

Université de Montréal

**L'influence d'un contexte virtuel sur les processus de
contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle**

par

Louis-Nicolas Veilleux

Département de kinésiologie

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures et postdoctorales en vue de
l'obtention du grade de Philosophiae Doctor en Sciences de l'activité physique

Août 2011

© Louis-Nicolas Veilleux, 2011

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Cette thèse intitulée :

**L'influence d'un contexte virtuel sur les processus de contrôle en ligne des
mouvements d'atteinte manuelle**

Présentée par :
Louis-Nicolas Veilleux

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Marie-France Daniel, présidente-rapporteur
Luc Proteau, directeur de recherche
Julie Messier, membre du jury
Philippe Archambault, examinateur externe
Marie-France Daniel, représentante du doyen de la FES

Résumé

L'objectif principal de la présente thèse était de déterminer les facteurs susceptibles d'influencer l'efficacité des processus de contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle. De nos jours, les mouvements d'atteinte manuelle réalisés dans un environnement virtuel (déplacer une souris d'ordinateur pour contrôler un curseur à l'écran, par exemple) sont devenus chose commune. Par comparaison aux mouvements réalisés en contexte naturel (appuyer sur le bouton de mise en marche de l'ordinateur), ceux réalisés en contexte virtuel imposent au système nerveux central des contraintes importantes parce que l'information visuelle et proprioceptive définissant la position de l'effecteur n'est pas parfaitement congruente. Par conséquent, la présente thèse s'articule autour des effets d'un contexte virtuel sur le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle.

Dans notre premier article, nous avons tenté de déterminer si des facteurs tels que (a) la quantité de pratique, (b) l'orientation du montage virtuel (aligné vs. non-aligné) ou encore (c) l'alternance d'un essai réalisé avec et sans la vision de l'effecteur pouvaient augmenter l'efficacité des processus de contrôle en ligne de mouvement réalisés en contexte virtuel. Ces facteurs n'ont pas influencé l'efficacité des processus de contrôle de mouvements réalisés en contexte virtuel, suggérant qu'il est difficile d'optimiser le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle lorsque ceux-ci sont réalisés dans un contexte virtuel. L'un des résultats les plus surprenants de cette étude est que nous n'avons pas rapporté d'effet concernant l'orientation de l'écran sur la performance des participants, ce qui était en contradiction avec la littérature existante sur ce sujet. L'article 2 avait pour but de pousser plus en avant notre compréhension du contrôle du mouvement réalisé en contexte virtuel et naturel.

Dans le deuxième article, nous avons mis en évidence les effets néfastes d'un contexte virtuel sur le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle. Plus précisément, nous avons observé que l'utilisation d'un montage non-aligné (écran vertical/mouvement sur un plan horizontal) pour présenter l'information visuelle résultait en une importante diminution de la performance comparativement à un montage virtuel aligné et un montage naturel. Nous avons aussi observé une diminution de la performance

lorsque les mouvements étaient réalisés dans un contexte virtuel aligné comparativement à un contexte naturel. La diminution de la performance notée dans les deux conditions virtuelles s'expliquait largement par une réduction de l'efficacité des processus de contrôle en ligne. Nous avons donc suggéré que l'utilisation d'une représentation virtuelle de la main introduisait de l'incertitude relative à sa position dans l'espace. Dans l'article 3, nous avons donc voulu déterminer l'origine de cette incertitude.

Dans ce troisième article, deux hypothèses étaient à l'étude. La première suggérait que l'augmentation de l'incertitude rapportée dans le contexte virtuel de la précédente étude était due à une perte d'information visuelle relative à la configuration du bras. La seconde suggérait plutôt que l'incertitude provenait de l'information visuelle et proprioceptive qui n'est pas parfaitement congruente dans un contexte virtuel comparativement à un contexte naturel (le curseur n'est pas directement aligné avec le bout du doigt, par exemple). Les données n'ont pas supporté notre première hypothèse. Plutôt, il semble que l'incertitude soit causée par la dissociation de l'information visuelle et proprioceptive. Nous avons aussi démontré que l'information relative à la position de la main disponible sur la base de départ influence largement les processus de contrôle en ligne, même lorsque la vision de l'effecteur est disponible durant le mouvement. Ce résultat suggère que des boucles de feedback interne utilisent cette information afin de moduler le mouvement en cours d'exécution.

Mots-clés : Mouvement d'atteinte manuelle, Contexte naturel, Contexte virtuel, Contrôle en ligne, Modèle en proaction, Vision, Proprioception, Feedback interne

Abstract

The main objective of this thesis was to identify factors that may influence the effectiveness of the online control processes of manual reaching movements. Nowadays, producing manual movements made in a virtual environment (moving a computer mouse to control a cursor on the screen, for example) have become commonplace. As compared to movements made in natural settings (pushing the start button on the computer), those made in virtual context pose serious challenges to the central nervous system because the proprioceptive and visual information defining the position of the effector is not perfectly congruent. This thesis focuses on the effects of a virtual environment on the control of manual reaching movements.

In our first article, we examined whether such factors as (a) the amount of practice, (b) the orientation of the virtual display (aligned vs. non-aligned) or (c) the availability of the visual feedback on alternated trials could increase the efficiency of online control processes of movements made under virtual context. These factors did not influence the effectiveness of process control movements made in virtual context, suggesting that it is difficult to optimize the control of manual reaching movements when they are made under a virtual context. One of the most surprising results of this study is that we have not reported detrimental effects of screen orientation on the performance of participants, which was inconsistent with the existing literature on this subject. Section 2 was intended to push forward our understanding of online control processes of movements made in virtual and natural contexts.

