches motrices que dans les tâches perceptives, plus particulièrement lorsque l'orientation ciblée nécessitait une plus grande rotation du poignet. Cette différence reflète l'implication de la proprioception pour le contrôle en temps réel de l'orientation de la main pendant le mouvement. Les performances observées chez les sujets aveugles étaient comparables à celles observées chez les sujets voyants testés dans les conditions sans vision, suggérant que l'expérience visuelle n'est pas nécessaire pour le développement des mécanismes de correction en temps réel des mouvements basés sur les informations proprioceptives. L'implication de la proprioception pour le contrôle de l'orientation de la main est en accord avec les études qui suggèrent que la proprioception peut être aussi importante, voir même plus importante que la vision pour l'estimation de la position de la main dans l'espace (Snijders et al. 2007; van Beers et al. 2002).

Résumé

De meilleures performances perceptives et motrices ont été observées lorsque la vision de la cible et de la main était disponible. L'augmentation des erreurs d'orientation de la main avec le retrait des informations visuelles est en faveur d'un rôle important de la vision de la cible et de la main pour la perception et le contrôle de l'orientation de la main. En absence de vision de la main, la diminution significative des erreurs d'orientation de la main dans une tâche de mouvement d'atteinte et d'orientation simultanées, comparativement à une tâche de perception de l'orientation spatiale de la main, suggère que les informations proprioceptives jouent également un rôle important dans le contrôle en temps réel de l'orientation spatiale de la main.

2. Contrôle en temps réel

Question: **Quand les informations sensorielles sont-elles utilisées pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main?**

Dans une première série d'expériences, la capacité à orienter la main pendant le mouvement d'atteinte a été évaluée. Lorsque la vision de la main n'était pas disponible, les erreurs constante et absolue étaient significativement plus petites à la fin du mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées, que dans la tâche de perception. Cette différence a suggéré l'engagement de mécanismes de correction en temps réel de l'orientation spatiale de la main pendant les mouvements d'atteinte.

Afin de tester cette hypothèse, les sujets devaient d'abord aligner la main avec l'orientation de la cible (bras en semi-flexion près du corps) et ensuite réaliser le mouvement d'atteinte (mouvement d'extension du bras vers la cible), sans modifier

l'orientation initiale de la main pendant l'atteinte manuelle (*letter-posting task 2*). L'orientation initiale de la main avant le mouvement d'atteinte, et l'orientation finale de la main après le mouvement d'atteinte ont été comparées dans des conditions avec vision complète, avec vision de la cible seulement, et sans vision (proprioceptive). Malgré la consigne de ne pas changer l'orientation de la main pendant l'atteinte manuelle, une diminution des erreurs a été observée suite au mouvement, dans toutes les conditions sensorielles testées. De plus, la diminution des erreurs a été observée aussi bien chez les sujets voyants que chez les sujets aveugles (condition proprioceptive).

Chez les sujets voyants, les erreurs constante, absolue et variable étaient plus petites à la fin qu'au début du mouvement d'atteinte, dans les trois conditions sensorielles étudiées. Ces observations ont suggéré l'utilisation des informations sensorielles pendant le mouvement et l'engagement d'un mécanisme de correction interne pour l'ajustement en temps réel de l'orientation de la main pendant l'atteinte manuelle. La contribution de copies efférentes des commandes motrices pourrait, au moins en partie, expliquer ces ajustements en temps réel de l'orientation de la main. Toutefois, si ces corrections en temps réel étaient effectuées sur la base exclusive de ces copies efférentes, alors les performances devraient être identiques dans les toutes conditions sensorielles testées. À l'opposé, la présence ou l'absence de vision a fortement influencé les erreurs : une augmentation des erreurs étant observée avec le retrait de la vision de la main et de la cible. L'influence de la disponibilité des informations visuelles sur la précision de l'orientation finale de la main est alors en faveur du rôle des informations sensorielles pour le contrôle en temps réel des mouvements.

Chez les sujets aveugles, les erreurs constante et absolue étaient aussi plus petites à la fin qu'au début des mouvements d'atteinte manuelle (condition proprioceptive). Ces observations ont également suggéré l'utilisation des informations proprioceptives pour l'ajustement en temps réel de l'orientation de la main pendant l'atteinte manuelle, et ont montré que le développement des mécanismes de corrections en temps est indépendant de l'expérience visuelle.

Les erreurs finales étaient comparables pour les deux groupes de sujets, voyants et aveugles (condition proprioceptive). Ce résultat indique qu'en absence de vision, les sujets voyants peuvent réaliser la tâche aussi bien que les sujets aveugles qui utilisent les informations sensorielles proprioceptives pour guider leurs mouvements dans la vie quotidienne. Cette observation suggère également que les sujets voyants utilisent l'information proprioceptive de manière aussi efficace que les sujets aveugles pour le contrôle en temps réel de l'orientation de la main, et que leur performance ne dépend pas principalement du feedback visuel pendant le mouvement.

Bien que la taille des erreurs finales était comparable pour les deux groupes de sujets, la taille des erreurs initiales chez les sujets aveugles était généralement plus grande que celle des erreurs observées chez les sujets voyants. Ce résultat a suggéré que malgré qu'ils ne soient pas meilleurs pour évaluer l'orientation initiale de leur main, les sujets aveugles peuvent utiliser l'information proprioceptive de manière efficace pour corriger les erreurs initiales d'orientation spatiale de la main pendant l'exécution du mouvement d'atteinte. Cette observation suggère l'implication de boucles de feedback proprioceptif pour le contrôle en temps réel de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement. Ces résultats ne permettent toutefois pas de dissocier entièrement entre l'implication des informations proprioceptives et des copies efférentes pour le contrôle en temps réel du mouvement. Ils ne permettent également pas de déterminer si les sujets aveugles utilisent plus efficacement les copies efférentes que les sujets voyants pour contrôler leurs mouvements.

Seulement quelques études récentes ont suggéré le contrôle en temps réel de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte et de saisie vers de cibles visuelles (Fan et al. 2006; Glover 2004; Glover & Dixon 2001a-c; Tunik et al. 2005). Dans ces études, toutefois, l'orientation de la cible changeait pendant le mouvement (saut de cible; cf. Fan et al. 2006; Tunik et al. 2005), ou l'orientation de la cible était sujette à une illusion d'optique (cf. Glover 2004; Glover & Dixon 2001a-c). Les présentes observations sont en accord avec les résultats de ces études et suggèrent que l'orientation de la main est également contrôlée en temps réel pendant les mouvements d'atteinte vers des cibles

stationnaires non sujettes aux illusions d'optique (Fan et al. 2006; Glover 2004; Glover & Dixon 2001a-c; Tunik et al. 2005).

La réduction des erreurs d'orientation suite au mouvement d'atteinte semble dépendre des mécanismes de correction en temps réel, lesquels peuvent compenser pour des erreurs de différente nature. En plus de corriger les erreurs dans l'estimation initiale de l'orientation de la main avant le mouvement d'atteinte, ces mécanismes peuvent aussi être impliqués dans la correction des erreurs provenant d'imprécisions dans les commandes motrices, et/ou de perturbations passives de l'orientation de la main pendant l'exécution du mouvement d'atteinte. Il a été montré que les mouvements étaient sujets à de telles erreurs d'exécution, lors d'une tâche d'atteinte sans cible explicite (*letter-posting task 3*), où la capacité à maintenir l'orientation initiale de la main constante pendant le mouvement d'atteinte était évaluée, dans des conditions de vision complète et sans vision. Malgré la consigne de ne pas modifier l'orientation de la main pendant le mouvement, l'orientation finale de la main s'éloignait de l'orientation initiale dans les deux conditions sensorielles, reflétant le bruit aléatoire introduit pendant le mouvement d'atteinte. En comparaison, bien que le même bruit aléatoire soit présent pendant les mêmes mouvements réalisés vers une cible explicite (*letter-posting task 2*), l'orientation finale était modifiée de façon à se rapprocher de l'orientation de la cible, malgré la consigne de ne pas modifier l'orientation de la main pendant l'atteinte. La taille réelle des corrections peut alors être estimée par la différence entre l'augmentation de la dispersion de l'orientation de la main dans la tâche sans cible explicite (*letter-posting task 3*), et la diminution de la divergence (convergence sur la cible) observée dans la tâche avec une cible explicite (*letter-posting task 2*). Par ailleurs, ces observations suggèrent que lors du mouvement vers une cible explicite, la diminution des erreurs à la fin de l'atteinte n'est pas uniquement causée par des conséquences de biomécaniques passives du mouvement d'atteinte, mais reflète l'action des mécanismes de corrections en temps réel.

Les résultats des mouvements réalisés en absence de cible explicite suggèrent aussi que le mouvement comme tel n'est pas suffisant pour recruter le mécanisme de correction en temps réel. La nature et le but du mouvement semblent importants (Bridgeman et al.

2000; van Doorn et al. 2005). Dans les tâches d'orientation et d'atteinte simultanées (*letter-posting task 1*), et d'orientation suivie d'une atteinte manuelle (*letter-posting task 2*), les actions étaient transitives: les mouvements d'atteinte étaient dirigés vers une cible explicite, une fente avec une orientation définie, et le but du mouvement était d'insérer une poignée rectangulaire dans la fente. Toutefois, dans la tâche sans cible explicite (*letter-posting task 3*), les actions étaient intransitives, car il n'y avait pas de cible sur lesquels pouvaient agir les sujets, malgré que le but du mouvement soit de maintenir l'orientation de départ de la main constante. En ce sens, l'orientation initiale de la main avant le mouvement d'atteinte dans la tâche d'orientation vers une cible explicite (*letter-posting task 2*) était également une action intransitive, car bien qu'elle était guidée par l'orientation de la cible, elle était réalisée avant que le but du mouvement soit d'interagir physiquement avec la cible. Ces observations suggèrent alors que les mécanismes de correction en temps réel sont préférentiellement actifs lorsque la cible du mouvement est physiquement présente, et qu'ils sont relativement inactifs en absence de cible concrète pour l'action.

Les mécanismes de correction semblent automatiques. Lors des mêmes mouvements réalisés avec et sans cible explicite (*letter-posting tasks 2 & 3*), la même consigne de ne pas corriger l'orientation spatiale de la main à la fin du mouvement a été donnée aux sujets. Dans la tâche avec cible (*letter-posting task 2*), les erreurs d'orientation de la main ont diminué suite au mouvement d'atteinte malgré que les sujets aient probablement perçu que leur main était déjà dans l'orientation désirée avant de débiter le mouvement d'atteinte, et qu'ils avaient reçu la consigne de ne pas modifier l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte. La comparaison avec tâche sans cible explicite (*letter-posting task 3*) a montré que la correction automatique des erreurs d'orientation était dépendante de la présence physique de la cible lors des mouvements d'atteinte avec une orientation définie de la main.

L'analyse des cinématiques de rotation et de trajectoire de la main n'a pas permis d'identifier un moment distinctif où surviennent les corrections. Il n'a pas été possible d'identifier une différence cinématique ou un point de repère quelconque. Il semble plutôt que les corrections surviennent de façon graduelle et continue, sans transition abrupte.

Par ailleurs, la proprioception n'était pas l'unique source d'information pouvant guider l'orientation de la main pendant les mouvements réalisés sans vision de la main. Une copie efférente de la commande motrice a aussi pu contribuer à la correction des erreurs lors des mouvements d'atteinte. Toutefois, la comparaison des performances passive et active dans la tâche de perception (*orientation-matching task*) a montré que le mouvement actif d'orientation de la main, impliquant une commande motrice, présentait des patrons d'erreurs similaires à ceux observés dans la tâche de perception passive plutôt qu'à ceux observés dans la tâche motrice (*letter-posting task 1*). Cette observation a suggéré que la copie efférente de la rotation active de la main dans une tâche intransitive n'est pas suffisante pour expliquer la réduction des erreurs d'orientation dans la tâche motrice. De plus, la différence entre les patrons d'erreurs observés dans les tâches d'atteinte avec et sans cible (*letter-posting tasks 2 & 3*), générant toutes deux des copies efférentes similaires, a suggéré que l'atteinte manuelle n'est pas en soit suffisante pour expliquer les différences entre les tâches de perception et d'action. Bien qu'une copie efférente prise en isolation ne semble pas suffisante, une copie efférente du mouvement d'atteinte pendant les actions transitives dirigées vers une cible peut être essentielle à la correction de l'orientation de la main pendant le mouvement. Ainsi, les présentes données ne permettent pas de dissocier l'influence des telles copies efférentes et les informations proprioceptives pour le contrôle en temps réel de l'orientation de la main pendant le mouvement d'atteinte.

Résumé

Malgré la consigne de ne pas changer l'orientation de la main, la diminution des erreurs pendant les mouvements de nature transitive suggère l'implication de la vision et de la proprioception dans le contrôle en temps réel de l'orientation de la main. Par ailleurs, il a été montré que le développement d'un mécanisme de correction automatique est indépendant de la vision et de l'expérience visuelle. À notre connaissance, cette étude est la première à démontrer la contribution de la proprioception pour le contrôle en temps réel des mouvements volontaires du bras et de la main chez les sujets voyants et aveugles.

3. Orientation spatiale de la main

Question: *Que nous apprennent ces nouvelles données sur la perception et le contrôle de l'orientation spatiale de la main?*

Les tâches perceptives et motrices ont montré la même tendance générale avec des erreurs plus grandes lorsque la tâche dépendait de plus en plus de la proprioception. Les similarités observées pour une condition sensorielle donnée suggèrent alors un partage de l'information sensorielle à un certain niveau dans le traitement de l'information pour les tâches de perception et de mouvement. L'augmentation des erreurs d'orientation en fonction du retrait des informations visuelles, dans toutes les tâches perceptives et motrices testées, suggère l'implication de processus communs pour la perception et l'action.

Par ailleurs, la présente étude suggère une distinction entre les mécanismes de perception et de contrôle de l'orientation spatiale de la main. Différentes études d'illusions d'optique (Bridgeman et al. 1981, 2000; Dyde & Milner 2002; Glover & Dixon 2001a-c; Goodale 2001; Goodale et al. 2005; Haffenden & Goodale 1998), et de patients présentant des lésions de la voie dorsale ou de la voie ventrale du traitement de l'information visuelle (Goodale et al. 1991, 2005; Milner & Goodale 1995) ont rapporté que les patrons d'erreurs de tâches perceptives ne déterminaient pas toujours les performances dans des tâches sensorimotrices correspondantes (Goodale & Milner 1992; Milner & Goodale 1995). Ceci implique que le traitement des informations sensorielles pour la perception et le contrôle des mouvements peut avoir lieu en parallèle, et que le traitement des informations sensorielles est sujet à différents types d'erreur lors de la perception et du mouvement (Goodale & Milner 1992; Milner & Goodale 1995).

Un premier élément en faveur d'une dichotomie perception/action, est l'observation d'un effet oblique dans la tâche de perception avec vision complète, qui n'est pas observé dans la tâche de mouvements d'orientation et d'atteinte simultanées avec vision complète (van Doorn et al. 2005). L'effet oblique suggère que l'estimation de l'orientation est

significativement meilleure pour les orientations verticales (90°) et horizontales (180°) que pour les angles obliques (Appelle 1971; Cuijpers et al. 2000; Hermens & Gilen 2003; Hermens et al. 2006; Kappers 1999, 2002-2004; Kappers & Koenderink 1999; van Doorn et al. 2005). Toutefois, il est aussi possible que les petites erreurs à chacune des orientations de la cible représentent le seuil minimal de précision lors de mouvements d'atteinte, lequel masquerait un effet oblique également petit dans une condition de mouvement avec vision complète.

Un deuxième élément en faveur d'une dichotomie perception/action est observé dans les conditions sans vision de la main, chez les sujets voyants et aveugles. Alors qu'une augmentation de l'erreur d'orientation de la main en fonction de l'angle de la cible a été observée dans les tâches de perception passive et active, cette augmentation n'a pas été observée lors des mouvements d'orientation et d'atteinte simultanées réalisés dans les mêmes conditions sensorielles, et des erreurs plus petites ont généralement été observées lors des mouvements. Ces observations sont en faveur d'une dichotomie perception/action pour le traitement des informations proprioceptives (Dijkerman & de Haan 2007; Fiehler et al. 2008). Cette notion est nouvelle dans un contexte où la majorité des études dans ce domaine ont plutôt évalué le traitement des informations visuelles pour l'action et la perception (Goodale 2001; Goodale & Milner 1992; Goodale & Westwood 2004; Goodale et al. 2005; Milner & Goodale 2008; Rice et al. 2007; Shmuelof & Zohary 2005; Valyear et al. 2006).

Bien qu'ensemble ces données soient en faveur d'une dichotomie perception/action, elles semblent également supporter le modèle de planification/contrôle (Glover 2004) dans lequel la planification initiale du mouvement utilise les représentations relatives à la perception. Dans ce modèle, les erreurs de planification dépendantes de la perception sont corrigées par des mécanismes de contrôle en temps réel pendant l'exécution du mouvement (Glover 2004; Glover & Dixon 2001a-c). Toutefois, la présente recherche ne permet pas de distinguer entre ces deux hypothèses, qui ne sont cependant pas mutuellement exclusives.

Les profils de vitesse du transport et de la rotation de la main lors des mouvements d'orientation et d'atteinte simultanées suggèrent que l'orientation de la main est planifiée avant l'exécution des mouvements. La planification de l'orientation de la main est supportée par le fait que la rotation de la main débutait à l'initiation du mouvement de transport de la main vers la cible, que les sommets de vitesse de rotation augmentaient avec le degré de rotation requis pour aligner la main avec la cible, et que la durée totale du mouvement ne variait pas significativement pour les différentes orientations finales de la cible. De plus, dès le début du mouvement, la vitesse initiale de rotation de la main (pente de la courbe de vitesse) augmentait en fonction du degré de rotation nécessaire pour aligner la main et la cible. Ces résultats sont en accord avec les observations de Fan et ses collègues (2006). Dans une tâche similaire à la tâche d'orientation et d'atteinte simultanées avec une vision complète, Fan et ses collègues (2006) ont demandé à des sujets d'atteindre et de saisir des objets placés dans six orientations différentes (30 - 150 °), à deux positions spatiales différentes. Leurs résultats ont suggéré que l'orientation de la main est spécifiée tôt dans la planification des mouvements d'atteinte et de saisie (Fan et al. 2006). Les observations de la présente recherche, dans les conditions avec vision de la cible seulement et sans vision, élargissent cette avenue à l'implication des informations proprioceptives.

Finalement, la présente étude suggère une interdépendance entre l'orientation spatiale de la main et l'atteinte manuelle lors des mouvements d'orientation et d'atteinte simultanées. Les sommets de vitesse de rotation et de transport de la main vers la cible ont tous deux augmenté avec le degré de rotation nécessaire pour aligner la main avec la cible, chez les sujets voyants (avec et sans vision) et aveugles. Cette observation est en accord avec un couplage fonctionnel entre l'orientation de la main et l'atteinte pendant les mouvements d'atteinte et de saisie (Connolly & Goodale 1999; Desmurget et al. 1996, 1998; Gentilucci et al. 1991; Marotta et al. 2003; Marteniuk et al. 1987; Paulignan et al. 1990, 1991a,b; Soechting & Flanders 1993; Torres & Zipser 2002,2004), et suggère qu'un mécanisme commun coordonne chacune des composantes des mouvements volontaires du bras et de la main (Jeannerod 1999). L'interdépendance observée entre l'orientation de la main et l'atteinte manuelle chez les sujets aveugles supporte le couplage temporel entre le

transport de la main et l'ouverture de pince observé chez les sujets aveugles lors des mouvements de saisie (Castiello et al. 1993). Par ailleurs, la coordination des vitesses de transport et de rotation de la main chez les sujets voyants et aveugles suggère que la coordination des différentes composantes du mouvement volontaire du bras et de la main ne dépend pas de l'expérience visuelle.

Résumé

Les différences observées entre les performances perceptives et motrices supportent une dichotomie perception/action pour le traitement des informations proprioceptives. Les caractéristiques cinématiques des mouvements suggèrent également que l'orientation proprioceptive de la main est spécifiée tôt dans la planification des mouvements d'atteinte. De plus, les résultats obtenus suggèrent un couplage fonctionnel entre l'orientation spatiale de la main et l'atteinte manuelle lors des mouvements volontaires du bras et de la main, lequel couplage est indépendant de la vision et de l'expérience visuelle.

4. Perspectives

« (...) tirer le meilleur de soi-même (...) développer ses mains, son cerveau et son âme. »

Gandhi

Question: **Quelle structure corticale est impliquée dans le contrôle de l'orientation spatiale de la main?**

La présente recherche a mis en lumière des mécanismes comportementaux pour le contrôle de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte. Un projet de recherche subséquent est d'identifier et de localiser les structures corticales impliquées dans ces mécanismes de correction de l'orientation de la main.

Le concept de localisation cérébrale a été anticipé par Gall et Spurzheim (1808), pères de la phrénologie, avant d'être appuyé par les effets de lésions cérébrales chez l'humain, observées par Broca (1862) et Wenicke (1874), et les effets de stimulations électriques focales du cortex chez l'animal, réalisées par Fritsch et Hitzig (1870). Différents modèles de localisation cérébrale ont vu le jour dans la deuxième moitié du XIXe siècle, suggérés notamment par Goltz, Ferrier, Munk ou Luciani. Fondement pionnier des neurosciences modernes, le principe de la localisation cérébrale propose que les différentes aires du cerveau, plus spécifiquement du cortex cérébral, sont impliquées dans différentes fonctions.

Dès le début du XXe siècle, le mouvement, la vision et la sensation du corps étaient reliés à des régions spécifiques du cortex cérébral. Malgré les progrès dans la localisation des fonctions corticales, les fonctions de grandes régions du cerveau à l'extérieur du cortex moteur et des cortex sensoriels primaires (visuel et somatosensoriel), dont la majorité du cortex pariétal postérieur (CPP), restent moins bien comprises. L'étude du CPP est d'ailleurs un sujet de recherche toujours très actuel (Andersen & Buneo 2003; Behrmann et

al. 2004; Blangero et al. 2007; Buneo & Andersen 2006; Dijkerman & de Haan 2007; Ellison & Cowey 2006, 2007; Gardner et al. 2007a,b; Kalaska et al. 2003; Tunik et al. 2007).

Le CPP a depuis longtemps été considéré comme un relais entre la perception et l'action (Mountcastle et al. 1975). Lors de la réalisation de mouvements volontaires du bras et de la main, le cerveau intègre les informations visuelles et proprioceptives, déduit les positions futures de la cible si celle-ci est en mouvement, transforme les coordonnées visuelles en coordonnées motrices, émet des commandes motrices et corrige la trajectoire du mouvement pendant son exécution. Des transformations neuronales complexes sont alors réalisées afin de relier les afférences visuelles et proprioceptives, avec les commandes motrices appropriées (Kalaska & Crammond 1992a,b). Le CPP, relié aux aires sensorielles qui encodent l'information spatiale (Anderson et al. 1990a,b, 1997; Goodale & Milner 1992; Kalaska 1988, 1996) et aux aires corticales motrices, se situe dans une position idéale pour réaliser de telles transformations neuronales (Rizzolatti et al. 1997).

Le CPP est considéré comme une aire tertiaire, impliquée dans l'intégration des informations provenant des différentes modalités sensorielles telles la vision, la proprioception, le toucher et l'audition (Anderson et al. 1990a,b, 1997; Kalaska 1988; 1996). Les neurones du CPP projettent aux aires motrice, prémotrice et visuomotrice du lobe frontal, ainsi qu'au cortex préfrontal dorsolatéral impliqué dans la mémoire de travail. Ce patron de connectivité suggère que le CPP est impliqué dans l'intégration sensorimotrice et cognitive. Plusieurs études psychophysiques et neurophysiologiques ont étudié si l'activité neuronale observée dans le CPP reflétait d'avantage les réponses sensorielles, l'attention spatiale, les intentions motrices ou les commandes motrices (Andersen 1995; Andersen et al. 1990a,b, 1997; Battaglia-Mayer et al. 2003; Cavada & Goldman-Rakic 1989; Colby et al. 1995; Corbetta et al. 2000; Logothetis 1998; Mountcastle et al. 1975; Morecraft et al. 1993; Murata et al. 1996; Sakata et al. 1980, 1983, 1985; Snyder et al. 1997; Steinmetz et al. 1994). Bien qu'une majorité de données supportent l'implication du CPP dans le contrôle des mouvements d'atteinte sous contrôle visuel (Buneo & Andersen 2006; Clower et al. 1996; Desmurget et al. 1999; Johnson et al.

1996; Kertzman et al. 1997; Sakata et al. 1995), le rôle spécifique du CPP dans les mouvements volontaire du bras et de la main n'est pas encore clairement défini.

Un problème fondamental lors de l'étude des fonctions du CPP réside dans la difficulté à dissocier les influences sensorielles des influences motrices dans les tâches d'atteinte manuelle, parce que le stimulus de la cible ou du mouvement du bras est confondu avec le fait même de bouger (Eskandar et al. 1999). D'un côté, le rôle du CPP peut être interprété principalement en terme de fonctions sensorielles: représentation neuronale de la posture, du mouvement du corps et de l'environnement visuel dans différents systèmes de coordonnées (Blatt et al. 1990; Colby & Duhamel 1991). D'un autre côté, le rôle du CPP peut être interprété en terme de fonctions principalement motrices: sélection de réponse, génération des commandes pour les mouvements des yeux et des bras, ou préparation de la formation de la géométrie de la main en vue de la préhension d'un objet ciblé (Bracewell et al. 1996; Johnson et al. 1996). La complexité du débat est aussi accrue par les effets de certains facteurs cognitifs sur l'activité neuronale du CPP, plus particulièrement les effets relatifs à l'attention (Behrmann et al. 2004; Corbetta et al. 2000; Serences et al. 2004; Shomstein & Behrmann 2006; Thiel et al. 2004; Wilson et al. 2005), de même que par les propriétés hétérogènes des réponses des différentes populations de neurones qui composent le CPP (Colby & Duhamel 1991; Colby et al. 1995).

Les résultats de différentes études de neuroanatomie, d'électrophysiologie, de lésions et d'imagerie fonctionnelle suggèrent que le CPP contient différentes régions importantes pour différents aspects du contrôle des mouvements de la main sous guidage visuel, mais que certaines régions ne semblent pas directement impliquées. Les multiples hypothèses, modèles et tâches expérimentales entourant l'étude du CPP reflètent la complexité du rôle de cette aire corticale. La disparité entre les conclusions de certaines recherches peut s'expliquer par la nature des tâches utilisées (Steinmetz & Constantinidis 1995), et il apparaît nécessaire de réaliser un grand nombre de tâches afin que les spécificités inhérentes à une tâche ne masquent pas les propriétés plus générales des neurones (Colby et al. 1995; Snyder et al. 1997). La variété des cellules et des interconnexions que comporte le CPP semble expliquer, en partie, la diversité des fonctions

observées. Dans cette optique, le rôle du CPP serait d'intégrer un nombre de fonctions variées afin de percevoir et d'agir de façon cohérente et efficace avec l'environnement.

Des données récentes proposent qu'en plus d'être impliqué dans la planification motrice préalable au déclenchement du mouvement, le CPP joue un rôle important dans la correction des erreurs motrices pendant le mouvement (Buneo & Andersen 2006). D'abord, des études de patients pariétolésés ont suggéré que les mouvements volontaires du bras et de la main peuvent être ajustés en temps réel par des mécanismes de feedback agissant via le CPP (Blangero et al. 2008; Glover 2003; Gréa et al. 2002; Pisella et al. 2000). Des études de stimulation magnétique transcrânienne (TMS: technique permettant d'interférer de façon transitoire avec les fonctions d'une région focale du cortex chez l'humain, consistant à appliquer un champ magnétique sur le crâne lequel induit un champ électrique interférant avec l'activité des neurones situés dans le champ magnétique) sont arrivées aux mêmes conclusions (Desmurget et al. 1999; Iacoboni 1999; Rice et al. 2006, 2007; Tunik et al. 2005). Ces études ont montré que le CPP est impliqué de façon critique dans la correction des erreurs causées par une perturbation de la position ou de l'orientation de la cible ayant lieu pendant le mouvement (Desmurget et al. 1999; Gréa et al. 2002; Pisella et al. 2000; Rice et al. 2006, 2007; Tunik et al. 2005). Ainsi, les corrections observées ont lieu après les processus précoces de planification, ou semblent indépendantes de ces processus précoces. Il a été proposé que le CPP, en construisant des représentations internes instantanées de la position de la main, calcule les erreurs motrices dynamiques utilisées par les centres moteurs pour corriger la trajectoire des mouvements en temps réel (Desmurget et al. 1999). Ces observations sont supportées par les résultats d'études d'électrophysiologie qui indiquent que les neurones du CPP (aire 5) sont impliqués dans la perception proprioceptive et contiennent une représentation neuronale de la posture et du mouvement du bras qui permet de suivre la position du bras et de la main et donc de donner le feedback proprioceptif nécessaire lors des mouvements d'atteinte (Kalaska 1988; Kalaska et al. 1983, 1990).

Chez l'humain, en plus des études de lésions et de TMS, les techniques de neuroimagerie fonctionnelle peuvent permettre une meilleure définition du réseau cortical qui contrôle les mouvements sous guidage visuel (Beurze et al. 2007; Bonda et al. 1996;

Clower et al. 1996; Faillenot et al. 1997; Grafton et al. 1992, 1996a,b; Grol et al. 2007; Iacoboni 1999; Kertzman et al. 1997). Par exemple, il a été démontré que l'activité cérébrale dans le CPP controlatéral à la main utilisée augmente lors de la réalisation d'un mouvement de poursuite manuelle (Grafton et al. 1992). Il a aussi été montré que les deux lobules du CPP, le lobule pariétal supérieur (LPS) et lobule pariétal inférieur (LPI), sont impliqués de lors du mouvement: malgré que le LPS présente principalement une activation lors des mouvements de la main controlatérale, et que le lobule pariétal inférieur (LPI) présente cet effet pour la main gauche seulement, aucune ségrégation de régions exclusivement associée à l'une ou l'autres des mains, ni à l'un ou l'autre des hémisphères visuels n'est observée (Bonda et al. 1996; Kertzman et al. 1997). Par contre, il a été observé qu'une région commune du CPP était activée lors de mouvement dirigé vers un objet, de même que lors de la simple reconnaissance visuelle de cet objet, suggérant que le CPP effectue une certaine analyse spatiale des objets sans considération pour le but de la tâche effectuée (Faillenot et al. 1997).

Les sous-divisions structurales et fonctionnelles du CPP humain sont encore controversées. Bien que beaucoup de progrès ait été accompli pour délimiter les distinctions anatomiques dans le CPP et leurs corrélations fonctionnelles chez le singe (revues Anderson & Buneo 2003; Colby 1998; Geyer et al. 2005; Kalaska et al. 2003; Sakata 2003), beaucoup moins est connu au sujet du CPP humain (Konen & Kastner 2008; Mascaluso & Driver 2003; Scheperjans et al. 2005a,b; Stephan et al. 2003; Zilles et al. 2003) qu'au sujet du cortex homologue chez le singe. L'emphase récente sur les délimitations des différentes régions du CPP est particulièrement importante étant donné que la superficie du CPP est environ 20 fois plus grande chez l'humain que chez le macaque. Toutefois, beaucoup d'études, de questions en suspens et de points de divergence restent à réconcilier. L'imagerie cérébrale est une méthode qui aidera à résoudre certains débats entourant les aspects structuraux et fonctionnels de CPP chez l'humain (Grosbras & Berthoz 2003; Salamon et al. 2003; Seitz & Binkofski 2003).

Une avenue future dans l'étude du contrôle de l'orientation spatiale de la main est de coupler les techniques de neuroimagerie fonctionnelle et de TMS du CPP. D'abord, la TMS est une des techniques les plus récentes et prometteuses dans l'étude des fonctions du

CPP (Rushworth & Taylor 2006). Ensuite, l'imagerie fonctionnelle permet d'identifier les régions spécifiques du CPP potentiellement impliquées dans la perception et le contrôle de l'orientation de la main. L'inhibition transitoire des régions spécifiques du CPP activées lors d'une étude de neuroimagerie fonctionnelle, et les erreurs de performance engendrées par la TMS, permettent alors d'inférer de façon plus précise le rôle spécifique de ces régions dans la perception et le contrôle de la main. Il existe cependant certaines limitations à prendre en considération lors des études de neuroimagerie. L'espace dans le scanner est limité et il est difficile de réaliser des mouvements d'atteinte naturels tridimensionnels. De plus, le fait de bouger dans le scanner peut introduire des artefacts lors de l'acquisition des données. Les tâches de mouvements doivent alors être adaptées afin de limiter les artefacts de mouvement. De fait, malgré ces contraintes, différentes études de neuroimagerie fonctionnelle ont étudié les aires corticales impliquées dans la réalisation des mouvements d'atteinte et de saisie (Binkofski et al. 1998; Culham et al. 2003; Grol et al. 2007; Johnson-Frey et al. 2005; Toni et al. 2001). Il serait alors envisageable d'adapter les tâches de perception et de mouvement de l'orientation de la main réalisées dans la présente étude afin de pouvoir les effectuer dans un scanner et observer les différentes régions spécifiquement activées dans chacune des conditions sensorielles testées.

Une autre avenue serait de comparer les performances des sujets sains suite à une TMS des régions du CPP activées dans l'étude d'imagerie, avec les performances d'un patient pariétolésé souffrant d'ataxie optique. L'ataxie optique, d'abord décrite par Balint (1909), entraîne un mauvais alignement de la main avec l'orientation de l'objet ciblé, une erreur de positionnement de la main par rapport à la cible (précision finale inadéquate), et un problème de coordination lors des mouvements sous guidage visuel (Perenin & Vighetto 1988). Ces déficits ne sont pas reliés à des problèmes visuo-moteurs ou visuo-sensoriels, et une dissociation entre les performances motrices et perceptives est observée chez ces patients (Jeannerod 1988). Une étude récente suggère que l'ataxie optique entraîne également des déficits lors de mouvements dirigés vers des cibles proprioceptives, suggérant un rôle du CPP dans l'intégration proprioceptive pour le contrôle du mouvement (Blangero et al. 2007). Différentes études récentes proposent également que l'ataxie optique résulte d'un déficit de contrôle en temps réel des mouvements réalisés via le CPP

(Glover 2003 ; Gréa et al. 2002; Pisella et al. 2000). Bien que les patients souffrant exclusivement d'ataxie optique soient très rares, l'étude de patients pariétolésés reste complémentaire aux études d'imagerie fonctionnelle (Freund 2003; Rorden & Karnath 2004).

Résumé

Sans exclure l'implication de d'autres régions du cerveau, diverses conclusions tentent d'expliquer le rôle spécifique du CPP pour la représentation spatiale et les mouvements dirigés dans l'espace. La nature des tâches choisies peut en partie expliquer le débat qui entoure les différents résultats observés. Le choix des tâches expérimentales représente alors un facteur important pour l'analyse des fonctions du CPP. L'étude de l'orientation spatiale de la main pendant le mouvement d'atteinte chez des sujets pariétolésés, ou suite à une TMS du CPP couplée à une étude de neuroimagerie fonctionnelle, représente un modèle intéressant pour mieux comprendre comment le cerveau intègre les informations sensorielles provenant du corps et de l'environnement afin de contrôler les actions motrices volontaires.

Conclusion

« Life can only be understood backwards; but it must be lived forwards. »

S. Kierkegaard

Le contrôle de l'orientation spatiale de la main lors des mouvements d'atteinte et de saisie est essentiel pour tous les aspects de la vie. Toutefois, bien que le contrôle de l'orientation spatiale de la main soit une composante importante des mouvements volontaires du bras et de la main, très peu d'études ont porté une attention spécifique à la perception et au contrôle de l'orientation spatiale de la main.

Parmi les principales observations, la présente étude a permis de montrer l'implication de la proprioception dans les ajustements en temps réel de l'orientation de la main. Cette étude est, à notre connaissance, la première à suggérer un mécanisme de correction proprioceptif de l'orientation de la main, indépendant de la vision et de l'expérience visuelle, qui agit en temps réel pendant les mouvements volontaires afin d'assurer l'orientation adéquate de la main lors du contact avec l'objet ciblé. Ces observations nouvelles suggèrent que pendant le mouvement volontaire naturel vers une cible stationnaire, un mécanisme de correction automatique corrige en temps réel l'orientation de la main sur la base des seules informations proprioceptives.

De façon générale, il est facile d'atteindre et de saisir un objet avec une orientation de la main, une direction de mouvement, une vitesse et une précision appropriées. Toutefois, les règles de contrôle par lesquelles le SNC réalise ces mouvements font encore l'objet de débats. Le mouvement d'orientation et d'atteinte simultanées est un excellent modèle expérimental pour étudier le contrôle des mouvements volontaires par le SNC. L'évaluation des caractéristiques spatiales et temporelles de l'orientation et du déplacement de la main lors des mouvements d'atteinte manuelle vers des cibles fixées dans différentes orientations permet d'évaluer les règles de contrôle impliquées dans la réalisation des mouvements volontaires du bras et de la main, et ainsi de mieux comprendre le fonctionnement du cerveau humain.

Bibliographie

- Abahnini K, Proteau L, Temprado JJ. Evidence supporting the importance of peripheral visual information for the directional control of aiming movement. *J Mot Behav* 1997;230-42.
- Abend W, Bizzi E, Morasso P. Human arm trajectory formation. *Brain* 1982;331-48.
- Adamovich SV, Berkinblit MB, Smetanin B, Fookson OI, Poizner H. Influence of movement speed on accuracy of pointing to memorized targets in 3D space. *Neurosci Lett* 1994;171-4.
- Adamovich SV, Berkinblit MB, Fookson O, Poizner H. Pointing in 3D space to remembered targets.I. Kinesthetic versus visual target presentation. *J Neurophysiol* 1998;2833-46.
- Aglioti S, DeSouza J, Goodale MA. Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Curr Biol* 1995;679-85.
- Albert F, Bergenheim M, Ribot-Ciscar E, Roll JP. The Ia afferent feedback of a given movement evokes the illusion of the same movement when returned to the subject via muscle tendon vibration. *Exp Brain Res* 2006;163-74.
- Andersen RA. Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. *Cereb Cortex* 1995;457-69.
- Andersen RA, Buneo CA. Sensorimotor integration in posterior parietal cortex. *Adv Neurol* 2003;159-77.
- Andersen RA, Asanuma C, Essick G, Siegel RM. Corticocortical connections of anatomically and physiologically defined subdivisions within the inferior parietal lobule. *J Comp Neurol* 1990a;65-113.
- Andersen RA, Bracewell RM, Barash S, Gnadt JW, Fogassi L. Eye position effects on visual, memory, and saccade-related activity in areas LIP and 7a of macaque. *J Neurosci* 1990b;1176-96.

-
- Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J. Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu Rev Neurosci* 1997;303-30.
- Appelle S. Visual and haptic angle perception in the matching task. *Am J Psychol* 1971;487-99.
- Arbib M. Perceptual structures and distributed motor control. In: *Motor Control. Handbook of Physiology*. BV Baltimore eds. LWW, 1981;1449-80.
- Asatryan DG, Feldman AG. Functional tuning of the nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture: I. Mechanographic analysis of the work of the limb on execution of a postural task. *Biophysics* 1965;925-35.
- Atkeson CG, Hollerbach JM. Kinematic features of unrestrained vertical arm movements. *J Neurosci* 1985;2318-30.
- Bagesteiro LB, Sarlegna FR, Sainburg RL. Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res* 2006;358-70.
- Balslev D, Nielsen FA, Paulson OB, Law I. Right temporoparietal cortex activation during visuo-proprioceptive conflict. *Cereb Cortex* 2005;166-9.
- Bard C, Fleury M, Teasdale N, Paillard J, Nougier V. Contribution of Proprioception for Calibrating and Updating the Motor Space. *Can J Physiol Pharmacol* 1995;246-54.
- Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O. Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations. *Exp Brain Res* 1999;410-6.
- Barrett NC, Glencross DJ. Response amendments during manual aiming movements to double-step targets. *Acta Psychol (Amst)* 1989;205-17.
- Battaglia-Mayer A, Caminiti R, Lacquaniti F, Zago M. Multiple levels of representation of reaching in the parieto-frontal network. *Cereb Cortex* 2003;1009-22.
- Bauer J, Held R. Comparison of visually guided reaching in normal and deprived infant monkeys. *J Exp Psychol Anim Behav Process* 1975;298-308.

-
- Bays PM, Wolpert DM. Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *J Physiol* 2007;387-96.
- Bedard P, Proteau L. On the role of static and dynamic visual afferent information in goal-directed aiming movements. *Exp Brain Res* 2001;419-31.
- Beggs WD, Howarth CI. Movement control in a repetitive motor task. *Nature* 1970;752-3.
- Beggs WD, Howarth CI. The accuracy of aiming at a target. Some further evidence for a theory of intermittent control. *Acta Psychol (Amst)* 1972;171-7.
- Behrmann M, Geng JJ, Shomstein S. Parietal cortex and attention. *Curr Opin Neurobiol* 2004;212-7.
- Bennett DJ. Electromyographic responses to constant position errors imposed during voluntary elbow joint movement in human. *Exp Brain Res* 1993;499-508.
- Berkinblit MB, Fookson OI, Smetanin B, Adamovich SV, Poizner H. The interaction of visual and proprioceptive inputs in pointing to actual and remembered targets. *Exp Brain Res* 1995;326-30.
- Bernier PM, Chua R, Franks IM. Is proprioception calibrated during visually guided movements? *Exp Brain Res* 2005;292-6.
- Bernier PM, Chua R, Bard C, Franks IM. Updating of an internal model without proprioception: a deafferentation study. *Neuroreport* 2006;1421-5.
- Bernstein NA. *The coordination and regulation of movements*. Oxford: Pergamon, 1967.
- Berthier NE, Clifton RK, Gullapalli V, McCall DD, Robin DJ. Visual Information and Object Size in the Control of Reaching. *J Mot Behav* 1996;187-97.
- Beurze SM, de Lange FP, Toni I, Medendorp WP. Integration of target and effector information in the human brain during reach planning. *J Neurophysiol* 2007;188-99.
- Bevan L, Cordo P, Carlton L, Carlton M. Proprioceptive coordination of movement sequences: discrimination of joint angle versus angular distance. *J Neurophysiol* 1994;1862-72.

-
- Bhat RB, Sanes JN. Cognitive channels computing action distance and direction. *J Neurosci* 1998;7566-80.
- Binkofski F, Dohle C, Posse S, Stephan KM, Hefter H, Seitz RJ, Freund HJ. Human anterior intraparietal area subserves prehension: a combined lesion and functional MRI activation study. *Neurology* 1998;1253-9.
- Bizzi E, Hogan N, Mussa-Ivaldi FA, Giszter SF. Does nervous system use equilibrium-point control to guide single and multiple joint movements? *Behav Brain Sci* 1992;603-13.
- Bizzi E, Cheung VC, d'Avella A, Saltiel P, Tresch M. Combining modules for movement. *Brain Res Rev* 2008;125-33.
- Blangero A, Ota H, Delporte L, Revol P, Vindras P, Rode G, Boisson D, Vighetto A, Rossetti Y, Pisella L. Optic ataxia is not only 'optic': impaired spatial integration of proprioceptive information. *Neuroimage* 2007;T61-T68.
- Blangero A, Gaveau V, Luauté J, Rode G, Salemme R, Guinard M, Boisson D, Rossetti Y, Pisella L. A hand and a field effect in on-line motor control in unilateral optic ataxia. *Cortex* 2008;560-8.
- Blatt GJ, Andersen RA, Stoner GR. Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the lateral intraparietal area (area LIP) in the macaque. *J Comp Neurol* 1990;421-45.
- Blouin J, Gauthier GM, Vercher J-L, Cole J. The relative contribution of retinal and extraretinal signals in determining the accuracy of reaching movements in normal subjects and deafferented patient. *Exp Brain Res* 1996;148-53.
- Bock O, Arnold K. Error accumulation and error correction in sequential pointing movements. *Exp Brain Res* 1993;111-7.
- Bonda E, Petrides M, Ostry D, Evans A. Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion. *J Neurosci* 1996;3737-44.
- Bossom J. Movement without proprioception. *Brain Res* 1974;285-96.

-
- Bracewell RM, Mazzoni P, Barash S, Andersen RA. Motor intention activity in the macaque's lateral intraparietal area. II. Changes of motor plan. *J Neurophysiol* 1996;1457-64.
- Brenner E, Smeets JB. Size illusion influences how we lift but not how we grasp an object. *Exp Brain Res* 1996;473-6.
- Bridgeman B, Kirch M and Sperling A. Segregation of cognitive and motor aspects of visual function using induced motion. *Percept Psychophys* 1981;336-42.
- Bridgeman B, Peery S, Anand S. Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space. *Percept Psychophys* 1997;456-69.
- Bridgeman B, Genmer A, Forsman T and Huemer V. Processing spatial information in the sensorimotor branch of the visual system. *Vision Res* 2000;3539-52.
- Brindle TJ, Nitz AJ, Uhl TL, Kifer E, Shapiro R. Measures of accuracy for active shoulder movements at 3 different speeds with kinesthetic and visual feedback. *J Orthop Sports Phys Ther* 2004;468-78.
- Brindle TJ, Nitz AJ, Uhl TL, Kifer E, Shapiro R. Kinematic and EMG characteristics of simple shoulder movements with proprioception and visual feedback. *J Electromyogr Kinesiol* 2006;236-49.
- Brown LE, Rosenbaum DA, Sainburg RL. Limb position drift: implications for control of posture and movement. *J Neurophysiol* 2003;3105-18.
- Buchanan JJ, Kelso JA, de Guzman GC. Self-organization of trajectory formation. I. Experimental evidence. *Biol Cybern* 1997;257-73.
- Bullen AR, Brunt D. Effects of tendon vibration on unimanual and bimanual movement accuracy. *Exp Neurol* 1986;311-9.
- Bullock D, Grossberg S. Neural dynamics of planned arm movements: emergent invariants and speed-accuracy properties during trajectory formation. *Psychol Rev* 1988;49-90.

-
- Bullock D, Cisek P, Grossberg S. Cortical networks for control of voluntary arm movements under variable force conditions. *Cereb Cortex* 1998;48-62.
- Buneo CA, Andersen RA. The posterior parietal cortex: sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia* 2006;2594-606.
- Burdet E, Milner TE. Quantization of human motions and learning of accurate movements. *Biol Cybern* 1998;307-18.
- Burgess PR, Wei JY, Clark FJ, Simon J. Signaling of kinesthetic information by peripheral sensory receptors. *Annu Rev Neurosci* 1982;171-87.
- Calvin-Figuère S, Romaguère P, Roll JP. Relations between the directions of vibration-induced kinesthetic illusions and the pattern of activation of antagonist muscles. *Brain Res* 2000;128-38.
- Canon LK. Intermodality inconsistency of input and directed attention as determinants of the nature of adaptation. *J Exp Psychol* 1970;141-7.
- Canon LK. Directed attention and maladaptive "adaptation" to displacement of the visual field. *J Exp Psychol* 1971;403-8.
- Capaday C, Cooke JD. The effects of muscle vibration on the attainment of intended final position during voluntary human arm movements. *Exp Brain Res* 1981;228-30.
- Capaday C, Cooke JD. Vibration-induced changes in movement-related EMG activity in humans. *Exp Brain Res* 1983;139-46.
- Carey DP. Do action systems resist visual illusions? *Trends Cogn Sci* 2001;109-13.
- Carlton LG. Processing of visual feedback information for movement control. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1981;1019-30.
- Carrozzo M, McIntyre J, Zago M, Lacquaniti F. Viewer-centered and body-centered frames of reference in direct visuomotor transformations. *Exp Brain Res* 1999;201-10.

-
- Castiello U, Bennett KM, Paulignan Y. Does the type of prehension influence the kinematics of reaching? *Behav Brain Res* 1992;7-15.
- Castiello U, Bennett KM, Mucignat C. The reach to grasp movement of blind subjects. *Exp Brain Res* 1993;152-62.
- Cavada C, Goldman-Rakic PS. Posterior parietal cortex in rhesus monkey: I. Parcellation of areas based on distinctive limbic and sensory corticocortical connections. *J Comp Neurol* 1989;393-421.
- Chapman CE, Spidalieri G, Lamarre Y. Activity of dentate neurons during arm movements triggered by visual, auditory, and somesthetic stimuli in the monkey. *J Neurophysiol* 1986;203-26.
- Chieffi S, Gentilucci M. Coordination between the transport and the grasp components during prehension movements. *Exp Brain Res* 1993;471-7.
- Chokron S, Colliot P, Atzeni T, Bartolomeo P, Ohlmann T. Active versus passive proprioceptive straight-ahead pointing in normal subjects. *Brain Cogn* 2004;290-4.
- Churchill A, Hopkins B, Rönnqvist L, Vogt S. Vision of the hand and environmental context in human prehension. *Exp Brain Res* 2000;81-9.
- Clark FJ, KW Horch. Kinesthesia. In: *Handbook of Perception and Human Performance v.1 Sensory Processes and Perception*. KR Boff, L Kaufman & JP Thomas eds. Wiley, New York, 1986;13-11 -- 13-62.
- Clower DM, Hoffman JM, Votaw JR, Faber TL, Woods RP, Alexander GE. Role of posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. *Nature* 1996;618-21.
- Cody FW, Schwartz MP, Smit GP. Proprioceptive guidance of human voluntary wrist movements studied using muscle vibration. *J Physiol* 1990;455-70.

-
- Coello Y, Orliaguet JP, & Prablanc C. Pointing movement in an artificial perturbing inertial field: a prospective paradigm for motor control study. *Neuropsychologia* 1996;879-92.
- Colby CL. Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron* 1998;15-24.
- Colby CL, Duhamel J-R. Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia* 1991;517-37.
- Colby CL, Duhamel J-R, Goldberg ME. Oculocentric spatial representation in parietal cortex. *Cereb Cortex* 1995;470-81.
- Connolly JD, Goodale MA. The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Exp Brain Res* 1999;281-6.
- Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL. Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat Neurosci* 2000;292-7.
- Cordo PJ. Kinesthetic control of a multijoint movement sequence. *J Neurophysiol* 1990;161-72.
- Cordo P, Carlton L, Bevan L, Carlton M, Kerr GK. Proprioceptive coordination of movement sequences: role of velocity and position information. *J Neurophysiol* 1994;1848-61.
- Cordo P, Gurfinkel VS, Bevan L, Kerr GK. Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. *J Neurophysiol* 1995a;1675-88.
- Cordo P, Bevan L, Gurfinkel V, Carlton L, Carlton M, Kerr G. Proprioceptive coordination of discrete movement sequences: mechanism and generality. *Can J Physiol Pharmacol* 1995b;305-15.
- Craske B, Crawshaw M. Shifts in kinesthesia through time and after active and passive movement. *Percept Mot Skills* 1975;755-61.
- Crossman ER, Goodeve PJ. Feedback control of hand-movement and Fitts' Law. *Q J Exp Psychol A* 1983;251-78.

-
- Cruse H, Wischmeyer E, Bruwer M, Brockfeld P, Dress A. On the cost functions for the control of the human arm movement. *Biol Cybern* 1990;519-28.
- Cuijpers RH, Kappers AM, Koenderink JJ. Large systematic deviations in visual parallelism. *Perception* 2000;1467-82.
- Culham JC, Danckert SL, Desouza JF, Gati JS, Menon RS, Goodale MA. Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas. *Exp Brain Res* 2003;180-9.
- Danckert JA, Sharif N, Haffenden AM, Schiff KC, Goodale MA. A temporal analysis of grasping in the Ebbinghaus illusion: planning versus online control. *Exp Brain Res* 2002;275-80.
- Darling WG, Miller GF. Transformations between visual and kinesthetic coordinate systems in reaches to remembered object locations and orientations. *Exp Brain Res* 1993;534-47.
- Darlot C. La modélisation de la fonction motrice. In: *La plasticité de la fonction motrice*. Didier JP. New York. Springer, 2004;141-84.
- Day BL & Marsden CD. Two strategies for learning a visually guided motor task. *Percept Mot Skills* 1982;1003-16.
- Desmurget M, Grafton S. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci* 2000;423-31.
- Desmurget M, Prablanc C. Postural control of three-dimensional prehension movements. *J Neurophysiol* 1997;452-64.
- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod M. Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol* 1995;262-72
- Desmurget M, Prablanc C, Arzi M, Rossetti Y, Paulignan Y, Urquizar C. Integrated control of hand transport and orientation during prehension movements. *Exp Brain Res* 1996;265-78.

-
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C. Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res* 1997;180-6.
- Desmurget M, Gréa H, Prablanc C. Final posture of the upper limb depends on the initial position of the hand during prehension movements. *Exp Brain Res* 1998;511-6.
- Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST. Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 1999;563-7.
- Desmurget M, Vindras P, Gréa H, Viviani P, Grafton ST. Proprioception does not quickly drift during visual occlusion. *Exp Brain Res* 2000;363-77.
- Desmurget M, Gréa H, Grethe JS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST. Functional anatomy of nonvisual feedback loops during reaching: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 2001;2919-28.
- Dijkerman HC, de Haan EH. Somatosensory processes subserving perception and action. *Behav Brain Sci* 2007;189-201.
- Dingwell JB, Mah CD, Mussa-Ivaldi FA. Experimentally confirmed mathematical model for human control of a non-rigid object. *J Neurophysiol* 2004;1158-70.
- Dyde RT, Milner AD. Two illusions of perceived orientation: one fools all of the people some of the time; the other fools all of the people all of the time. *Exp Brain Res* 2002;518-27.
- Elliott D. The influence of visual target and limb information on manual aiming. *Can J Psychol* 1988;57-68.
- Ellison A, Cowey A. TMS can reveal contrasting functions of the dorsal and ventral visual processing streams. *Exp Brain Res* 2006;618-25.
- Ellison A, Cowey A. Time course of the involvement of the ventral and dorsal visual processing streams in a visuospatial task. *Neuropsychologia* 2007;3335-9.

-
- Elsinger CL, Rosenbaum DA. End posture selection in manual positioning: evidence for feedforward modeling based on a movement choice method. *Exp Brain Res* 2003;499-509.
- Ernst MO, Banks MS. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 2002;429-33.
- Ernst MO, Bulthoff HH. Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn Sci* 2004;162-9.
- Eskandar EN, Assad JA. Dissociation of visual, motor and predictive signals in parietal cortex during visual guidance. *Nat Neurosci* 1999;88-93.
- Faillenot I, Toni I, Decety J, Grégoire M-C, Jeannerod M. Visual pathways for object-oriented action and object recognition: functional anatomy with PET. *Cereb Cortex* 1997;77-85.
- Fan J, He J, Tillery SI. Control of hand orientation and arm movement during reach and grasp. *Exp Brain Res*. 2006;283-96.
- Feldman A.G. Functional tuning of the nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture: II. Controllable parameters of the muscles. *Biophysics* 1966;565-78.
- Feldman AG. Once more on the equilibrium-point hypothesis (λ model) for motor control. *J Mot Behav* 1986;17-54.
- Feldman AG, Latash ML. Afferent and efferent components of joint position sense; interpretation of kinaesthetic illusion. *Biol Cybern* 1982;205-14.
- Feldman AG, Ostry DJ, Levin MF, Gribble PL, Mitnitski AB. Recent tests of the equilibrium-point hypothesis (λ model). *Motor Control* 1998;189-205.
- Fiehler K, Burke M, Engel A, Bien S, Rosler F. Kinesthetic Working Memory and Action Control within the Dorsal Stream. *Cereb Cortex* 2008;243-53.

-
- Fitts PM. The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 1954;381-91.
- Fitts PM, Perterson JR. Information capacity of discrete motor responses. *J Exp Psychol* 1964;103-12.
- Flanagan JR, Rao AK. Trajectory adaptation to a nonlinear visuomotor transformation: evidence of motion planning in visually perceived space. *J Neurophysiol* 1995;2174-8.
- Flanders M, Tillery SIH, Soechting JF. Early stages in a sensorimotor transformation. *Behav Brain Sci* 1992;309-62.
- Flash T. The control of hand equilibrium trajectories in multi-joint arm movements. *Biol Cybern* 1987;257-74.
- Flash T, Hogan N. The coordination of arm movements: an experimentally confirmed mathematical model. *J Neurosci* 1985;1688-703.
- Franz VH. Action does not resist visual illusions. *Trends Cogn Sci* 2001;457-9.
- Franz VH. Manual size estimation: a neuropsychological measure of perception? *Exp Brain Res* 2003a;471-7.
- Franz VH. Planning versus online control: dynamic illusion effects in grasping? *Spat Vis* 2003b;211-23.
- Franz EA, Packman T. Fooling the brain into thinking it sees both hands moving enhances bimanual spatial coupling. *Exp Brain Res* 2004;174-80.
- Franz VH, Scharnowski F, Gegenfurtner KR. Illusion effects on grasping are temporally constant not dynamic. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2005;1359-78.
- Freund HJ. Somatosensory and motor disturbances in patients with parietal lobe lesions. *Adv Neurol* 2003;179-93.
- Fukui T, Inui T. The effect of viewing the moving limb and target object during the early phase of movement on the online control of grasping. *Hum Mov Sci* 2006;349-71.

-
- Galloway JC, Koshland GF. General coordination of shoulder, elbow and wrist dynamics during multijoint arm movements. *Exp Brain Res* 2002;163-80.
- Gardner EP, Babu KS, Reitzen SD, Ghosh S, Brown AS, Chen J, Hall AL, Herzlinger MD, Kohlenstein JB, Ro JY. Neurophysiology of prehension. I. Posterior parietal cortex and object-oriented hand behaviors. *J Neurophysiol* 2007a;387-406.
- Gardner EP, Babu KS, Ghosh S, Sherwood A, Chen J. Neurophysiology of prehension. III. Representation of object features in posterior parietal cortex of the macaque monkey. *J Neurophysiol* 2007b;3708-30.
- Gaunet F, Rossetti Y. Effects of visual deprivation on space representation: immediate and delayed pointing toward memorised proprioceptive targets. *Perception* 2006;107-24.
- Gentilucci M, Castiello U, Corradini ML, Scarpa M, Umiltà C, Rizzolatti G. Influence of different types of grasping on the transport component of prehension movements. *Neuropsychologia* 1991;361-78.
- Gentilucci M, Chieffi S, Scarpa M, Castiello U. Temporal coupling between transport and grasp components during prehension movements: effects of visual perturbation. *Behav Brain Res* 1992;71-82.
- Gentilucci M, Jeannerod M, Tadary B, Decety J. Dissociating visual and kinesthetic coordinates during pointing movements. *Exp Brain Res* 1994a;359-66.
- Gentilucci M, Toni I, Chieffi S, Pavesi G. The role of proprioception in the control of prehension movements: a kinematic study in a peripherally deafferented patient and in normal subjects. *Exp Brain Res* 1994b;483-500.
- Gentilucci M, Daprati E, Gangitano M, Saetti MC, Toni I. On orienting the hand to reach and grasp an object. *Neuroreport* 1996;589-92.
- Gentner DR. Timing of skilled motor performance: tests of the proportional duration model. *Psychol Rev* 1987;255-276.
- Georgopoulos AP. Current issues in directional motor control. *Trends Neurosci* 1995;506-10.

-
- Georgopoulos AP, Kalaska JF, Massey JT. Spatial trajectories and reaction times of aimed movements: effects of practice, uncertainty, and change in target location. *J Neurophysiol* 1981;725-43.
- Gerdes VG, Happee R. The use of internal representation in fast gold-directed movements: a modeling approach. *Biol Cybern* 1994;513-24.
- Geyer S, Luppino G, Ekamp H, Zilles K. The macaque inferior parietal lobule: cytoarchitecture and distribution pattern of serotonin 5-HT1A binding sites. *Anat Embryol (Berl)* 2005;353-62.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF. Impairments of reaching movements in patients without proprioception.II.Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 1995;361-72.
- Ghilardi MF, Gordon J, Ghez C. Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *J Neurophysiol* 1995;2535-9.
- Gielen CC, Vrijenhoek EJ, Flash T, Neggers SF. Arm position constraints during pointing and reaching in 3-D space. *J Neurophysiol* 1997;660-73.
- Glover S. Visual illusions affect planning but not control. *Trends Cogn Sci* 2002;288-92.
- Glover S. Optic ataxia as a deficit specific to the on-line control of actions. *Neurosci Biobehav Rev* 2003;447-56.
- Glover S. Separate visual representations in the planning and control of action. *Behav Brain Sci* 2004;3-24.
- Glover S, Dixon P. The role of vision in the on-line correction of illusion effects on action. *Can J Exp Psychol* 2001a;96-103.
- Glover SR, Dixon P. Dynamic illusion effects in a reaching task: evidence for separate visual representations in the planning and control of reaching. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2001b;560-72.

-
- Glover S, Dixon P. Motor adaptation to an optical illusion. *Exp Brain Res* 2001c;254-8.
- Glover S, Dixon P. Semantics affect the planning but not control of grasping. *Exp Brain Res* 2002;383-7.
- Glover S, Rosenbaum DA, Graham J, Dixon P. Grasping the meaning of words. *Exp Brain Res* 2004;103-8.
- Goodale MA. Different spaces and different times for perception and action. *Prog Brain Res* 2001;313-31.
- Goodale MA, Milner AD. Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 1992;20-5.
- Goodale MA, Westwood DA. An evolving view of duplex vision: separate but interacting cortical pathways for perception and action. *Curr Opin Neurobiol* 2004;203-11.
- Goodale MA, Pelisson D, Prablanc C. Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 1986;748-50.
- Goodale MA, Milner AD, Jakobson LS, Carey DP. A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature* 1991;154-6.
- Goodale MA, Meenan JP, Bulthoff HH, Nicolle DA, Murphy KJ, Racicot CI. Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Curr Biol* 1994;604-10.
- Goodale MA, Westwood DA, Milner AD. Two distinct modes of control for object-directed action. *Prog Brain Res* 2004;131-44.
- Goodale MA, Kroliczak G, Westwood DA. Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Prog Brain Res* 2005;269-83.
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC. Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: Contribution to perception by muscle spindles? *Science* 1972a;1382-4.

-
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC. The contribution of muscles afferents to kinesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing afferents. *Brain* 1972b;705-48.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res* 1994a;97-111.
- Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, Ghez C. Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 1994b;112-30.
- Grafton ST, Mazziotta JC, Woods RP, Phelps ME. Human functional anatomy of visually guided finger movements. *Brain* 1992;565-87.
- Grafton ST, Arbib MA, Fadiga L, Rizzolatti G. Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp Brain Res* 1996a;103-11.
- Grafton ST, Fagg AH, Woods RP, Arbib MA. Functional anatomy of pointing and grasping in humans. *Cereb Cortex* 1996b;226-37.
- Grea H, Desmurget M, Prablanc C. Postural invariance in three-dimensional reaching and grasping movements. *Exp Brain Res* 2000;155-62.
- Grea H, Pisella L, Rossetti Y, Desmurget M, Tilikete C, Grafton S, Prablanc C, Vighetto A. A lesion of the posterior parietal cortex disrupts on-line adjustments during aiming movements. *Neuropsychologia* 2002;2471-80.
- Gribble PL, Ostry DJ. Compensation for interaction torques during single- and multijoint limb movement. *J Neurophysiol* 1999;2310-26.
- Grol MJ, Majdandzić J, Stephan KE, Verhagen L, Dijkerman HC, Bekkering H, Verstraten FA, Toni I. Parieto-frontal connectivity during visually guided grasping. *J Neurosci* 2007;11877-87.

-
- Grosbras MH, Berthoz A. Parieto-frontal networks and gaze shifts in humans: review of functional magnetic resonance imaging data. *Adv Neurol* 2003;269-80.
- Grüsser OJ. On the history of the ideas of efference copy and reafference. *Clio Med* 1995;35-55.
- Guigon E, Baraduc P, Desmurget M. Computational motor control: redundancy and invariance. *J Neurophysiol.* 2007;331-47.
- Haffenden AM, Goodale MA. The effect of pictorial illusion on prehension and perception. *J Cogn Neurosci* 1998;122-36.
- Haggard P, Wing A. Coordinated responses following mechanical perturbation of the arm during prehension. *Exp Brain Res* 1995;483-94.
- Haggard P, Wing A. On the Hand Transport Component of Prehensile Movements. *J Mot Behav* 1997;282-7.
- Haggard P, Wing AM. Remote responses to perturbation in human prehension. *Neurosci Lett* 1991;103-8.
- Haggard P, Hutchinson K, Stein J. Patterns of coordinated multi-joint movement. *Exp Brain Res* 1995;254-66.
- Harris CS. Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychol Rev* 1965;419-44.
- Harris CM, Wolpert DM. Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature* 1998;780-4.
- Hasan Z. Role of proprioceptors in neural control. *Curr Opin Neurobiol* 1992;824-9.
- Hasan Z, Stuart DG. Animal solutions to problems of movement control: the role of proprioceptors. *Annu Rev Neurosci* 1988;199-223.

-
- Heath M, Westwood DA. Can a visual representation support the online control of memory-dependent reaching? Evident from a variable spatial mapping paradigm. *Motor Control* 2003;346-61.
- Heath M, Rival C, Neely K. Visual feedback schedules influence visuomotor resistance to the Müller-Lyer figures. *Exp Brain Res* 2006a;348-56.
- Heath M, Rival C, Neely K, Krigolson O. Müller-Lyer figures influence the online reorganization of visually guided grasping movements. *Exp Brain Res* 2006b;473-81.
- Hermens F, Gielen S. Visual and haptic matching of perceived orientations of lines. *Perception* 2003;235-48.
- Hermens F, Kappers AM, Gielen SC. The structure of frontoparallel haptic space is task dependent. *Percept Psychophys* 2006;62-75.
- Heuer H. Testing the invariance of relative timing: Comment on Gentner (1987). *Psychol Rev* 1988;552-7.
- Higgins JR, Angel RW. Correction of tracking errors without sensory feedback. *J Exp Psychol* 1970;412-6.
- Hocherman S. Proprioceptive guidance and motor planning of reaching movements to unseen targets. *Exp Brain Res* 1993;349-58.
- Hoff B, Arbib MA. Models of Trajectory Formation and Temporal Interaction of Reach and Grasp. *J Mot Behav* 1993;175-92.
- Hollerbach MJ, Flash T. Dynamic interactions between limb segments during planar arm movement. *Biol Cybern.* 1982;67-77.
- Holmes NP, Spence C. Visual bias of unseen hand position with a mirror: spatial and temporal factors. *Exp Brain Res* 2005;489-97.
- Holmes NP, Crozier G, Spence C. When mirrors lie: "visual capture" of arm position impairs reaching performance. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2004;193-200.

-
- Holmes NP, Snijders HJ, Spence C. Reaching with alien limbs: visual exposure to prosthetic hands in a mirror biases proprioception without accompanying illusions of ownership. *Percept Psychophys* 2006;685-701.
- Hogan N. An organizing principle for a class of voluntary movements. *J Neurosci* 1984;2745-54.
- Hollerbach JM, Flash T. Dynamic interactions between limb segments during planar arm movement. *Biol Cybern* 1982;67-77.
- Hore J, Watts S, Vilis T. Constraints on arm position when pointing in three dimensions: Donders'law and the fick gimbal strategy. *J Neurophysiol* 1992;374-83.
- Hu Y, Osu R, Okada M, Goodale MA, Kawato M. A model of the coupling between grip aperture and hand transport during human prehension. *Exp Brain Res* 2005;301-4.
- Iacoboni M. Adjusting reaches: feedback in the posterior parietal cortex. *Nat Neurosci* 1999;492-4.
- Iacoboni M. Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: evidence from TMS and fMRI. *Neuropsychologia* 2006;2691-9.
- Jackson SR, Shaw A. The Ponzo illusion affects grip-force but not grip-aperture scaling during prehension movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2000;418-23.
- Jakobson LS, Goodale MA. Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res* 1991;199-208.
- Jaeger RJ, Agarwal GC, Gottlieb GL. Directional errors of movement and their correction in a discrete tracking task. *J Mot Behav* 1979;123-33.
- Jagacinski RJ, Repperger DW, Ward SL, Moran MS. A test of Fitts' law with moving targets. *Hum Factors* 1980;225-33.
- Jeannerod M. Specialized channels for cognitive responses. *Cognition* 1981;135-7.
- Jeannerod M. The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav* 1984;235-54.

-
- Jeannerod M. Models for the programming of goal-directed movements (or how to get things less complex). *Arch Int Physiol Biochim* 1986a;C63-76.
- Jeannerod M. The formation of finger grip during prehension. A cortically mediated visuomotor pattern. *Behav Brain Res* 1986b;99-116.
- Jeannerod M. The neural behavioural organization of goal-directed movements. Oxford: Clarendon Press, 1988;1-283.
- Jeannerod M. The 25th Bartlett Lecture. To act or not to act: perspectives on the representation of actions. *Q J Exp Psychol A* 1999;1-29.
- Jeannerod M, Paulignan Y, Weiss P. Grasping an object: one movement, several components. *Novartis Found Symp* 1998;5-16.
- Johansson RS, Westling G, Backstrom A, Flanagan JR. Eye-hand coordination in object manipulation. *J Neurosci* 2001;6917-32.
- Johnson PB, Ferraina S, Bianchi L, Caminiti R. Cortical networks for visual reaching: physiological and anatomical organization of frontal and parietal lobe arm regions. *Cereb Cortex* 1996;102-19.
- Johnson-Frey SH, Newman-Norlund R, Grafton ST. A distributed left hemisphere network active during planning of everyday tool use skills. *Cereb Cortex* 2005;681-95.
- Juta AJ, van Beekum WT, Denier van der Gon JJ. An attempt to quantify vibration induced movement sensation. *J Physiol* 1979;292:18P.
- Kalaska JF. The representation of arm movements in postcentral and parietal cortex. *Can J Physiol Pharmacol* 1988;455-63.
- Kalaska JF. Parietal cortex area 5 and visuomotor behavior. *Can J Physiol Pharmacol* 1996;483-98.
- Kalaska JF, Crammond DJ. Cerebral cortical mechanisms of reaching movements. *Science* 1992;1517-23.

-
- Kalaska JF, Caminiti R, Georgopoulos AP. Cortical mechanisms related to the direction of two-dimensional arm movements: relations in parietal area 5 and comparison with motor cortex. *Exp Brain Res* 1983;247-60.
- Kalaska JF, Cohen DAD, Hyde ML, Prud'homme M. A comparison of movement direction-related versus load direction-related activity in primate motor cortex, using a two-dimensional reaching task. *J Neurosci* 1989;2080-102.
- Kalaska JF, Cohen DAD, Prud'homme M, Hyde ML. Parietal area 5 neuronal activity encodes movement kinematics, not movement dynamics. *Exp Brain Res* 1990;351-64.
- Kalaska JF, Crammond DJ. Neurophysiological mechanisms for the planning of movement and for spatial representations. *Behav Brain Sci* 1992;764-6.
- Kalaska JF, Cisek P, Gosselin-Kessiby N. Mechanisms of selection and guidance of reaching movements in the parietal lobe. *Adv Neurol* 2003;97-119.
- Kamper DG, Cruz EG, Siegel MP. Stereotypical fingertip trajectories during grasp. *J Neurophysiol* 2003;3702-10.
- Kappers AM. Large systematic deviations in the haptic perception of parallelity. *Perception* 1999;1001-12.
- Kappers AM. Haptic perception of parallelity in the midsagittal plane. *Acta Psychol (Amst)* 2002;25-40.
- Kappers AM. Large systematic deviations in a bimanual parallelity task: further analysis of contributing factors. *Acta Psychol (Amst)* 2003;131-45.
- Kappers AM. The contributions of egocentric and allocentric reference frames in haptic spatial tasks. *Acta Psychol (Amst)* 2004;333-40.
- Kappers AM, Koenderink JJ. Haptic perception of spatial relations. *Perception* 1999;781-95.
- Kasai T, Kawanishi M, Yahagi S. The effects of wrist muscle vibration on human voluntary elbow flexion-extension movements. *Exp Brain Res* 1992;217-20.

-
- Kasai T, Kawanishi M, Yahagi S. Effects of upper limb muscle vibration on human voluntary wrist flexion-extension movements. *Percept Mot Skills* 1994;43-7.
- Kawato M. Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol* 1999;718-27.
- Keele SW, Posner MI. Processing of visual feedback in rapid movements. *J Exp Psychol* 1968;155-8.
- Kelso JA, Cook E, Olson ME, Epstein W. Allocation of attention and the locus of adaptation to displaced vision. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1975;237-45.
- Kelso JA. Motor control mechanisms underlying human movement reproduction. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1977;529-43.
- Kertzman C, Schwarz U, Zeffiro TA, Hallett M. The role of posterior parietal cortex in visually guided reaching movements in humans. *Exp Brain Res* 1997;170-83.
- Ketcham CJ, Dounskaia NV, Stelmach GE. The role of vision in the control of continuous multijoint movements. *J Mot Behav* 2006;29-44.
- Klatzky RL, Fikes TG, Pellegrino JW. Planning for hand shape and arm transport when reaching for objects. *Acta Psychol (Amst)* 1995;209-32.
- Knill DC, Pouget A. The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends Neurosci* 2004;712-9.
- Konen CS, Kastner S. Two hierarchically organized neural systems for object information in human visual cortex. *Nat Neurosci* 2008;224-31.
- Kording KP, Wolpert DM. Bayesian decision theory in sensorimotor control. *Trends Cogn Sci* 2006;319-26.
- Krigolson O, Heath M. Background visual cues and memory-guided reaching. *Hum Mov Sci* 2004;861-77.

-
- Lackner JR. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain* 1988;281-97.
- Lackner JR, Dizio P. Rapid adaptation to coriolis force perturbations of arm trajectory. *J Neurophysiol* 1994;299-313.
- Lackner JR, Dizio P. Adaptation in a rotating artificial gravity environment. *Brain Res Rev* 1998a;194-202.
- Lackner JR, Dizio P. Gravitoinertial force background level affects adaptation to coriolis force perturbations of reaching movements. *J Neurophysiol* 1998b;546-53.
- Lackner JR, Levine MS. Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles: vibratory myesthetic illusions. *Aviat Space Environ Med* 1979;346-54.
- Lacquaniti F, Soechting JF. Coordination of arm and wrist motion during a reaching task. *J Neurosci* 1982;399-408.
- Lan N, Li Y, Sun Y, Yang FS. Reflex regulation of antagonist muscles for control of joint equilibrium position. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* 2005;60-71.
- Laufer Y, Hocherman S. Visual and kinesthetic control of goal-directed movements to visually and kinesthetically presented targets. *Percept Mot Skills* 1998;1375-91.
- Lateiner JE, Sainburg RL. Differential contributions of vision and proprioception to movement accuracy. *Exp Brain Res* 2003;446-54.
- Logothetis NK. Neurobiology. See and grasp. *Nature* 1998;444-5.
- Macaluso E, Driver J. Multimodal spatial representations in the human parietal cortex: evidence from functional imaging. *Adv Neurol* 2003;219-33.
- MacKenzie IS. A note on the information-theoretic basis of Fitts' law. *J Mot Behav* 1989;323-30.

-
- Mamassian P. Prehension of objects oriented in three-dimensional space. *Exp Brain Res* 1997;235-45.
- Marotta JJ, Medendorp WP, Crawford JD. Kinematic rules for upper and lower arm contributions to grasp orientation. *J Neurophysiol* 2003;3816-27.
- Marteniuk RG, Mackenzie CL, Jeannerod M, Athenes S, Dugas C. Constraints on human arm movement trajectories. *Can J Psychol* 1987;365-78.
- Matthews PBC. Proprioceptors and their contribution to somatosensory mapping: complex messages require complex processing. *Can J Physiol Pharmacol* 1988;430-8.
- Ma-Wyatt A, McKee SP. Visual information throughout a reach determines endpoint precision. *Exp Brain Res* 2007;55-64.
- Mendoza J, Hansen S, Glazebrook CM, Keetch KM, Elliott D. Visual illusions affect both movement planning and on-line control: a multiple cue position on bias and goal-directed action. *Hum Mov Sci* 2005;760-73.
- McIntyre J, Bizzi E. Servo Hypotheses for the Biological Control of Movement. *J Mot Behav* 1993;193-202.
- McIntyre J, Stratta F, Lacquaniti F. Short-term memory for reaching to visual targets: Psychophysical evidence for body-centered reference frames. *J Neurosci* 1998;8423-35.
- Messier J, Kalaska JF. Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res* 1997;469-78.
- Messier J, Kalaska JF. Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res* 1999;139-52.
- Messier J, Adamovich S, Berkinblit M, Tunik E, Poizner H. Influence of movement speed on accuracy and coordination of reaching movements to memorized targets in three-dimensional space in a deafferented subject. *Exp Brain Res* 2003;399-416.

-
- Meyer DE, Smith JE, Wright CE. Models for the speed and accuracy of aimed movements. *Psychol Rev* 1982;449-82.
- Meyer DE, Abrams RA, Kornblum S, Wright CE, Smith JE. Optimality in human motor performance: ideal control of rapid aimed movements. *Psychol Rev* 1988;340-70.
- Miall RC. Task-Dependent Changes in Visual Feedback Control: A Frequency Analysis of Human Manual Tracking. *J Mot Behav* 1996;125-35.
- Miall RC, Weir DJ, Stein JF. Intermittency in human manual tracking tasks. *J Mot Behav* 1993;53-63.
- Miall RC, Haggard PN, Cole JD. Evidence of a limited visuo-motor memory used in programming wrist movements. *Exp Brain Res* 1995;267-80.
- Milner TE. A model for the generation of movements requiring endpoint precision. *Neuroscience* 1992;487-96.
- Milner AD, Goodale MA. *The visual brain in action*. Oxford University Press, 1995.
- Milner AD, Goodale MA. Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia* 2008;774-85.
- Mon-Williams M, Bull R. The Judd illusion: evidence for two visual streams or two experimental conditions? *Exp Brain Res* 2000;273-6.
- Mon-Williams M, Wann JP, Jenkinson M, Rushton K. Synaesthesia in the normal limb. *Proc Biol Sci* 1997;1007-10.
- Mon-Williams M, Tresilian JR. A simple rule of thumb for elegant prehension. *Curr Biol* 2001;1058-61.
- Morasso P. Spatial control of arm movements. *Exp Brain Res* 1981;223-7.
- Morasso P. Three dimensional arm trajectories. *Biol Cybern* 1983;187-94.
- Morecraft RJ, Geula C, Mesulam MM. Architecture of connectivity within a cingulo-fronto-parietal neurocognitive network for directed attention. *Arch Neurol* 1993;279-84.

-
- Mountcastle VB. The parietal system and some higher brain functions. *Cereb Cortex* 1995;377-90.
- Mountcastle VB, Lynch JC, Georgopoulos AP, Sakata H, Acuna C. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *J Neurophysiol* 1975;871-908.
- Murata A, Gallese V, Kaseda M, Sakata H. Parietal neurons related to memory-guided hand manipulation. *J Neurophysiol* 1996;2180-6.
- Napier JR. The prehensile movements of the human hand. *J Bone Joint Surg Br* 1956;902-13.
- Nevill AM. The analysis of errors in short-term motor memory research using trial profiles. *J Mot Behav* 1988;165-79.
- Nijhof EJ. On-line trajectory modifications of planar, goal-directed arm movements. *Hum Mov Sci* 2003;13-36.
- Nougier V, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Cole J, Forget R, Paillard J, Lamarre Y. Control of single-joint movements in deafferented patients: evidence for amplitude coding rather than position control. *Exp Brain Res* 1996;473-82.
- Novak KE, Miller LE, Houk JC. Kinematic properties of rapid hand movements in a knob turning task. *Exp Brain Res* 2000;419-33.
- Novak KE, Miller LE, Houk JC. The use of overlapping submovements in the control of rapid hand movements. *Exp Brain Res* 2002;351-64.
- Paillard J. Les determinants moteurs de l'organisation spatiale. *Cahier de Psychol* 1971;261-316.
- Paillard J. Fast and slow feedback loops for the visual correction of spatial errors in a pointing task: a reappraisal. *Can J Physiol Pharmacol* 1996;401-17.

-
- Paillard J, Brouchon M. Active and passive movements in the calibration of position sense. In: The neuropsychology of spatially oriented behavior. SJ Freedman (ed), Dorsey Press, Homewood III: 1968;37-55.
- Paillard J, Brouchon M. A proprioceptive contribution to the spatial encoding of position cues for ballistic movements. *Brain Res* 1974;273-84.
- Paulignan Y, Mackenzie C, Marteniuk R, Jeannerod M. The coupling of arm and finger movements during prehension. *Exp Brain Res* 1990;431-5.
- Paulignan Y, MacKenzie C, Marteniuk R, Jeannerod M. Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. *Exp Brain Res* 1991a;502-12.
- Paulignan Y, Jeannerod M, Mackenzie C, Marteniuk R. Selective perturbation of visual input during prehension movements. 2. The effects of changing object size. *Exp Brain Res* 1991b;407-20.
- Paulignan Y, Frak VG, Toni I, Jeannerod M. Influence of object position and size on human prehension movements. *Exp Brain Res* 1997;226-34.
- Pavani F, Boscagli I, Benvenuti F, Rabuffetti M, Farne A. Are perception and action affected differently by the Titchener circles illusion? *Exp Brain Res* 1999;95-101.
- Pelisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M. Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Exp Brain Res* 1986;303-11.
- Pellizzer G, Massey JT, Lurito JT, Georgopoulos AP. Three-dimensional drawings in isometric conditions: planar segmentation of force trajectory. *Exp Brain Res* 1992;326-37.
- Perenin MT, Vighetto A. Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain* 1988;643-74.

-
- Pick HL Jr, Hay JC, Martin R. Adaptation to split-field wedge prism spectacles. *J Exp Psychol* 1969;125-32.
- Pilon JF, Feldman AG. Threshold control of motor actions prevents destabilizing effects of proprioceptive delays. *Exp Brain Res* 2006;229-39.
- Pipereit K, Bock O, Vercher JL. The contribution of proprioceptive feedback to sensorimotor adaptation. *Exp Brain Res* 2006;45-52.
- Pisella L, Grea H, Tilikete C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G, Boisson D, Rossetti Y. An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat Neurosci* 2000;729-36.
- Plamondon R. A kinematic theory of rapid human movements. Part I. Movement representation and generation. *Biol Cybern* 1995a;295-307.
- Plamondon R. A kinematic theory of rapid human movements. Part II. Movement time and control. *Biol Cybern* 1995b;309-20.
- Plamondon R, Alimi AM. Speed/accuracy trade-offs in target-directed movements. *Behav Brain Sci* 1997;279-303.
- Plooy A, Tresilian JR, Mon-Williams M, Wann JP. The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Exp Brain Res* 1998;415-20.
- Polit A, Bizzi E. Processes controlling arm movements in monkeys. *Science* 1978;1235-7.
- Polit A, Bizzi E. Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *J Neurophysiol* 1979;183-94.
- Potvin PJ, Schutz RW. Statistical power for the two-factor repeated measures ANOVA. *Behav Res Methods Instrum Comput* 2000;347-56.
- Prablanc C, Martin O. Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 1992;455-69.

-
- Prablanc C, Echallier JF, Komilis E, Jeannerod M. Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. I. Spatio-temporal characteristics of eye and hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. *Biol Cybern* 1979a;113-24.
- Prablanc C, Echallier JF, Jeannerod M. Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biol Cybern* 1979b;183-7.
- Prablanc C, Pélisson D, Goodale MA. Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Exp Brain Res* 1986;293-302.
- Prablanc C, Desmurget M, Grea H. Neural control of on-line guidance of hand reaching movements. *Prog Brain Res* 2003;155-70.
- Proteau L, Cournoyer J. Vision of the stylus in a manual aiming task: the effects of practice. *Q J Exp Psychol A* 1990;811-28.
- Proteau L, Isabelle G. On the role of visual afferent information for the control of aiming movements toward targets of different sizes. *J Mot Behav* 2002;367-84.
- Proteau L, Marteniuk RG. Static visual information and the learning and control of a manual aiming movement. *Hum mov sci* 1993;515-36.
- Radovanović S, Jarić S, Milanović S, Vukcević I, Ljubisavljević M, Anastasijević R. The effects of prior antagonist muscle vibration on performance of rapid movements. *J Electromyogr Kinesiol* 1998;139-45.
- Radovanovic S, Day SJ, Johansson H. The impact of whole-hand vibration exposure on the sense of angular position about the wrist joint. *Int Arch Occup Environ Health* 2006;153-60.
- Ramachandran VS, Rogers-Ramachandran D. Synaesthesia in phantom limbs induced with mirrors. *Proc Biol Sci* 1996;377-86.

-
- Redon C, Hay L, Velay JL. Proprioceptive control of goal-directed movements in man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. *J Mot Behav* 1991;101-8.
- Rice NJ, Tunik E, Grafton ST. The anterior intraparietal sulcus mediates grasp execution, independent of requirement to update: new insights from transcranial magnetic stimulation. *J Neurosci* 2006;8176-82.
- Rice NJ, Valyear KF, Goodale MA, Milner AD, Culham JC. Orientation sensitivity to graspable objects: an fMRI adaptation study. *Neuroimage* 2007;T87-T93.
- Riemann BL, Lephart SM. The Sensorimotor System, Part II: The Role of Proprioception in Motor Control and Functional Joint Stability. *J Athl Train* 2002;80-84.
- Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V. Parietal cortex: from sight to action. *Curr Opin Neurobiol* 1997;562-7.
- Roby-Brami A, Bennis N, Mokhtari M, Baraduc P. Hand orientation for grasping depends on the direction of the reaching movement. *Brain Res* 2000;121-9.
- Roby-Brami A, Jacobs S, Bennis N, Levin MF. Hand orientation for grasping and arm joint rotation patterns in healthy subjects and hemiparetic stroke patients. *Brain Res* 2003;217-29.
- Roll J-P, Vedel J-P. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studies by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res* 1982;177-90.
- Rorden C, Karnath HO. Using human brain lesions to infer function: a relic from a past era in the fMRI age? *Nat Rev Neurosci* 2004;813-9.
- Rosenbaum DA. *Human motor control*. San Diego: Academic Press, 1991.
- Rossetti Y, Meckler C, Prablanc C. Is there an optimal arm posture? Deterioration of finger localization precision and comfort sensation in extreme arm-joint postures. *Exp Brain Res* 1994a;131-6.

-
- Rossetti Y, Stelmach G, Desmurget M, Prablanc C, Jeannerod M. The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and variability. *Exp Brain Res* 1994b;323-30.
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C. Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 1995;457-63.
- Rothwell JC, Traub MM, Day BL, Obeso JA, Thomas PK, Marsden CD. Manual motor performance in a deafferented man. *Brain* 1982;515-42.
- Rushworth MF, Taylor PC. TMS in the parietal cortex: updating representations for attention and action. *Neuropsychologia* 2006;2700-16.
- Sainburg RL, Poizner H, Ghez C. Loss of proprioception produces deficits in interjoint coordination. *J Neurophysiol* 1993;2136-47.
- Sainburg RL, Ghilardi MF, Poizner H, Ghez C. Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *J Neurophysiol* 1995;820-35.
- Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB. Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol* 2003;401-15.
- Sakata H. The role of the parietal cortex in grasping. *Adv Neurol* 2003;121-39.
- Sakata H, Shibutani H, Kawano K. Spatial properties of visual fixation neurons in posterior parietal association cortex of the monkey. *J Neurophysiol* 1980;1654-72.
- Sakata H, Shibutani H, Kawano K. Functional properties of visual tracking neurons in posterior parietal association cortex of the monkey. *J Neurophysiol* 1983;1364-80.
- Sakata H, Shibutani H, Kawano K, Harrington TL. Neural mechanisms of space vision in the parietal association cortex of the monkey. *Vision Res* 1985;453-63.
- Sakata H, Taira M, Murata A, Mine S. Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cereb Cortex* 1995;429-38.

-
- Salamon G, Salamon-Murayama N, Mongkolwat P, Russell EJ. Magnetic resonance imaging study of the parietal lobe: anatomic and radiologic correlations. *Adv Neurol* 2003;23-42.
- Sanes JN, Mauritz KH, Evarts EV, Dalakas MC, Chu A. Motor deficits in patients with large-fiber sensory neuropathy. *Proc Natl Acad Sci USA* 1984;979-82.
- Sanes JN, Mauritz KH, Dalakas MC, Evarts EV. Motor control in humans with large-fiber sensory neuropathy. *Hum Neurobiol* 1985;101-14.
- Santello M, Soechting JF. Gradual molding of the hand to object contours. *J Neurophysiol* 1998;1307-20.
- Santello M, Flanders M, Soechting JF. Patterns of hand motion during grasping and the influence of sensory guidance. *J Neurosci* 2002;1426-35.
- Sarlegna FR, Sainburg RL. The effect of target modality on visual and proprioceptive contributions to the control of movement distance. *Exp Brain Res* 2007;267-80.
- Sarlegna F, Blouin J, Bresciani JP, Bourdin C, Vercher JL, Gauthier GM. Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Exp Brain Res* 2003;524-35.
- Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM. Online control of the direction of rapid reaching movements. *Exp Brain Res* 2004;468-71.
- Sarlegna FR, Gauthier GM, Bourdin C, Vercher JL, Blouin J. Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject. *Brain Res Bull* 2006;404-15.
- Sathian K, Greenspan AI, Wolf SL. Doing it with mirrors: a case study of a novel approach to neurorehabilitation. *Neurorehabil Neural Repair* 2000;73-6.
- Saunders JA, Knill DC. Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 2003;341-52.

-
- Saunders JA, Knill DC. Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci* 2004;3223-34.
- Saunders JA, Knill DC. Humans use continuous visual feedback from the hand to control both the direction and distance of pointing movements. *Exp Brain Res* 2005;458-73.
- Scheidt RA, Conditt MA, Secco EL, Mussa-Ivaldi FA. Interaction of visual and proprioceptive feedback during adaptation of human reaching movements. *J Neurophysiol* 2005;3200-13.
- Schenk T, Schindler I, McIntosh RD, Milner AD. The use of visual feedback is independent of visual awareness: evidence from visual extinction. *Exp Brain Res* 2005;95-102.
- Scheperjans F, Palomero-Gallagher N, Grefkes C, Schleicher A, Zilles K. Transmitter receptors reveal segregation of cortical areas in the human superior parietal cortex: relations to visual and somatosensory regions. *Neuroimage* 2005a;362-79.
- Scheperjans F, Grefkes C, Palomero-Gallagher N, Schleicher A, Zilles K. Subdivisions of human parietal area 5 revealed by quantitative receptor autoradiography: a parietal region between motor, somatosensory, and cingulated cortical areas. *Neuroimage* 2005b;975-92.
- Schettino LF, Adamovich SV, Poizner H. Effects of object shape and visual feedback on hand configuration during grasping. *Exp Brain Res* 2003;158-66.
- Schmidt RA, Zelaznik H, Frank JS, Quinn JTJr. Motor-output variability: a theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev* 1979;415-51.
- Schmidt RA, Sherwood DE, Walter CB. Rapid movements with reversals in direction. I. The control of movement time. *Exp Brain Res*. 1988;344-54.
- Schutz RW, Roy EA. Absolute error: The devil in disguise. *J Mot Behav* 1973;141-53.
- Seitz RJ, Binkofski F. Modular organization of parietal lobe functions as revealed by functional activation studies. *Adv Neurol* 2003;281-92.

-
- Seizova-Cajic T, Smith JL, Taylor JL, Gandevia SC. Proprioceptive movement illusions due to prolonged stimulation: reversals and aftereffects. *PLoS ONE* 2007;e1037.
- Serences JT, Schwarzbach J, Courtney SM, Golay X, Yantis S. Control of object-based attention in human cortex. *Cereb Cortex* 2004;1346-57.
- Sergio LE, Scott SH. Hand and joint paths during reaching movements with and without vision. *Exp Brain Res* 1998;157-64.
- Shadmehr R, Mussa-Ivaldi FA. Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *J Neurosci* 1994;3208-24.
- Shapiro MB, Gottlieb GL, Corcos DM. EMG responses to an unexpected load in fast movements are delayed with an increase in the expected movement time. *J Neurophysiol* 2004;2135-47.
- Sheth BR, Shimojo S. How the lack of visuomotor feedback affects even the early stages of goal-directed pointing movements. *Exp Brain Res* 2002;181-90.
- Shomstein S, Behrmann M. Cortical systems mediating visual attention to both objects and spatial locations. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006;11387-92.
- Shmuelof L, Zohary E. Dissociation between ventral and dorsal fMRI activation during object and action recognition. *Neuron* 2005;457-70.
- Sittig AC, Denier Van Der Gon JJ, Gielen CCAM. Separate control of arm position and velocity demonstrated by vibration of muscle tendon in man. *Exp Brain Res* 1985;445-53.
- Sittig AC, Denier Van Der Gon JJ, Gielen CCAM. The contribution of afferent information on position and velocity to the control of slow and fast human forearm movements. *Exp Brain Res* 1987;33-40.
- Smeets JB, Brenner E. A new view on grasping. *Motor Control* 1999;237-71.
- Smeets JB, Brenner E. 10 years of illusions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2006;1501-4.

-
- Smeets JB, Brenner E, Biegstraaten M. Independent control of the digits predicts an apparent hierarchy of visuomotor channels in grasping. *Behav Brain Res* 2002;427-32.
- Smeets JB, Glover S, Brenner E. Modeling the time-dependent effect of the Ebbinghaus illusion on grasping. *Spat Vis* 2003;311-24.
- Smeets JB, van den Dobbelaars JJ, de Grave DD, van Beers RJ, Brenner E. Sensory integration does not lead to sensory calibration. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006;18781-6.
- Smyrnis N, Evdokimidis I, Constantinidis TS, Kastrinakis G. Speed-accuracy trade-off in the performance of pointing movements in different directions in two-dimensional space. *Exp Brain Res* 2000;21-31.
- Snijders HJ, Holmes NP, Spence C. Direction-dependent integration of vision and proprioception in reaching under the influence of the mirror illusion. *Neuropsychologia* 2007;496-505.
- Snyder LH, Batista AP, Andersen RA. Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature* 1997;167-70.
- Sober SJ, Sabes PN. Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 2003;6982-92.
- Sober SJ, Sabes PN. Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci* 2005;490-7.
- Soechting JF. Does position sense at the elbow reflect a sense of elbow joint angle or one of limb orientation? *Brain Res* 1982;392-5.
- Soechting JF. Effect of target size on spatial and temporal characteristics of a pointing movement in man. *Exp Brain Res* 1984;121-32.
- Soechting JF, Flanders M. Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *J Neurophysiol* 1989a;582-94.
- Soechting JF, Flanders M. Errors in pointing are due to approximations in sensorimotor transformations. *J Neurophysiol* 1989b;595-608.

-
- Soechting JF, Flanders M. Parallel, interdependent channels for location and orientation in sensorimotor transformations for reaching and grasping. *J Neurophysiol* 1993;1137-50.
- Soechting JF, Lacquaniti F. Invariant characteristics of a pointing movement in man. *J Neurosci* 1981;710-20.
- Soechting JF, Buneo CA, Herrmann U, Flanders M. Moving effortlessly in three dimensions: does Donders' law apply to arm movement? *J Neurosci* 1995;6271-80.
- St-Onge N, Adamovich SV, Feldman AG. Control processes underlying elbow flexion movements may be independent of kinematic and electromyographic patterns: experimental study and modelling. *Neuroscience* 1997;295-316.
- Steinmetz MA, Connor CE, Constantinidis C, McLaughlin JR. Covert attention suppresses neuronal responses in area 7a of the posterior parietal cortex. *J Neurophysiol* 1994;1020-3.
- Steinmetz MA, Constantinidis C. Neurophysiological evidence for a role of posterior parietal cortex in redirecting visual attention. *Cereb Cortex* 1995;448-56.
- Stelmach GE, Castiello U, Jeannerod M. Orienting the finger opposition space during prehension movements. *J Mot Behav* 1994;178-86.
- Stenneken P, Prinz W, Bosbach S, Aschersleben G. Visual proprioception in the timing of movements: evidence from deafferentation. *Neuroreport* 2006a;545-8.
- Stenneken P, Prinz W, Cole J, Paillard J, Aschersleben G. The effect of sensory feedback on the timing of movements: evidence from deafferented patients. *Brain Res* 2006b;123-31.
- Stephan KE, Marshall JC, Friston KJ, Rowe JB, Ritzl A, Zilles K, Fink GR. Lateralized cognitive processes and lateralized task control in the human brain. *Science* 2003;384-6.

-
- Steyvers M, Verschueren SM, Levin O, Ouamer M, Swinnen SP. Proprioceptive control of cyclical bimanual forearm movements across different movement frequencies as revealed by means of tendon vibration. *Exp Brain Res* 2001;326-34.
- Straumann D, Haslwanter Th, Hepp-Reymond M-C, Hepp K. Listing's law for eye, head and arm movements and their synergistic control. *Exp Brain Res* 1991;209-15.
- Supuk T, Kodek T, Bajd T. Estimation of hand preshaping during human grasping. *Med Eng Phys* 2005;790-7.
- Thiel CM, Zilles K, Fink GR. Cerebral correlates of alerting, orienting and reorienting of visuospatial attention: an event-related fMRI study. *Neuroimage* 2004;318-28.
- Tillery SIH, Flanders M, Soechting JF. A coordinate system for the synthesis of visual and kinesthetic information. *J Neurosci* 1991;770-8.
- Toni I, Rushworth MF, Passingham RE. Neural correlates of visuomotor associations. Spatial rules compared with arbitrary rules. *Exp Brain Res* 2001;359-69.
- Torres EB, Zipser D. Reaching to grasp with a multi-jointed arm. I. Computational model. *J Neurophysiol* 2002;2355-67.
- Torres EB, Zipser D. Simultaneous control of hand displacements and rotations in orientation-matching experiments. *J Appl Physiol* 2004;1978-87.
- Tunik E, Frey SH, Grafton ST. Virtual lesions of the anterior intraparietal area disrupt goal-dependent on-line adjustments of grasp. *Nat Neurosci* 2005;505-11.
- Tunik E, Rice NJ, Hamilton A, Grafton ST. Beyond grasping: representation of action in human anterior intraparietal sulcus. *Neuroimage* 2007;T77-86.
- Turvey MT. Coordination. *Am Psychol* 1990;938-53.
- Uhlarik JJ, Canon LK. Influence of concurrent and terminal exposure conditions on the nature of perceptual adaptation. *J Exp Psychol* 1971;233-9.

-
- Uno Y, Kawato M, Suzuki R. Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. *Biol Cybern* 1989;89-101.
- Valyear KF, Culham JC, Sharif N, Westwood D, Goodale MA. A double dissociation between sensitivity to changes in object identity and object orientation in the ventral and dorsal visual streams: a human fMRI study. *Neuropsychologia* 2006;218-28.
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier Van Der Gon JJ. How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Exp Brain Res* 1996;253-61.
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier Van Der Gon JJ. The precision of proprioceptive position sense. *Exp Brain Res* 1998;367-77.
- van Beers RJ, Sittig AC, Denier Van Der Gon JJ. Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 1999;1355-64.
- van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P. When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 2002;834-7.
- van Beers RJ, Haggard P, Wolpert DM. The role of execution noise in movement variability. *J Neurophysiol* 2004;1050-63.
- van Doorn H, van der Kamp J, Savelsbergh GJ. Catching and matching bars with different orientations. *Acta Psychol (Amst)* 2005;288-306.
- van Doorn H, van der Kamp J, Savelsbergh GJ. Grasping the Müller-Lyer illusion: the contributions of vision for perception in action. *Neuropsychologia* 2007;1939-47.
- Vercher JL, Sares F, Blouin J, Bourdin C, Gauthier G. Role of sensory information in updating internal models of the effector during arm tracking. *Prog Brain Res* 2003;203-22.
- Verschueren SM, Swinnen SP, Cordo PJ, Dounskaia NV. Proprioceptive control of multijoint movement: bimanual circle drawing. *Exp Brain Res* 1999;182-92.

-
- Verschueren SMP, Cordo PJ, Swinnen SP. Representation of wrist joint kinematics by the ensemble of muscle spindles from synergistic muscles. *J Neurophysiol* 1998;2265-76.
- Vesia M, Vander H, Yan X, Sergio LE. The time course for kinetic versus kinematic planning of goal-directed human motor behavior. *Exp Brain Res* 2005;290-301.
- Vince MA. Corrective movements in a pursuit task. *Q J Exp Physiol Cogn Med Sci.* 1948a;85-103.
- Vince MA. The intermittency of control movements and the psychological refractory period. *B J Psychol* 1948b;149-57.
- Vindras P, Viviani P. Frames of reference and control parameters in visuomanual pointing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 1998;569-91.
- Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, Viviani P. Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. *J Neurophysiol* 1998;3290-4.
- Viviani P, Terzuolo CA. Space-time invariance in learned motor skills. In: Stelmach GE, Requin J, eds. *Tutorials in motor behavior.* Amsterdam: 1980;525-33.
- Wallace SA, Weeks DL. Temporal constraints in the control of prehensile movement. *J Mot Behav* 1988;81-105.
- Wann JP, Ibrahim SF. Does limb proprioception drift? *Exp Brain Res* 1992;162-6.
- Warren DH, Cleaves WT. Visual-proprioceptive interaction under large amounts of conflict. *J Exp Psychol* 1971;206-14.
- Warren DH, Schmitt TL. On the plasticity of visual-proprioceptive bias effects. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1978;302-10.
- Weir P. The reach-to-grasp movement: A new look at an old problem? *Motor Control* 1999;312-25.
- Westwood DA, Dubrowski A, Carnahan H, Roy EA. The effect of illusory size on force production when grasping objects. *Exp Brain Res* 2000a;535-43.

-
- Westwood DA, Heath M, Roy EA. The effect of a pictorial illusion on closed-loop and open-loop prehension. *Exp Brain Res* 2000b;456-63.
- Wilson KD, Woldorff MG, Mangun GR. Control networks and hemispheric asymmetries in parietal cortex during attentional orienting in different spatial reference frames. *Neuroimage* 2005;668-83.
- Wing AM, Turton A, Fraser C. Grasp size and accuracy of approach in reaching. *J Mot Behav* 1986;245-60.
- Wolpert DM, Kawato M. Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw* 1998;1317-29.
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. Perceptual distortion contributes to the curvature of human reaching movements. *Exp Brain Res* 1994;153-6.
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. Are arm trajectories planned in kinematic or dynamic coordinates? An adaptation study. *Exp Brain Res* 1995a;460-70.
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. An internal model for sensorimotor integration. *Science* 1995b;1880-2.
- Woodworth RS. The accuracy of voluntary movement. *Psychol Rev* 1899;22-37.
- Wright CE, Meyer DE. Conditions for a linear speed--accuracy trade-off in aimed movements. *Q J Exp Psychol A* 1983;279-96.
- Young RP, Zelaznik HN. The visual control of aimed hand movements to stationary and moving targets. *Acta Psychol (Amst)* 1992;59-78.
- Zelaznik HZ, Hawkins B, Kisselburgh L. Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J Mot Behav* 1983;217-36.
- Zelaznik HN, Hawkins B, Kisselburgh L. The effects of movement distance and movement time on visual feedback processing in aimed hand movements. *Acta Psychol (Amst)* 1987;181-91.

Zilles K, Eickhoff S, Palomero-Gallagher N. The human parietal cortex: a novel approach to its architectonic mapping. *Adv Neurol* 2003;1-21.

Annexe I: Chapitre de livre

Question: *Comment les cortex pariétal postérieur est-il impliqué dans le contrôle des mouvements volontaires du bras et de la main?*

Kalaska JF, Cisek P, Gosselin-Kessiby N.

**Mechanisms of selection and guidance of reaching movements in the parietal lobe.
Adv Neurol 2003; 93: 97-119.**

Used with permission (Lippincott Williams & Wilkins).

7

Mechanisms of Selection and Guidance of Reaching Movements in the Parietal Lobe

John F. Kalaska, Paul Cisek*, and Nadia Gosselin-Kessiby

Département de Physiologie, Pavillon Paul-G-Desmarais, Université de Montréal, Québec, Canada;

**Section of Neurophysiology, Laboratory of Systems Neuroscience, National Institute of Mental Health, Bethesda, Maryland*

INTRODUCTION

For many years, the parietal lobe was regarded as a functionally homogeneous cortical associative area that integrates multimodal sensory information to generate a single unified and veridical representation of the external world and of the body in a common reference framework. This general-purpose spatial representation was presumably used by sensory-perceptual systems to generate an introspective perceptual image of the spatial structure of the world. Information extracted from it about spatial relationships was presumably also relayed to neural circuits controlling different motor effectors such as the eyes, head, arm, and hand, to guide motor actions and motor interactions with the external world. However, it is now increasingly recognized that different parts of the posterior parietal cortex (PPC) generate different sensory representations in different coordinate frameworks appropriate to different classes of actions, such as directing gaze, orienting, reaching, and grasping (1–6). The parietal cortex does not contain one common unified representation of external space used by all effector systems, but rather a collection of parallel representations each specialized for the unique demands imposed by the sensorimotor control of specific effectors (1,3,7).

We discuss a series of recent studies on the parietal cortex in terms of several key theoretical issues relevant to reaching move-

ments, including the selection and planning of a reaching action as well as its overt performance. This chapter builds on two earlier reviews of parietal function in arm movement control (8,9), and focuses mainly on research done in the past 10 years. A more comprehensive discussion of earlier work may be found in those articles. In this chapter, we focus on the control of arm reaching movements made to visual targets, and emphasize structures in the superior parietal lobule (SPL) medial to the intraparietal sulcus (IPS). Although more lateral cortical regions in the inferior parietal lobule (IPL) have been more intensely studied over the years, a number of recent developments have provided new insights and perspectives on the functional role of the SPL in visuomotor behavior and sensorimotor guidance. We develop two major themes. The first relates to the role of medial parietal regions in the overt performance of reaching movements. The second concerns the role the parietal cortex may play in the processes that use salient sensory inputs to select a particular movement from among the multiple options that are usually available during natural behavior. Where relevant, we also briefly discuss findings on the inferior parietal lobule, frontal cortex, and cerebellum. We begin with a review of theoretical and conceptual issues related to the performance of visually guided reaching that provides a context for subsequent sections.

PERFORMANCE OF VISUALLY GUIDED REACHING

Many motor control theories assume that the neural mechanisms that implement visually guided reaching movements must exhibit several features. First, they must have up-to-date information on the current configuration of the limbs and body posture. Second, they must have access to up-to-date information specifying the target or goal of the movement. Third, they must transform information about the current position of the body, arm, and target into motor commands to drive the hand to the target.

All three of these functions introduce critical issues related to reference frames and sensorimotor coordinate transformations. For instance, to estimate arm posture, neural mechanisms must integrate multimodal signals from many different classes of somatic mechanoreceptors with visual input about arm position and efference copies of outgoing motor commands. To initiate a reach, neural circuits must convert retinal input about target locations into motor commands about causal muscle activity patterns. This planning process prior to movement onset is usually described in terms of a sequence of sensorimotor transformations of reach-related signals in different reference frames, progressing from retinal and eye-centered coordinates in early stages ("extrinsic" coordinates, to signify frameworks that do not require signals about the current status of the arm) to increasingly limb- or even muscle-centered coordinates in later stages ("intrinsic" coordinates, to signify frameworks that do require signals about arm posture and movements or muscle biomechanics). However, the nature of the coordinate transformations intervening between retinal input and motor output is still under investigation (1,6,10,11).

What is the nature and parameter space in which the movement "plan" is expressed? Does this plan include all the moment-to-moment details of movement production from start to end, prior to movement onset (12), or is the a priori plan fairly minimal and most of

the temporal details arise dynamically during movement execution? According to the first view, the motor system preplans the movement in full detail in one coordinate space or another in advance of its initiation. According to the second view, all that is strictly necessary before initiation is a signal specifying the direction of a movement, a "motor error" or "difference vector" between the current (initial) and desired (final) hand position. Consistent with this second general scheme, there is extensive behavioral and modeling evidence supporting the hypothesis that an early stage in the planning of reaching movements involves a motor error signal in hand-centered coordinates (13–19). Before generating the motor commands, many schemes propose that at least one more intervening transformation is necessary to convert the intended action from extrinsic spatial coordinates of hand motion to an intrinsic reference frame of limb motion (20–22). For instance, Soechting and Flanders (21,22) have proposed that before the motor command can be calculated, the final target location is redefined in terms of the desired final arm posture after reaching by several separate psychophysical channels that each signal one of the spatial orientation angles of the upper arm or forearm segments when the hand is at the target location.

Even more fundamental than the issue of sensorimotor transformations is the question of the overall computational structure of the neural systems involved in visuomotor control. Engineering theory distinguishes two basic approaches to control. The first is closed-loop or feedback control, in which a signal about the current state of the system, provided by an external sensory feedback loop from the periphery, is continuously compared to the desired goal state and this difference ("motor error") is used to generate and update the motor command in real time throughout the movement (Fig. 7-1A). This simple scheme at once brings the controlled effector to the desired goal state with minimal a priori planning and compensates for any perturbations that might occur during the movement, if feedback loop gains are sufficiently large. How-

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

99

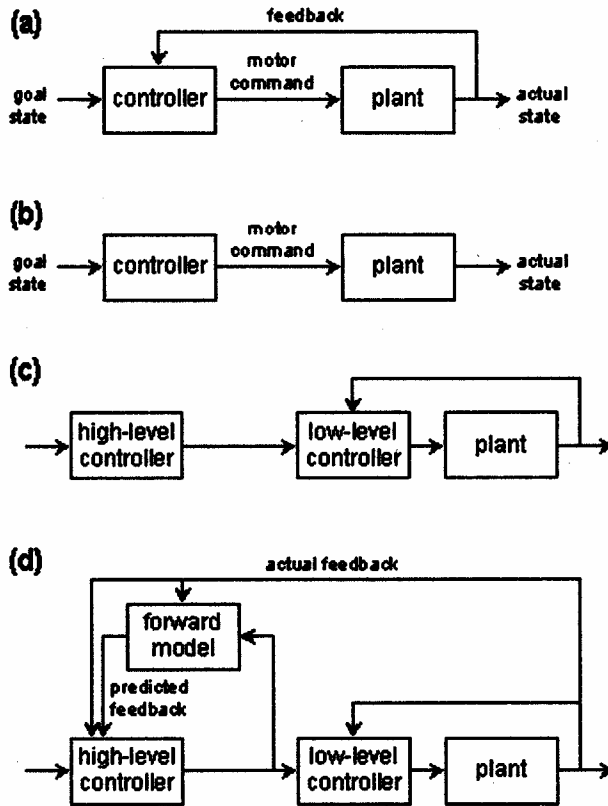


FIG. 7-1. Four different kinds of control architectures. **A:** Feedback control. **B:** Feed-forward control. **C:** Feed-forward control with assistance from feedback correction. **D:** feedback control with assistance from a predictive forward model.

ever, closed-loop control can be unstable if the conduction delays in the feedback loop are too long, because the revised motor command is no longer appropriate by the time it arrives at the plant. Human reaction times to even the simplest visual stimuli are on the order of hundreds of milliseconds. If this delay is representative of the time it takes visual input to influence motor output, then pure feedback control is not a viable foundation for guiding complex movements. For this reason, traditional motor control theory has been primarily based on a second type of control, called open-loop or feed-forward control. In pure open-loop control, the entire time course of the motor command is programmed autonomously and executed without using feedback information (Fig. 7-1B). This kind of scheme is more demanding because it has to compute the command precisely, and must

anticipate and compensate for perturbations. However, provided the motor command is sufficiently accurate, an open-loop controller is not subject to instabilities owing to long conduction delays.

Many control systems used in engineering take advantage of both approaches. For example, robotic controllers often specify the main components of their motor commands in an open-loop feed-forward fashion but then include a fast closed-loop feedback system to fine tune the command to take care of residual errors (Fig. 7-1C). This scheme also implies a strict sequential separation between planning and execution of movements. Inspired by such systems, theories of biological motor control have proposed that the descending command from cortical motor centers is generated predominantly in a feed-forward fashion, as a precomputed "motor

program" (12), which is fine-tuned during execution by fast spinal feedback reflexes. Of course, unlike the robotic schema in Fig. 7-1C, feedback circuits also project to the cortex, but it was presumed that because of conduction delays, they could only have a significant effect on the descending motor command toward the end of a movement (23). From this perspective, the basic organization of the motor system is feed-forward, with feedback playing a supportive role.

However, there is mounting evidence that the opposite description of the motor system might be more accurate, such that the basic organization is a *feedback* circuit in which *feed-forward* processes play a supportive role (Fig. 7-1D). According to this view, a representation of the current state of the system is compared with a representation of its desired goal state, and this difference is used to compute the motor command (14,24). Because of conduction delays, however, the representation of the current state cannot be based purely on sensory feedback from the periphery. Instead, during well-practiced movements an *estimate* of the current state may be provided by an internal feedback system that has learned to anticipate the likely outcome (i.e., prediction of likely future sensory feedback) resulting from particular motor commands within a given task context. A internal feedback system that provides predictions of likely outcomes is called a "forward model" (24–26). In its simplest form, the forward model could simply use an efference copy of motor commands for prediction, but in more complex versions known as "observers" it also uses external feedback signals (Fig. 7-1D). The internal estimate of current state provided by the forward model minimizes stability problems imposed by conduction delays in the external feedback loop and permits the system to function in a fundamentally feedback mode. A second major computational advantage of such an internal feedback loop is that by providing the system with predicted future states with minimal delays, it can theoretically permit online correction of the outgoing motor command to compensate for an-

tipated errors in motor output before they actually occur. In this computational architecture, the motor system is predominantly a series of nested internal and external feedback loops coupled to feed-forward signals, that from a control perspective has more in common with the closed-loop scheme of Fig. 7-1D than with the open-loop schemes of Fig. 7-1B,C.

In the sections that follow, we review recent studies of the SPL in the context of such issues as current state estimation, sensorimotor coordinate transformations, multiple reference frames, online control, and forward models.

The Superior Parietal Lobule

In monkeys, the superior parietal cortex just posterior to the primary somatosensory cortex (SI) was originally defined as a single architectonic region, designated as area 5 or area PE in different cytoarchitectonic schemes. Anatomic and neurophysiologic evidence has now compartmentalized the SPL into four to five subregions with differing nomenclatures (Fig. 7-2A). A rostradorsal region (area 5d, PE) extends from the crown of the IPS to the posterior border of SI proper. A more caudal medial region (area 5m, PE_c, V6A) is located just medial to the junction of the IPS with the lunate sulcus. The cortex in the medial rostral bank of the IPS has been subdivided into separate medial intraparietal (MIP) and medial rostral intraparietal cortex (area 5c, PE_{ip}). The cortex occupying the fundus of the IPS (ventral intraparietal cortex, VIP) is considered transitional with the cortex of the IPL. The cortex in the lateral bank has been subdivided into anterior intraparietal (AIP) and lateral intraparietal areas (LIP).

Each of these subdivisions possesses specific combinations of corticocortical inputs and outputs, implying functional specialization in each area (3–6,27,28). The connections with the precentral gyrus have received particular attention because of the presumed importance of parietofrontal circuits in visuo-motor control. The consensus is that there is an overall mirror-inverted rostrocaudal orga-

some evidence supports a continuous gradient of overlapping reciprocal connections across areas (28,31), other work favors a more selective compartmentalization of connections between specific areas (4,5).

Along with the somatosensory input into the SPL, it is also now well established that there are extensive corticocortical visual inputs from medial components of the dorsal visual stream into medial parts of the SPL (31,32). Because these same parts of the SPL project to PMd and PMdr (Fig. 7-2), they may form the critical corticocortical route by which salient arm movement-related visual information projects into premotor regions (28,31–33).

Finally, Andersen, Snyder and colleagues (11,34) have defined on functional grounds a predominantly arm movement-related region in the medial SPL and immediately adjacent IPL that they have named the parietal reach region (PRR). The PRR has not been localized using rigorous histological criteria. However, magnetic resonance imaging (35) suggests that it overlaps parts of PEc, MIP and V6A in the SPL and the adjacent cortex on the lateral bank of the IPS.

Monitoring Body Posture and Movement: Somatic Inputs, Visual Inputs, and Efference Copies

Because the SPL in monkeys receives a massive corticocortical input from SI, it was traditionally regarded to be a higher-order somatic sensory association area (8,9). Many area 5 cells, especially in PE, PEip, and MIP, respond to complex combinations of multi-joint motions, limb postures, and tactile inputs. This is consistent with extensive evidence that the parietal lobe plays a critical role in generating the so-called “body schema,” the neural mechanisms underlying the perception and introspective awareness of body form, posture, and movement (8,9,36,37). However, the body schema is a highly dynamic construct dependent not only on inputs from somatic receptors, but also on a complex integration of visual inputs about the body

and even efference copies of motor commands (26,38–40). A similar combination of signals is required to permit monitoring and prediction of current state by a forward model (Fig. 7-1D).

In that light, it is an important finding that many area 5 cells, especially in PEip, MIP, and PRR, discharge as a function of the intended direction of arm movements during the delay period of instructed-delay tasks (9,35,41–45). The cells in PE and PEip also typically begin to discharge prior to movement onset in reaction-time tasks, yet many of these same cells are recruited into activity 50 to 60 ms later than cells in MI or PMd (9,46,47). Furthermore, the reach-related discharge of area 5 cells is more strongly coupled to the position of the arm and to the directionality and spatiotemporal form of active arm movements, and less to the causal forces and muscle activity underlying motor output than are cells in primary motor cortex (48–51). This combination of properties is consistent with the hypothesis that parts of area 5 receive convergent peripheral inputs about unfolding movement via SI and internally generated signals about motor intentions from precentral motor areas to generate a representation of body form, posture, and movements that could be used primarily to monitor motor performance (9,14,36,50). However, Burbaud et al. (52) reported that cells in the posterior portion of area 5 deep within the IPS discharged *before* cells in primary motor cortex in reaction-time tasks, whereas the discharge of more anterior area 5 cells lagged behind motor cortex, which is consistent with different functional roles for different parts of the SPL.

This representation of limb posture and movement in SPL is not based only on somatosensory and somatomotor information. Many cells in MIP and more lateral parts of area 5 respond to combinations of both somatic and visual inputs (53,54). One potential function of these neurons could be to generate a cross-modal representation of the spatial relations between body parts and nearby visual stimuli that may contribute to the organization

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

103

of movements directed toward nearby objects in immediate interpersonal space. It may also play a critical role in monitoring limb position and guiding reaching movements themselves. Metabolic studies have shown that anterior and lateral parts of area 5 are equally active during reaching movements to targets in the light and dark (55). In contrast, caudal and medial parts of area 5 are less active when visual feedback about the arm is eliminated during reaching movements in the dark. Imaging studies likewise show an activation of parietal cortex by vision of the arm during pointing movements (56).

Graziano et al. (36) recently reported important new evidence that visual input contributes to the internal neural representation of static body form and posture. First, they confirmed that many area 5 cells (in PE, PEip, and MIP) responded in a graded fashion to somatic signals about different static arm positions when the contralateral arm was extended out in front of the body on either the right or left side of the midline, while it was out of sight behind an opaque barrier. When they placed a stuffed monkey cadaver arm onto the opaque barrier while blocking the monkey's vision and then revealed it to the monkey, some area 5 cells changed their discharge. Typically, the discharge was maximal when the stuffed arm was aligned with the actual position of the monkey's own arm immediately below the barrier, and was reduced when the stuffed arm was placed on the opposite side of the body to the monkey's arm. Although the effect was often modest on a single-cell basis, it produced a statistically significant reduction of total population activity (about 10%) when the actual arm was in the preferred posture for each cell and the stuffed arm was on the opposite side. These cells that integrated somatic and visual signals about arm spatial location were found in both PE and PEip/MIP with about equal frequency, but were rarely seen in SI proper. This response was not caused simply by attention being directed to a novel or foreign object, nor was it a nonspecific response any visual stimulus. The visual modulation was remarkably

specific, in that the object had to be recognizably limblike and in the proper orientation. Turning the stuffed arm around so that the proximal stump was where the hand should be, or placing a stuffed left arm where the right arm should be, substantially reduced or eliminated the effect.

These results show that a subpopulation of SPL cells receives an input signal about the spatial location of a complex limblike visual stimulus and integrates this information with somatic sensory feedback to synthesize a multimodal signal about limb spatial location. These results are consistent with psychophysical evidence that occlusion of vision of the arm results in an immediate shift in the perceived position of the arm (57) and in pointing errors to targets (58,59), which can be improved by intermittent glimpses of the arm. This integration of visual and somatic input about static arm position is accomplished in a statistically efficient manner, in that the variance of errors of estimates of arm position when both sources of information are available is significantly less than that expected from the variances seen when only one or the other is used in isolation (60,61). Similarly, estimates of hand location based on somatic sensory feedback and efference copies of motor commands are combined in a statistically optimal manner (26). Consistent with these findings in neurologically intact subjects, Wolpert et al. (37) have described a patient with a lesion of the left SPL who, like many other parietal-lesioned patients, showed deficits in awareness of the posture and movement of the contralateral arm. However, unlike most such cases, this effect was not permanent. This patient lost awareness of her arm gradually over several tens of seconds after acquiring a static posture at the end of a movement. She could never recover awareness of her arm by any conscious introspective mental effort, but could immediately restore awareness by merely looking at it. Wolpert et al. (37) concluded that the SPL contains a mechanism to integrate and store an internal state estimate of body form and movement based on somatic, visual, and mo-

tor signals that are used to update the state estimate. Whereas most patients with asomatognosia have deficits in both the updating and storage mechanisms of the state estimate, this particular patient uniquely had a deficit specifically in the storage mechanism.

There is other recent evidence of the experience-dependent lability of the body schema and the role of visual input into the SPL in that process. For instance, tools held in the hand often become a psychophysical extension of the arm itself (62). Iriki et al. (63,64) trained monkeys to use a rake-like tool to retrieve food pellets located out of reach of the arm. Single-unit studies in medial SPL regions found that many cells had bimodal somatic and visual receptive fields and that the visual component extended out beyond the arm to include the tool (63). This showed that in the process of acquiring the ability to use the tool, polysensory neurons in medial SPL began to respond to visual inputs in spatial locations congruent with the tip of the tool that would be needed to guide its action. Imaging studies showed a strong activation of the medial IPL related specifically to use of the tool independent of the arm movement itself (64). Tool use-specific activations were also seen in a number of other motor-related structures, including the pre-SMA, premotor cortex, and cerebellum, indicating that the altered body schema in the SPL may be an integral component of a distributed system that performs the visuomotor transformations underlying the visual guidance of skilled movements.

Consistent with this hypothesis, Sekiyama et al. (65) asked subjects to wear reversing prisms continuously for more than a month. Reaching accuracy to visual targets and the accuracy of perceived locations of visual stimuli improved gradually over the first 2 to 3 weeks. This was paralleled by the gradual emergence of an altered body image based on visual inputs, as assessed by the ability of the subjects to correctly identify a drawing of a hand in different spatial orientations as being either a right or left hand. Imaging with fMRI during the latter perceptual body-image task likewise revealed activity in several neural

structures, including the SPL, premotor cortex, and cerebellum, which are commonly associated with visuospatial processing and motor planning. They concluded that the modified body image acquired during prism adaptation resolves not only the prism-reversed mapping between visual and somatic inputs about body form, but also the reversed visuomotor transformation between visual inputs and motor outputs. These findings extend earlier evidence that the parietal cortex plays a critical role in prism adaptation during reaching (66), and further indicate that spatial representations in the parietal cortex serve not only perceptual functions but also or even primarily permit efficient motor interactions with the environment.

Coordinate Systems for the Planning and Execution of Reaching Movements

Cells in all subdivisions of the SPL discharge during arm movements. This discharge is characterized by broad symmetrical tuning functions for different directions of movement, and systematic graded modulations of tonic activity with different arm postures (8,9). A more specific question is the nature of the coordinate framework for reach-related activity. Do SPL neurons encode arm movements predominantly in terms of motor error signals in hand-centered, body-centered, gaze-centered, or other alternative reference frames? To what degree do they signal current or future states? Is there one coordinate framework in the SPL, or many?

Lacquaniti et al. (51) performed the first rigorous neurophysiological study of this question. They trained monkeys to make reaching movements from the center to the eight corners of three cubes in three-dimensional space. The cubes were positioned in three adjacent workspace locations, one centered on the midline and the other two to the left and right of the central cube. They found that area 5 cells (mainly in PE and PEip) typically showed broad tuning for movement direction in one or more of the three cubes. However, the preferred movement direction

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

105

axis of the directional tuning function was usually not the same in each cube, suggesting that movement was not encoded explicitly in a framework of intended hand-centered direction of displacement. Instead, the tuning functions tended to rotate about the vertical axis by an amount that on average was similar to the change in shoulder angle while holding the arm at the central starting location in each cube. No systematic trend was observed for rotations about the other two axes. This suggested that the cells were coding arm posture and movement in a limb- or body-centered coordinate system.

To test this further, they subjected the static postural and dynamic movement-related activity of the cells across all three workspace regions to three different regression models that encoded arm postures and movement directions in terms of static hand location (posture) and intended final hand location (movement) in a single body-centered coordinate framework. Each model defined hand location in a different body-centered parameter space. A spherical coordinate model defined hand location in terms of its elevation relative to a horizontal plane, azimuth angle relative to the sagittal plane and radial distance, all centered on the shoulder. A spherangular model used the same elevation and azimuth angles but defined distance from the shoulder in terms of elbow extension angle. Finally, an orientation-angle model defined hand location in terms of the elevation and yaw angles of the spatial orientation of both the upper arm and forearm segments (22). All three models accounted about equally well for the tonic discharge of area 5 cells during static hold at the target locations and their dynamic activity during movements toward the targets. For most cells, the regression models that expressed movement-related activity in terms of the spatial locations of the intended target locations in different body-centered coordinate frameworks accounted for more of their reach-related activity than did a fourth regression model based only on the direction of displacement of the hand from the central target locations in each workspace (i.e., hand-cen-

tered coordinates that did not capture any changes in spatial locations or arm geometry). These analyses suggested that area 5 cells were signaling reaching movements predominantly in terms of the actual and intended spatial position of the arm, and less about the hand movement trajectory between actual and intended positions (51).

Another striking finding of their analyses was that each cell tended to show a correlation predominantly with only one of the parameters that defined hand location in each of the regression models. In other words, the cells did not code movement in terms of motor error vectors distributed uniformly in the different parameter spaces of each regression model. Instead, they tended to cluster along the axes of each coordinate system. This was consistent with Soechting and Flanders' (22) hypothesis for separate psychophysical channels for each parameter defining final hand location.

Lacquaniti et al. (51) proposed a body-centered reference frame for reaching movements, but their analyses could not distinguish between purely extrinsic spatial parameter spaces (cartesian, spherical) and intrinsic parameter spaces that incorporated information about specific limb geometries. The reason was that in their highly overtrained animals, each target location was associated with a highly stereotypical arm posture, thereby confounding extrinsic and intrinsic parameter spaces. Scott et al. (67) trained monkeys to make reaching movements along the same spatial hand paths to target locations in a horizontal plane at shoulder height while holding the arm either up in the horizontal plane at shoulder level or suspended below the plane of movement in a more natural parasagittal orientation. This manipulation dissociated the trajectories of the reaching movements in intrinsic parametric coordinates, while they remained identical in extrinsic space. They found that many area 5 cells (mainly in PE and PEip) changed their reach-related activity (overall activity level, directional tuning, or both) between arm orientations. This confirmed that the parameter space in which

reaching movements are expressed in that part of area 5 incorporates information about intrinsic arm posture and is not limited only to terms related to body-centered spatial locations and hand-centered errors.

In contrast, Batista et al. (68) found evidence that cells in PRR, more medial than the region explored by Lacquaniti et al. (51) and Scott et al. (67), may code reaching movements in gaze-centered coordinates. Monkeys made reaching movements between targets in a vertical plane on a rectangular grid positioned in front of them. Throughout the reaching movements, the monkeys were required to fixate constantly one of the targets on the panel, independent of start and end target locations. PRR cells were broadly tuned for movement direction or target location relative to a given starting location, as has been found in many other studies of reach-related activity in the SPL. The critical manipulation in this study came when the monkeys were required to change the target that they fixated. This shift in gaze direction often caused a more pronounced shift in the reach-related tuning of the cells than did shifts in starting hand location. Correlation analysis of the tuning functions observed for different starting hand locations and gaze directions indicated that most PRR reach-related activity was better explained in a reference framework in which target locations were defined relative to the current direction of gaze, rather than in absolute spatial or body-, limb-, or hand-centered coordinates.

This finding initially might seem to be at odds with the extensive behavioral evidence that reaching movements are first planned in terms of a motor error signal in hand-centered coordinates. However, the overwhelming majority of those studies did not control for or otherwise account for the effect of gaze direction. Furthermore, Batista et al. (68) recorded in a more medial part of the SPL than in the earlier reaching studies by Lacquaniti et al. (51) and Scott et al. (67).

The latter factor was clearly significant. The study by Batista et al. (68) was followed up by recordings using similar tasks in more

lateral area 5, encompassing parts of MIP, PE, and PEip (41) that likely overlapped with the recording sites in earlier studies. Monkeys again made reaching movements between targets on a vertical grid that involved different combinations of starting and final target locations and gaze directions. In sharp contrast to the findings in PRR, reach-related activity in lateral area 5 during both an instructed-delay period and during movement itself was *least* well explained in a pure gaze direction-centered reference frame. Hand-, body-, or hand-and-body-centered coordinates provided a substantial improvement in explanatory power. Nevertheless, the best fit came when cell activity was represented in a coordinate framework in which targets were always in the same position relative to both the starting hand location and the direction of gaze simultaneously, independent of their absolute spatial locations. This finding is consistent with the hypothesis that cells in area 5 represent potential movements as a vector difference between an estimate of the current position of the hand and the intended target location (14), and suggests that this vector is represented in eye-centered coordinates.

Despite differences in their conclusions, the results of Lacquaniti et al. (51), Scott et al. (67), and Buneo et al. (41) concur that the reach-related reference frame in more lateral parts of the IPS incorporates information about starting arm position. Recent results in our own laboratory suggest that the trend toward limb-centered coordinates continues in PMd and MI (69). Cells were studied during reaching to targets in an instructed-delay task without oculomotor control. Cell activity was analyzed as a function of gaze direction during the spontaneous fixation episodes. Cells often showed planar modulations in activity as a function of momentary gaze direction, as described previously in PMd in a different task (70). However, this gaze modulation was generally modest, accounting for substantially less than 20% of total task-related discharge variance in the large majority of cells. Regression of discharge in a reference frame of intended movement direction relative to the

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

107

starting hand location systematically accounted for far more of the variance. Moreover, specific tests failed to find evidence consistent with gaze-centered coordinates in virtually all cells tested. In contrast, preliminary results using the same task in a parietal region overlapping the recording sites in Buneo et al. (41) and Batista et al. (68) showed far stronger effects of gaze direction and evidence for a gaze-centered reference framework (69).

The most medial parts of the SPL, including PEc, MIP, V6A, and 7m, have also been the subject of a number of recent studies. Oculomotor signals are particularly prominent in these medial areas such as V6A (71, 72). Each of these regions has also been studied in a series of tasks that required reaching to or looking at targets in a variety of different conditions (2,31,73–75). One of the striking features of the cells in these areas is that they are typically modulated systematically as a function of many different factors during reaching movement tasks. Different cells respond to different combinations of inputs, including the direction of intended or executed arm movements, static arm postures, retinal inputs about target stimuli, motion of the target, and visual feedback about movements of the arm itself, as well as the direction of gaze and eye movements. An even more striking feature of these multiple convergent inputs is that the major axis of the tuning function of each of the factors that modulate the activity of a given cell all tend to cluster in a similar region of direction space called the cell's "global tuning field." Different cells possess different global tuning fields for their inputs. This multimodal convergence of different inputs with a common directional bias was hypothesized to be the single-neuron substrate for a process of successive matching of different sources of information needed to organize an arm movement directed toward a spatial target and to perform some of the early intervening sensorimotor transformations necessary to convert target location into limb motor commands (27,73). Furthermore, this multimodal convergence may permit the dy-

namic context-dependent construction of different coordinate frameworks as a function of task requirements and the needs of different effectors (1,2,6,31,33,74,76).

The results of these various studies indicate a progressive trend in the response properties of cells along the IPS that is not consistent with a single homogeneous coordinate framework for reaching in the SPL. The properties of cells in the most medial parts of the SPL (MIP, PEc, V6A, PRR) show a strong influence of visual and oculomotor signals, and reach-related activity is apparently coded in gaze-centered coordinates. These properties are consistent with a role in the putative early stages of sensorimotor transformations (33,68). In more lateral regions (PE, PEip), there is a much stronger representation of static arm posture and movement based on both somatic and visual inputs and a shift in coordinate frameworks toward a more body- or limb-centered representation. Even here, however, gaze direction makes a significant contribution to reach-related activity. The properties of cells in this part of the SPL are more consistent with a role in the generation of a neural representation of body form, posture, and movement for perceptual purposes and for the monitoring of motor performance, than with a predominant causal role in motor planning itself (9). This putative functional dichotomy between more medial and lateral parts of the SPL requires further experimental validation (36).

This progressive shift in reference frames is consistent with the sensorimotor coordinate transformation hypothesis for the planning and control of reaching movements. Nevertheless, it is noteworthy that one does not see abrupt and complete transitions between retina-, gaze-, body-, or limb-centered frameworks predicted by standard sensorimotor transformation models. Instead, cells throughout the SPL show convergence of a greater range of different types of inputs than expected at any putative sequential coordinate transformation stage. For instance, gaze-related signals are seen to different degrees throughout the SPL, and extend into the pre-

motor cortex. Likewise, somatosensory and somatomotor signals related to current limb position and intended arm movements modulate cell activity even in medial parts of the SPL that are presumably implicated in some of the earliest stages of visuomotor processing. Clearly, parietal neural mechanisms do not respect the arbitrary mathematical and geometrical formalisms of the standard coordinate transformation hypothesis.

Furthermore, there may well be computational and strategic advantages for this extensive degree of convergence of multimodal reach-related signals. In one computational scheme (6,27,33,74), the direction of gaze and current arm position are the two unifying frames of reference on which the visuomotor control system learns the stable relationships between multiple convergent sources of information required to perform the visuomotor transformations from retinal input to motor output by a process of progressive matching of combinations of inputs. Alternatively, the parietofrontal visuomotor circuits may be implementing a neuronal approximation of the complex multidimensional nonlinear transformation underlying visually guided reaching via linear combinations of radial basis function representations (1,76–78). Although approaching the problem using different formalisms and vocabularies, both computational schemes possess many features in common. Both show that simultaneous coding of multiple inputs in different reference frames by single neurons can permit extraction of reach-related information in a specific appropriate reference frame in a context-dependent manner. Both resolve the combinatorial explosion problem inherent in trying to integrate simultaneously many different sources of input signals by decomposing the global computational problem into a series of smaller computational stages that integrate subsets of inputs expressed in different reference frames in a disciplined fashion (27,76). In that sense, the sequential coordinate transformation hypothesis retains general heuristic value for describing the functional role of the global shifts in response properties from more visual,

gaze-centered, and extrinsic spatial representations to more limb-centered and intrinsic parametric representations within the distributed parietofrontal circuitry for reaching movements. Where these computational schemes differ from the most simplistic literal neural implementation of the coordinate transformation hypothesis is that they imply that cortical neurons contribute to visuomotor control by attempting to capture the relationships between different combinations of input and output signals in different contexts, rather than attempting to represent movement explicitly in any particular parameter space or reference frame (27,76). Therefore, they make no explicit distinction between the representation of movement in a given coordinate framework and the causal transformation mechanisms between different putative coordinate frameworks.

Online Control

The role of the parietal cortex in visuomotor control is most often discussed in terms of the putative sensorimotor transformations required to generate a motor command prior to movement onset. However, this represents only one aspect of the visual guidance of action. Another important aspect concerns the real-time mechanisms that ensure that the hand arrives successfully at the target. There is mounting evidence that the parietal cortex plays a critical role in online control throughout movement (25). Online control itself involves a number of functions including the real-time generation of the time-varying motor command and processes that monitor performance and correct for errors in motor commands. The errors can arise both from imprecision in the processes that generate the motor command itself and from unexpected changes in the external world, such as shifts in target location. We focus mainly on the issue of real-time error correction.

There is extensive evidence that the motor system possesses efficient mechanisms to correct for certain types of performance errors at latencies that are substantially shorter

than standard visual reaction time delays. For instance, a number of studies have inferred that the initial motor command for reaching movements is only an approximation of the correct motor command, and that errors in the initial command are fine-tuned in real time as the movement unfolds (16,17,20,79). Visual feedback received early in the movement contributes to this rapid online correction process (80). This online process can also correct for initial output errors evoked by an optical illusion, even when vision of the arm during movement is not permitted (81), implying that the correction mechanism also uses somatic feedback or efference copies of motor commands. The latter finding emphasizes the distinction between planning and online control, and suggests that context, such as visual inputs that evoke a perceptual error, has more influence on planning than on online control (81).

Another major line of evidence supporting rapid online control and correction of errors comes from target-shift experiments, in which the target of a reach is displaced just prior to or during the arm movement (82,83). In such conditions, arm movements show a rapid correction of the trajectory in-flight at latencies that are often much shorter than standard visual reaction times (83,84). These findings suggest that the activation levels for the appropriate muscles are continuously adjusted to move the hand in the direction of the current internal representation of target location.

These fast corrections appear to be mediated by an unconscious "automatic" process (85). Their occurrence does not require conscious detection of target displacement (82, 85-88). They even occur when there is no visual feedback of the moving hand (86,87). The corrections also appear to be relatively resistant to voluntary modifications such as stopping instead of correcting or moving in the opposite direction to the target shift (84, 89,90).

A number of lines of evidence suggest that rapid automatic corrections during ongoing movements involve the PPC. For example, automatic corrections to unperceived target

shifts were abolished in 4 of 5 normal subjects when transcranial magnetic stimulation (TMS) was applied over the PPC contralateral to the performing arm (86). An imaging study found a specific activation within the PPC associated with corrections of reaching movements in response to target shifts, independent of other confounding factors (91). Finally, Pisella et al. (90,92) reported that a patient with a bilateral lesion of the PPC was able to point accurately to and grasp stationary targets but was unable to correct such movements rapidly when the target was suddenly displaced. Normal subjects performed such corrections reliably, even when instructed not to do so.

Some of the most compelling evidence for the role of the PPC in visuomotor control comes from the deficits incurred after parietal lobe injuries. One of the most striking of those deficits is the optic ataxia that can follow primarily from lesions of the SPL in humans. It is characterized in part by gross spatial and directional errors during visually guided arm movements. There is no primary motor deficit, as evidenced by the observation that reaching under proprioceptive guidance, such as pointing to different parts of the body, is usually intact. This indicates that the cortical system that controls arm movements that are not dependent on visual guidance remains functionally intact. Optic ataxia often has been interpreted to result from the disruption of a spatial representation of visual information within the parietal cortex, or as a disconnection syndrome within a serial process that projects spatial information from the parietal cortex to frontal motor areas. However, its origin is being reinterpreted in the light of recent insights into SPL function. Battaglia-Mayer et al. (33,93) have proposed that optic ataxia results primarily from a disruption of the dynamic integration of visual, eye position, and arm position information with recurrent internal feedback signals about motor intentions at the single-cell level in medial SPL, thereby perturbing the organization of appropriately directed visually guided arm movements. The neural substrates of that integration are the

multimodal global tuning fields of medial SPL neurons and recurrent re-entrant loops of connections between parietal and frontal motor regions. Desmurget et al. (85,86,90) argue that optic ataxia does not reflect a deficit in initial motor planning per se prior to movement onset or a general visuomotor dysfunction, but rather a specific deficit in rapid automatic online control of arm movements using visual inputs during the movements. In their view, the PPC is implicated in many visuospatial and visuomotor functions, including online control, but the latter is particularly dependent on the functional integrity of the SPL. These two hypotheses are not necessarily mutually exclusive, because the global tuning functions and re-entrant processing described by Battaglia et al. (33,93) could subservise both a priori planning processes and online control.

The deficits observed with parietal damage also suggest that the PPC is primarily involved in movements guided online by *currently available* visual information, as opposed to movements guided from memory. For example, Milner et al. (94,95) studied the performance of patients (A.T. and I.G.) with severe bilateral damage to the parietal lobes, resulting in optic ataxia, who exhibit large errors during normal pointing. Interestingly, however, the pointing accuracy of parietal subject A.T. *improved* when she was required to wait 5 seconds before pointing, unlike normal subjects whose accuracy was always worse for delayed movements (94). A similar result was reported for patient I.G., who was first unable to scale the grip size when a simple immediate grasp was required, even when the target object had been previewed (5 second delay). However, a good grip scaling was observed in pantomimed grasping to remembered target objects (95). After practice, I.G. became able to scale the grip when grasping a real target object that had been previewed earlier. Her scaling was guided by *memorized* visual information, because she did not recalibrate grip when a different object was covertly substituted for the original target during a delay period. In contrast with normal subjects

who invariably ignored the previewed information, I.G. depended on the previewed information to program a grasp without regard to the current visual information.

It is possible that patients with parietal damage make use of an alternative route for visuomotor guidance, normally used when guiding movements from memory, which involves the ventral visual stream (95). The presence of this alternative route is supported by the observation that a patient with damage to the ventral stream (D.F.) showed normal grip scaling when grasping real objects (96), but could not pantomime the same movements to remembered targets (97).

Paradoxically, the behavioral evidence that the parietal cortex predominantly plays a role in movements guided by *current* sensory information (94,95,97) appears to be at odds with the many single-unit studies that have shown sustained activity in various regions of the PPC during a memorized instructed-delay period, when targets' signals are no longer visible (3,43,44,98). However, the two sets of findings are not necessarily contradictory. For instance, it is possible that when intact subjects perform movements to memorized targets, spatial information is sustained in PPC via alternative pathways involving the ventral visual system and prefrontal cortex. In intact monkeys, the activity of LIP output neurons is significantly reduced when visual stimuli are not present (99), and it remains to be seen whether such memory-period activity is present at all when ventral processing has been disrupted. Future research with both human subjects and with monkeys is needed to resolve these questions more fully.

A Neural Circuit for Online Control

The view of visuomotor control as a feedback circuit assisted with a forward model (Fig. 7-1D) raises the question of where in the brain the various putative computations take place. There is strong evidence that the PPC, and the entire parieto-frontal network, is part of a neural mechanism for visually guided reaching (2,5,6,10), and neural correlates of

directional motor commands are found throughout the SPL (9,35,41–45). The computation of these directional signals requires two kinds of information: a representation of target position, and a representation of the current hand position. This raises additional questions. First, there is the issue of how and where information on target locations undergoes transformations from a visual coordinate system to an intrinsic effector-related representation, that is, the internal model of *inverse kinematics*. Imaging studies strongly implicate the PPC in this process (66). Furthermore, we have already reviewed results from single-unit recordings that suggest that medial parts of PPC (PEc, MIP, V6A) represent movements in eye-centered coordinates (41, 68,74), whereas movement-related activity in more lateral parts of the SPL (PE, PEip) appears to be more strongly influenced by limb posture (51,67). Second, the PPC also appears to be involved in the integration of multimodal information on body posture and hand position (36,54–56,63). This integration can use current proprioceptive and visual information to estimate limb position, and it can also use a predictive estimate of position based on the efference copy of motor commands, that is, an internal model of forward kinematics, or simply, a forward model. Although some authors have suggested that the forward model may reside in the PPC itself (86), it is also possible that the PPC simply receives input from a forward model located elsewhere, such as the cerebellum (24).

The results reviewed in the preceding sections may be used to sketch out the general neural circuit for visuomotor guidance. This simple model has the basic structure of the control scheme in Fig. 7-D: a feedback system assisted with a predictive forward model. In this view, parietal cortex compares visual information on the location of a reach target with an estimate of the current limb position. In novel movements, this estimate is based on overt visual and proprioceptive feedback, but in well-learned movements, a forward model predicts the current limb position using the efference copy of recent motor commands.

Thus, the parietofrontal circuit acts as an “automatic pilot” for the hand (90), using current visual information and an estimate of current position to generate the command for moving the hand to the target.

This simple circuit may be used to interpret a large variety of the studies described in the preceding sections, including evidence for representations of target location, body configuration, and reach directions in parietal cortex (9,35,36,41–45,51,54–56,63,67,68,74), online guidance of movement (84,86,88,90), and immediate versus delayed reaches by intact and neurologically damaged subjects (24,94,97,100). For example, during normal movements with full visual feedback, the parietal circuit smoothly guides the motor command to its target, automatically correcting for any perturbations such as target shifts. When damage or inactivation of the parietal cortex prevents the operation of this automatic pilot, an alternative ventral route for visuomotor guidance comes into play. Together with a forward model that predicts current hand position, this remembered target representation can be used to guide movements, albeit with reduced accuracy. Patients with parietal damage (90,92) and normal subjects whose PPC has been temporarily inactivated (86) use this alternate route to guide their pointing movements, but they do not correct for a target jump because they are using stored target location information. This alternate route is also used by normal subjects when they reach to a remembered target. However, when full visual feedback is available, the online parietal system is engaged instead. This may be the reason why patients such as A.T. and I.G., with PPC lesions, perform poorly during online movements (because their damaged parietal circuit is in control), but perform fairly well when reaching or scaling grip to a remembered target (94,95).

To summarize, there is growing evidence that the superior parietal lobule forms part of a large circuit involved in the online visual guidance of reaching movements. During the course of reaching, this circuit continuously computes the difference between the loca-

tion of the hand and the location of the target (expressed within an eye-centered coordinate framework, at least in some parts of the SPL), and uses this difference to shape the ongoing motor command. For this reason, it automatically corrects for any perturbations such as target motion. The circuit does not operate in a simple closed-loop fashion, however. It uses a forward model (located either in the cerebellum or in the parietal cortex itself), that estimates the current position of the effector using an efference copy of recent motor commands and information about the context in which the movement is performed. Alternative routes for visuomotor guidance appear to exist, but the fast parietal system appears to be critical to most of our visually guided interaction with the ever-changing environment.

Selecting an Action

To this point, we have discussed control issues related to the performance of a reaching movement to a single visually defined target. However, the world around us normally presents many opportunities for action at any given moment, including many potential reach targets such as your morning cup of coffee, glass of juice, and bagel. It has often been assumed that the brain decides on an action, such as choosing to reach toward one of many alternative targets, via cognitive processes that are separate from and antecedent to the motor mechanisms involved in overt execution of the selected action. These decision-making processes supposedly operate on perceptual representations of the world. The posterior parietal cortex has long been implicated in the construction of such perceptual representations for sensory guidance of behavior.

However, the sensory representation of the world in the parietal cortex is often highly impoverished when the subject is not actively engaged in a behavioral task, highly context-dependent when so engaged, and highly selective for different stimulus attributes in different parietal regions (1,3,54,98). In

particular, neurons in many parietal regions seem to be strongly modulated by the salience of sensory stimuli. This property is best documented in LIP. Many LIP neurons discharge in relation to visually guided saccades. However, it has been argued that LIP activity does not represent the saccade plan *per se*, but instead represents a “salience map” of visual space prior to saccadic target selection (3,101). The visual response of LIP neurons is strongest to stimuli that draw attention by standing out from the background, suddenly appearing, or briefly moving, whether or not the stimulus serves as a target for saccades (101). LIP neurons also respond during saccades, but this response is strongest when the saccade is guided by a visual stimulus than when it is made from memory (99,102). Finally, LIP cells respond to visual “distractor” stimuli even when a saccade is already planned toward a different location (103).

In contrast, other evidence supports a direct role for LIP neural activity in saccade planning (45,98). For example, LIP neurons were preferentially activated when a salient sensory stimulus serves as the target for a saccade rather than a reach (34). Conversely, when the same saccadic movement is guided by different sensory cues (visual versus auditory), LIP neurons show similar activity patterns (104). These results have been interpreted as evidence that the parietal cortex represents the intention to make a specific movement regardless of the sensory information used to specify that movement (98).

Despite much effort, it has proven impossible to resolve whether the parietal cortex is primarily involved with representing perceptual space or with representing potential actions (105,106). This difficulty is itself informative. Debates among salience, attention, and intention in LIP (3,45,98), or between the sensory versus motor interpretations of area 5 activity (9) presuppose mutually exclusive distinctions among perceptual, cognitive, and motor executive processes, but these distinctions may be too rigidly defined (106–108).

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

113

A growing body of research on the neural substrates of the decision-making processes involved in saccade selection suggests that these decisions are made within the same structures that also plan and execute the selected movement, distributed throughout parietal and frontal cortex and even subcortical systems (109–118). In this view, potential saccadic movements are specified concurrently (106,119–121) and engage in a competition for release into overt execution. This competition is influenced by various factors, such as the probability of a given saccade or the size of the associated reward (115), or the sensory evidence favoring a particular choice (113,118). LIP appears to be directly involved in this competitive decision-making process (115,118) together with the frontal eye fields (111,116,117) and dorsolateral prefrontal cortex (113). Even cells as close to the motor periphery as those in the superior colliculus respond to multiple saccade targets and reflect the certainty of selection of a particular target over others (119,122). All of these results suggest that the decision to perform a saccade does not occur within a localized central “cognitive” system prior to engaging motor executive circuits. It appears instead to involve a distributed network of cortical and subcortical regions, some of which are directly involved in saccade execution. From this perspective, cell activity in LIP is neither uniquely related to a spatial representation nor to a specific motor intention, but also reflects the simultaneous processing of decision-making variables that influence the selection of one saccadic command from among multiple potential saccadic movement choices.

The powerful effect of attention on LIP neuron activity also can be viewed within the context of competitive selection from among multiple potential saccade targets. Directing attention to different spatial locations is tightly coupled to overt orienting behavior, of which saccades are a part, and the ability to direct attention covertly to a location independent of eye and/or head movement may have evolved recently within the context of overt

orientation behavior (123,124). In support of this functional association between attention and intention, saccade-related cells in the superior colliculus are engaged even during covert attentional shifts (123), and cortical systems for shifting spatial attention and for making overt saccades overlap extensively (125).

Furthermore, it has been suggested that attention itself is an integral part of the larger process of action selection (126–130). Rushworth and colleagues have proposed that the parietal lobe contains partially distinct attention mechanisms for selecting gaze and reach targets. Functional imaging suggests that these mechanisms involve, respectively, the lateral and medial banks of the intraparietal sulcus (131), and lesion studies particularly implicate the left parietal lobe in the selection of hand actions (132). From this perspective, this form of “motor attention” can be regarded as a centrally generated bias favoring one action over another that contributes to the competitive selection process in much the same way as other decision-making variables such as salience, response probability, and reward expectancy. It would be the motor equivalent of the more familiar sensory attention processes that serve to selectively enhance or suppress sensory signals on the basis of an a priori central bias toward certain sensory properties such as modality or spatial location.

The concept of “motor attention” as a predisposing decisional factor in response selection is supported by recent studies by Snyder et al. (34,35,45). They trained monkeys to prepare either saccades or reaching movements to a target presented in an instructed-delay task (45). The animals were subsequently informed of the effector choice (eyes, arm) by a second arbitrary stimulus. Many cells in both PRR and LIP discharged during the initial delay period when the monkeys knew the target location but before they knew which response to make. Subsequent changes in activity of these cells after the choice cue was presented indicated that many of the PRR cells were predominantly related to arm

movements, whereas others were coupled to eye movements. Their coactivation prior to the choice cue indicated that the monkey was attending to a spatial location and preparing simultaneously to perform two different actions toward it, and the choice between them was eventually made using an arbitrary stimulus-response rule. When a stimulus presented at the intended target location informed the monkey to change the intended response from a saccade to a reach or vice versa, activity changes related to the effector change were seen in PRR and LIP (34). Because the effector-change cues were presented at the intended target location, the activity changes could not be explained by a shift in the location of spatial attention. Finally, Calton et al. (35) studied PRR in a task in which the effector choice cue was presented before the target location information. Many reach-related cells changed their activity as soon as the reach cue was presented, even before the monkeys could know in which direction to move. These results revealed the existence of a centrally generated bias to perform one class of actions (reach) over others that could be independent of any information about a spatial locus of attention or the specific metrics of the response. This bias may be a neuronal correlate of motor attention (131,132) or motor "set" that contributes to the competitive selection of actions.

Further evidence of the simultaneous preparation of multiple potential actions comes from studies in our laboratory. In one study, monkeys were trained to move toward a target, away from it, or not to move at all, in response to the colors of cues presented in different target locations in an instructed-delay task (9,44,133). Cells in both medial area 5 and PMd systematically reflected the directionality of reaching movements when the monkeys prepared to move toward or away from the instructional cue. However, when the NO-GO instruction was presented, a clear dichotomy arose between area 5 and PMd. Whereas PMd cell discharge reflected the decision not to move, cells in area 5 continued to

signal the directionality of the potential but unexecuted movement toward the target location (9,44).

In a second study, monkeys were presented briefly with two potential target locations for reaching movements, and later were presented with a nonspatial cue signaling to which of the two memorized target locations to move (134). As soon as the two possible targets were presented, directional signals related to both potential movements appeared in dorsal premotor cortex (PMd). Once the decision between these options was made according to the second nonspatial choice cue, the signal associated with the rejected target was suppressed and the remaining directional activity indicated the monkey's choice. This activity was not simply a representation of the sensory information by which the monkey made its choice, because the PMd activity during the delay period of trials in which the monkey incorrectly moved to the rejected target signaled their erroneous choice and not the sensory evidence leading to that decision. In a preliminary investigation, we have found that 16 of 34 task-related cells recorded in MIP/PRR in the two-target task likewise responded when either of the two targets was presented near their preferred direction (135). Once the decision was made, 15 of these 16 cells reflected the selection of one target over the other. These observations suggest that the primate brain can begin to perform in parallel the sensorimotor transformations to specify two mutually exclusive reaching movements before finally selecting one of them for overt execution.

These various studies have a number of important implications. They show that the brain can begin to formulate a limited number of response options simultaneously before sufficient information is available to settle on one action (108,109,113,136). The selection process is competitive and can be biased by many factors. This competition occurs not only between possible targets for a saccade or reach, but also between choices of effector. The decision-making process involves distrib-

uted parieto-frontal circuits and overlaps the circuits implicated in the overt execution of the final selected choice. Finally, the processes involved in the selection, planning, and execution of a voluntary movement are not organized in a strictly serial manner.

This hypothesis makes a number of empirically testable predictions. First, if the parietal subregions specialized for different kinds of movements (reaching, grasping, orienting, etc.) are all capable of simultaneously representing different potential actions, then cells in many parts of the PPC should be modulated by the kinds of biasing factors that influence the competition for action selection. Such influences have been documented in LIP in saccade tasks (115,118), but they should be evident in other parts of the posterior parietal cortex also. For instance, if a monkey is presented with two possible targets for reaching movements, then neural signals in MIP corresponding to the two potential actions should be modulated by the decision variables involved in selecting between them. Many different kinds of biasing factors may be reflected in parietal activity, including influences of salience, predicted reward size, selection probability, and so on. For example, if two potential movements are presented simultaneously in a free-choice paradigm but one requires more effort (i.e., larger force production), then cells in MIP may discharge less for the harder movement. Sensitivity to force output levels is generally low in the parietal cortex in situations in which a single response choice is available and force levels are only pertinent for specifying the requisite motor command for response execution (50,137). In contrast, when force output level becomes a decision variable, the prediction is that the parietal cortex cell activity will become more strongly modulated by force. Furthermore, activity may be reduced for movements requiring larger forces not because it represents the force output per se, but because it reflects the monkey's process of deciding between two options and its preference for choosing the one that yields the best return for effort expended.

CONCLUSIONS

This chapter has touched on a wide range of themes, including representations of body schema, online guidance of movements, forward models, and selection of actions. This array of concepts seems appropriate when reviewing a structure with such a diversity of functions as the superior parietal cortex. We believe that this diversity is not without order, however. The apparently multiplexed sensory and motor representations in parietal regions reflect its role in sensorimotor integration and movement guidance. As discussed, a neural mechanism for motor guidance must have access to information about body configuration and spatial layout of targets and obstacles, and must act during the course of movement to transform this information into motor commands. The posterior parietal cortex appears to meet all of these criteria.

Furthermore, a biological system for sensorimotor guidance need not be rigidly separated from the parts of the brain involved in selecting movements. The world is full of things to look at, reach out to, and touch, and parallel specialized subregions of the PPC may be constantly interpreting visual information to crudely specify potential saccade, reach, and grasp actions, among others. Even during an ongoing movement, information about the location of objects relative to body segments may be useful for modifying the motor command or for switching to a different action altogether.

In summary, the functional roles of the PPC defy the rigid functional decomposition of many models of voluntary behavior into perceptual, cognitive, and motor representations. Instead, the PPC may act both as a blackboard for deciding among currently available potential actions, and as a system for executing the selected action through feed-forward mechanisms to specify the initial motor command and internal and external feedback loops to ensure rapid and accurate sensorimotor control.

REFERENCES

1. Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, et al. Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu Rev Neurosci* 1997;20:303–330.
2. Caminiti R, Ferraina S, Battaglia-Mayer A. Visuomotor transformations: early cortical mechanisms of reaching. *Curr Opin Neurobiol* 1998;8:753–761.
3. Colby CL, Goldberg ME. Space and attention in parietal cortex. *Annu Rev Neurosci* 1999;22:319–349.
4. Matelli M, Luppino G. Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *NeuroImage* 2001;14:S27–S32.
5. Rizzolatti G, Luppino G. The cortical motor system. *Neuron* 2001;31:889–901.
6. Wise SP, Boussaoud D, Johnson PB, et al. Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annu Rev Neurosci* 1997;20:25–42.
7. Stein JF. The representation of egocentric space in the posterior parietal cortex. *Behav Brain Sci* 1992;15:691–700.
8. Kalaska JF. The representation of arm movements in postcentral and parietal cortex. *Can J Physiol Pharmacol* 1988;66:455–463.
9. Kalaska JF. Parietal cortex area 5 and visuomotor behavior. *Can J Physiol Pharmacol* 1996;74:483–498.
10. Kalaska JF, Scott SH, Cisek P, et al. Cortical control of reaching movements. *Curr Opin Neurobiol* 1997;7:849–859.
11. Snyder LH, Batista AP, Andersen RA. Intention-related activity in the posterior parietal cortex: a review. *Vision Res* 2000;40:1433–1441.
12. Keele SW. Movement control in skilled motor performance. *Psychol Bull* 1968;70:387–403.
13. Bhat RB, Sanes JN. Cognitive channels computing action distance and direction. *J Neurosci* 1998;18:7566–7580.
14. Bullock D, Cisek P, Grossberg S. Cortical networks for control of voluntary arm movements under variable force conditions. *Cereb Cortex* 1998;8:48–62.
15. Bullock D, Grossberg S. Neural dynamics of planned arm movements: emergent invariants and speed-accuracy properties during trajectory formation. *Psychol Rev* 1988;95:49–90.
16. Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, et al. Accuracy of planar reaching movements: II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 1994;99:112–130.
17. Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res* 1994;99:97–111.
18. Messier J, Kalaska JF. Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res* 1997;115:469–478.
19. Morasso PG. Spatial control of arm movements. *Exp Brain Res* 1981;42:223–227.
20. Karst GM, Hasan Z. Initiation rules for planar, two-joint arm movements: Agonist selection for movements throughout the work space. *J Neurophysiol* 1991;66:1579–1593.
21. Soechting JF, Flanders M. Errors in pointing are owing to approximations in sensorimotor transformations. *J Neurophysiol* 1989a;62:595–608.
22. Soechting JF, Flanders M. Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *J Neurophysiol* 1989b;62:582–594.
23. Keele SW, Posner MI. Processing of visual feedback in rapid movements. *J Exp Psychol* 1968;77:155–158.
24. Miall RC, Wolpert DM. Forward models for physiological motor control. *Neural Networks* 1996;9:1265–1279.
25. Sabes PN. The planning and control of reaching movements. *Curr Opin Neurobiol* 2000;10:740–746.
26. Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. An internal model for sensorimotor integration. *Science* 1995;269:1880–1882.
27. Burnod Y, Baraduc P, Battaglia-Mayer A, et al. Parietofrontal coding of reaching: an integrated framework. *Exp Brain Res* 1999;129:325–346.
28. Johnson PB, Ferraina S, Bianchi L, et al. Cortical networks for visual reaching: physiological and anatomic organization of frontal and parietal arm regions. *Cereb Cortex* 1996;6:102–119.
29. Jones EG, Coulter JD, Hendry HC. Intracortical connectivity of architectonic fields in the somatic sensory, motor and parietal cortex of monkeys. *J Comp Neurol* 1978;181:291–348.
30. Pandya DN, Kuypers HGJM. Cortico-cortical connections in the rhesus monkey. *Brain Res* 1969;13:13–36.
31. Marconi B, Genovesio A, Battaglia-Mayer A, et al. Eye-hand coordination during reaching. I. Anatomic relationships between parietal and frontal cortex. *Cereb Cortex* 2001;11:513–527.
32. Caminiti R, Ferraina S, Johnson PB. The sources of visual information to the primate frontal lobe: a novel role for the superior parietal lobule. *Cereb Cortex* 1996;6:319–328.
33. Battaglia-Mayer A, Caminiti R. Optic ataxia as a result of the breakdown of the global tuning fields of parietal neurones. *Brain* 2002;125:225–237.
34. Snyder LH, Batista AP, Andersen RA. Change in motor plan, without a change in the spatial locus of attention, modulates activity in posterior parietal cortex. *J Neurophysiol* 1998;79:2814–2819.
35. Calton JL, Dickinson AR, Snyder LH. Non-spatial, motor-specific activation in posterior parietal cortex. *Nat Neurosci* 2002;5:580–588.
36. Graziano MSA, Cooke DF, Taylor CSR. Coding the location of the arm by sight. *Science* 2000;290:1782–1786.
37. Wolpert DM, Goodbody SJ, Husain M. Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nat Neurosci* 1998;1:529–533.
38. Goodbody SJ, Wolpert DM. The effect of visuomotor displacements on arm movement paths. *Exp Brain Res* 1999;127:213–223.
39. Lackner JR. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain* 1988;111:281–297.
40. Ramachandran VS, Hirstein W. The perception of phantom limbs. The D. O. Hebb lecture. *Brain* 1998;121:1603–1630.
41. Buneo CA, Jarvis MR, Batista AP, et al. Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature* 2002;416:632–636.

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

117

42. Crammond DJ, Kalaska JF. Neuronal activity in primate parietal cortex area 5 varies with intended movement direction during an instructed-delay period. *Exp Brain Res* 1989;76:458–462.
43. Ferraina S, Bianchi L. Posterior parietal cortex: functional properties of neurons in area 5 during an instructed-delay reaching task within different parts of space. *Exp Brain Res* 1994;99:175–178.
44. Kalaska JF, Crammond DJ. Deciding not to GO: neuronal correlates of response selection in a GO/NOGO task in primate premotor and parietal cortex. *Cereb Cortex* 1995;5:410–428.
45. Snyder LH, Batista AP, Andersen RA. Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature* 1997;386:167–170.
46. Chapman CE, Spidalieri G, Lamarre Y. Discharge properties of area 5 neurones during arm movements triggered by sensory stimuli in the monkey. *Brain Res* 1984;309:63–77.
47. Kalaska JF, Crammond DJ. Cerebral cortical mechanisms of reaching movements. *Science* 1992;255:1517–1523.
48. Georgopoulos AP, Caminiti R, Kalaska JF. Static spatial effects in motor cortex and area 5: quantitative relations in a two-dimensional space. *Exp Brain Res* 1984;54:446–454.
49. Kalaska JF, Cohen DAD, Hyde ML, et al. A comparison of movement direction-related versus load direction-related activity in primate motor cortex, using a two-dimensional reaching task. *J Neurosci* 1989;9:2080–2102.
50. Kalaska JF, Cohen DAD, Prud'homme MJ, et al. Parietal area 5 neuronal activity encodes movement kinematics, not movement dynamics. *Exp Brain Res* 1990;80:351–364.
51. Lacquaniti F, Guigon E, Bianchi L, et al. Representing spatial information for limb movement: role of area 5 in the monkey. *Cereb Cortex* 1995;5:391–409.
52. Burbaud P, Doegle C, Gross CG, et al. A quantitative study of neuronal discharge in areas 5, 2, and 4 of the monkey during fast arm movements. *J Neurophysiol* 1991;66:429–443.
53. Colby CL, Duhamel JR. Spatial representations for action in parietal cortex. *Brain Res Cogn Brain Res* 1996;5:105–115.
54. Colby CL. Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron* 1998;20:15–24.
55. Gregoriou GG, Savaki HE. The intraparietal cortex: subregions involved in fixation, saccades, and in the visual and somatosensory guidance of reaching. *J Cereb Blood Flow Metab* 2001;21:671–682.
56. Inoue K, Kawashima R, Satoh K, et al. PET study of pointing with visual feedback of moving hands. *J Neurophysiol* 1998;79:117–125.
57. Wann JP, Ibrahim SF. Does limb proprioception drift? *Exp Brain Res* 1992;91:162–166.
58. Prablanc C, Echallier JE, Jeannerod M, et al. Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biol Cybernet* 1979;35:183–187.
59. Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, et al. Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. *J Neurophysiol* 1998;79:3290–3294.
60. van Beers RJ, Sittig AC, Denier van der Gon JJ. Integration of proprioceptive and visual position-information: an experimentally supported model. *J Neurophysiol* 1999a;81:1355–1364.
61. van Beers RJ, Sittig AC, Denier van der Gon JJ. Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Exp Brain Res* 1999b;125:43–49.
62. Yamamoto S, Kitazawa S. Sensation at the tips of invisible tools. *Nat Neurosci* 2001;4:979–980.
63. Iriki A, Tanaka M, Iwamura Y. Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport* 1996;7:2325–2330.
64. Obayashi S, Sahara T, Kawabe K, et al. Functional brain mapping of monkey tool use. *NeuroImage* 2001;14:853–861.
65. Sekiyama K, Miyauchi S, Imaruoka T, et al. Body image as a visuomotor transformation device revealed in adaptation to reversed vision. *Nature* 2000;407:374–377.
66. Clower DM, Hoffman JM, Votaw JR, et al. Role of the posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. *Nature* 1996;383:618–621.
67. Scott SH, Sergio LE, Kalaska JF. Reaching movements with similar hand paths but different arm orientations. II. Activity of individual cells in dorsal premotor cortex and parietal area 5. *J Neurophysiol* 1997;78:2413–2426.
68. Batista AP, Buneo CA, Snyder LH, et al. Reach plans in eye-centered coordinates. *Science* 1999;285:257–260.
69. Cisek P, Kalaska JF. Modest gaze-related discharge modulation in monkey dorsal premotor cortex during a reaching task performed with free fixation. *J Neurophysiol* 2002a;88:1064–1071.
70. Boussaoud D, Joffrais C, Bremmer F. Eye position effects on the neuronal activity of dorsal premotor cortex in the macaque monkey. *J Neurophysiol* 1998;80:1132–1150.
71. Galletti C, Battaglini PP, Fattori P. Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. *Eur J Neurosci* 1995;7:2486–2501.
72. Nakamura K, Chung HH, Graziano MS, et al. Dynamic representation of eye position in the parieto-occipital sulcus. *J Neurophysiol* 1999;81:2374–2385.
73. Battaglia-Mayer A, Ferraina S, Mitsuda T, et al. Early coding of reaching in the parietooccipital cortex. *J Neurophysiol* 2000;83:2374–2391.
74. Battaglia-Mayer A, Ferraina S, Genovesio A, et al. Eye-hand coordination during reaching. II. An analysis of the relationships between visuomanual signals in parietal cortex and parieto-frontal association projections. *Cereb Cortex* 2001;11:528–544.
75. Ferraina S, Johnson PB, Garasto MR, et al. Combination of hand and gaze signals during reaching: activity in parietal area 7m of the monkey. *J Neurophysiol* 1997;77:1034–1038.
76. Pouget A, Sejnowski TJ. Spatial transformations in the parietal cortex using basis functions. *J Cogn Neurosci* 1997;9:222–237.
77. Pouget A, Snyder LH. Computational approaches to sensorimotor transformations. *Nat Neurosci* 2000;3:1192–1198.
78. Snyder LH. Coordinate transformations for eye and

- arm movements in the brain. *Curr Opin Neurobiol* 2000;10:747–754.
79. Messier J, Kalaska JF. Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res* 1999;125:139–152.
 80. Sheth BR, Shimojo S. How the lack of visuomotor feedback affects even the early stages of goal-directed pointing movements. *Exp Brain Res* 2002;143:181–190.
 81. Glover S, Dixon P. Motor adaptation to an optical illusion. *Exp Brain Res* 2001;137:254–258.
 82. Pelisson D, Goodale MA, Jeannerod M. Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Exp Brain Res* 1986;62:303–311.
 83. van Sinderen JF, Gielen CC, Denier van der Gon JJ. Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes in target location. *Exp Brain Res* 1989;78:139–146.
 84. Day BL, Lyon IN. Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Exp Brain Res* 2000;130:159–168.
 85. Desmurget M, Grafton ST. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cog Sci* 2000;4:423–431.
 86. Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, et al. Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nat Neurosci* 1999;2:563–567.
 87. Goodale MA, Pelisson D, Prablanc C. Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 1986;320:748–750.
 88. Prablanc C, Martin O. Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 1992;67:455–469.
 89. Pisella L, Arzi M, Rossetti Y. The timing of color and location processing in the motor context. *Exp Brain Res* 1998;121:270–276.
 90. Pisella L, Grea H, Tilikete C, et al. An ‘automatic pilot’ for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat Neurosci* 2000;3:729–736.
 91. Desmurget M, Grea H, Grethe JS, et al. Functional anatomy of nonvisual feedback loops during reaching: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 2001;21:2919–2928.
 92. Grea H, Pisella L, Rossetti Y, et al. A lesion of the posterior parietal cortex disrupts on-line adjustments during aiming movements. *Neuropsychologia* 2002;40:2471–2480.
 93. Battaglia-Mayer A, Ferraina S, Marconi B, et al. Early motor influences on visuomotor transformations for reaching: a positive image of optic ataxia. *Exp Brain Res* 1998;123:172–189.
 94. Milner AD, Paulignan Y, Dijkerman HC, et al. A paradoxical improvement of misreaching in optic ataxia: new evidence for two separate neural systems for visual localization. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1999;266:2225–2229.
 95. Milner AD, Dijkerman HC, Pisella L, et al. Grasping the past. delay can improve visuomotor performance. *Curr Biol* 2001;11:1896–1901.
 96. Goodale MA, Milner AD, Carey DP. A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature* 1991;349:154–156.
 97. Goodale MA, Jakobson LS, Keillor JM. Differences in the visual control of pantomimed and natural grasping movements. *Neuropsychologia* 1994;32:1159–1178.
 98. Andersen RA. Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. *Cereb Cortex* 1995;5:457–469.
 99. Paré M, Wurtz RH. Progression in neuronal processing for saccadic eye movements from parietal cortex area lip to superior colliculus. *J Neurophysiol* 2001;85:2545–2562.
 100. Kawato M, Gomi H. The cerebellum and VOR/OKR learning models. *Trends Neurosci* 1992;15:445–453.
 101. Kusunoki M, Gottlieb J, Goldberg ME. The lateral intraparietal area as a salience map: the representation of abrupt onset, stimulus motion, and task relevance. *Vision Res* 2000;40:1459–1468.
 102. Colby CL, Duhamel J-R, Goldberg ME. Visual, pre-saccadic, and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *J Neurophysiol* 1996;76:2841–2852.
 103. Powell KD, Goldberg ME. Response of neurons in the lateral intraparietal area to a distractor flashed during the delay period of a memory-guided saccade. *J Neurophysiol* 2000;84:301–310.
 104. Mazzoni P, Bracewell RM, Barash S, et al. Spatially tuned auditory responses in area LIP of macaques performing delayed memory saccades to acoustic targets. *J Neurophysiol* 1996;75:1233–1241.
 105. Gottlieb J. Parietal mechanisms of target representation. *Curr Opin Neurobiol* 2002;12:134–140.
 106. Platt ML, Glimcher PW. Responses of intraparietal neurons to saccadic targets and visual distractors. *J Neurophysiol* 1997;78:1574–1589.
 107. Andersen RA, Essick GK, Siegel RM. Neurons of area 7 activated by both visual stimuli and oculomotor behavior. *Exp Brain Res* 1987;67:316–322.
 108. Kalaska JF, Sergio LE, Cisek P. Cortical control of whole-arm motor tasks. In: Glickstein M, ed. *Sensory guidance of movement*. Chichester, UK: Wiley, 1998:176–201.
 109. Glimcher PW. Making choices: the neurophysiology of visual-saccadic decision making. *Trends Neurosci* 2001;24:654–659.
 110. Glimcher PW, Sparks DL. Movement selection in advance of action in the superior colliculus. *Nature* 1992;355:542–545.
 111. Gold JI, Shadlen MN. Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature* 2000;404:390–394.
 112. Gold JI, Shadlen MN. Neural computations that underlie decisions about sensory stimuli. *Trends Cog Sci* 2001;5:10–16.
 113. Kim J-N, Shadlen MN. Neural correlates of a decision in the dorsolateral prefrontal cortex of the macaque. *Nat Neurosci* 1999;2:176–185.
 114. Platt ML. Neural correlates of decisions. *Curr Opin Neurobiol* 2002;12:141–148.
 115. Platt ML, Glimcher PW. Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature* 1999;400:233–238.
 116. Schall JD, Bichot NP. Neural correlates of visual and motor decision processes. *Curr Opin Neurobiol* 1998;8:211–217.
 117. Schall JD, Thompson KG. Neural selection and con-

REACHING MOVEMENTS IN THE PARIETAL LOBE

119

118. Shadlen MN, Newsome WT. Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area lip) of the rhesus monkey. *J Neurophysiol* 2001;86:1916–1936.
119. Basso MA, Wurtz RH. Modulation of neuronal activity in superior colliculus by changes in target probability. *J Neurosci* 1998;18:7519–7534.
120. McPeck RM, Keller EL. Superior colliculus activity related to concurrent processing of saccade goals in a visual search task. *J Neurophysiol* 2002;87:1805–1815.
121. McPeck RM, Skavenski AA, Nakayama K. Concurrent processing of saccades in visual search. *Vision Res* 2000;40:2499–2516.
122. Munoz DP, Wurtz RH. Saccade-related activity in monkey superior colliculus. I. Characteristics of burst and buildup cells. *J Neurophysiol* 1995;73:2313–2333.
123. Kustov AA, Robinson DL. Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature* 1996;384:74–77.
124. Rizzolatti G, Riggio L, Dascola I, et al. Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia* 1987;25:31–40.
125. Corbetta M, Akbudak E, Conturo TE, et al. A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron* 1998;21:761–773.
126. Allport DA. Selection for action: some behavioral and neurophysiologic considerations of attention and action. In: Heuer H, Sanders AF, eds. *Perspectives on perception and action*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1987:395–419.
127. Castiello U. Mechanisms of selection for the control of hand action. *Trends Cogn Sci* 1999;3:264–271.
128. Neumann O. Visual attention and action. In: Neumann O, Prinz W, eds. *Relationships between perception and action: current approaches*. Berlin: Springer-Verlag, 1990:227–267.
129. Tipper SP, Howard LA, Houghton G. Action-based mechanisms of attention. *Phil Trans R Soc Lond B* 1998;353:1385–1393.
130. Tipper SP, Lortie C, Baylis GC. Selective reaching: evidence for action-centered attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1992;18:891–905.
131. Rushworth MF, Paus T, Sipila PK. Attention systems and the organization of the human parietal cortex. *J Neurosci* 2001;21:5262–5271.
132. Rushworth MF, Nixon PD, Renowden S, et al. The left parietal cortex and motor attention. *Neuropsychologia* 1997;35:1261–1273.
133. Crammond DJ, Kalaska JF. Modulation of preparatory neuronal activity in dorsal premotor cortex owing to stimulus-response compatibility. *J Neurophysiol* 1994;71:1281–1284.
134. Cisek P, Kalaska JF. Simultaneous encoding of multiple potential reach directions in dorsal premotor cortex. *J Neurophysiol* 2002b;87:1149–1154.
135. Cisek P, Kalaska JF, unpublished data.
136. Cisek P. Embodiment is all in the head. *Behav Brain Sci* 2001;24:36–38.
137. Kalaska JF, Hyde ML. Area 4 and area 5: differences between the load direction-dependent discharge variability of cells during active postural fixation. *Exp Brain Res* 1985;59:197–202.