In the second article, we highlighted the adverse effects of a virtual environment on the online control of manual reaching movements. More specifically, we observed that the use of a non-aligned display to present visual information resulted in a significant decrease in performance as compared to an aligned or natural display. We also observed a decrease in performance when the movements were performed in a virtual aligned display as compared to a natural context. The decrease in performance observed in the two virtual conditions was largely due to a decrease of the effectiveness of online control processes. We therefore suggest that the use of a virtual representation of the hand introduced

uncertainty as to its position in space, which in turn led to less efficient online control. In our third article, we wanted to determine the origin of this uncertainty and how it impacted on movement control.

In the third article, two hypotheses were considered. The first suggested that the increase in uncertainty reported in the virtual context of the previous study was due to loss of visual information relative to the configuration of the arm. The second suggested instead that the uncertainty came from the proprioceptive and visual information that is not perfectly congruent in a virtual context as compared to a natural one (the cursor is not directly aligned with the finger for example). The data have not supported our first hypothesis. It rather appears that the uncertainty is caused by the dissociation of visual and proprioceptive information. We also demonstrated that the information on the starting base on the position of the hand greatly influences the control process online, even when vision is available during the effector movement. This result suggests that internal feedback loops use this information to modulate the ongoing movement.

Keywords : Manual reaching movement, Natural context, Virtual context, Online control, Forward model, Vision, Proprioception, Internal feedback

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Table des matières	v
Liste des tableaux	viii
Liste des figures	ix
Liste des abréviations	xi
Dédicace.....	xiii
Remerciements	xiv
Introduction générale	1
CHAPITRE I : CONTEXTE THÉORIQUE	3
Section 1. Les mouvements d’atteinte manuelle réalisés en contextes naturel et virtuel	3
Section 2. Les modèles d’organisation du mouvement.....	7
Section 3. Les modèles de planification et contrôle du mouvement.....	11
Section 4. Le contrôle du mouvement.....	14
4.1 Rôle des informations relatives à la position initiale de l'effecteur	15
4.2 Rôle de l'information relative à l'effecteur durant l'exécution du mouvement	19
4.2.1 Modulation du mouvement d’atteinte manuelle basée sur le traitement de l'information visuelle relative à l'effecteur.....	19
4.2.2 Modulations du mouvement d’atteinte manuelle basée sur le traitement de la proprioception	24
Section 5. Objectifs et hypothèses de la thèse.....	28
Références.....	31
CHAPITRE II : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 1	41
Introduction.....	44
Experiment 1	46
Method	47
Results.....	50

Discussion	52
Experiment 2	54
Method	54
Results	55
Discussion	57
Experiment 3	58
Method	59
Results	60
Discussion	62
General discussion	65
References	70
CHAPITRE III : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 2	82
Abstract	84
Introduction	85
Method	88
Results	93
Discussion	102
Conclusion	108
References	109
CHAPITRE IV : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 3	120
Introduction	123
Method	125
Results	130
Discussion	133
References	140
CHAPITRE V : DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	152
Section 1. Le contrôle du mouvement d'atteinte manuelle en contexte virtuel et naturel	152
Section 2. Hypothèse du codage vectoriel : contrôle indépendant de la direction et de l'amplitude du mouvement	156

2.1 Évidences de stratégies distinctes pour le contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement d'atteinte manuelle.....	157
2.2 Différente contribution de la vision et de la proprioception	162
Section 3. Applications pratiques et perspectives relatives aux données recueillies dans la présente thèse	164
Conclusions.....	169
Bibliographie.....	170

Liste des tableaux

CHAPITRE II : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 1

Table 1: Position moyenne du curseur (bias constant absolu sur la direction, variabilité intra-participant, coefficients de variabilité et temps de mouvements à l'occurrence de différents marqueurs cinématique en fonction de la phase expérimentale.....77

Table 2 : Position moyenne du curseur (bias constant absolu sur la direction, variabilité intra-participant, coefficients de variabilité et temps de mouvements à l'occurrence de différents marqueurs cinématique en fonction de la direction et de l'amplitude du mouvement.....78

Table 3 : Position moyenne du curseur (bias constant absolu sur la direction, variabilité intra-participant, coefficients de variabilité et temps de mouvements à l'occurrence de différents marqueurs cinématique en fonction de la direction et de l'amplitude du mouvement.....79

CHAPITRE III: PUBLICATION SCIENTIFIQUE 2

Table 1: Coefficients de détermination (R^2) à l'acquisition pour différent marqueurs cinématiques.....118

Liste des figures

CHAPITRE I : CONTEXTE THÉORIQUE

- Figure 1. Circuit hybride de contrôle du mouvement (Adaptée de Desmurget et Grafton 2000).....**10**
- Figure 2. Variabilité inter-essais sur la composante en amplitude du mouvement à l'occurrence de différents marqueurs cinématiques en fonction de la condition visuelle, de la grandeur de la cible et de la phase expérimentale (Adaptée de Proteau et Isabelle 2002).....**20**
- Figure 3. Illustration d'un saut de curseur. (Adaptée de Saunders et Knill 2003).....**21**

CHAPITRE II : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 1

- Figure 1. Vue du montage expérimental non-aligné utilisé dans l'Expérience 1.....**81**
- Figure2 . Vue du montage expérimental aligné utilisé dans l'Expérience 2 et 3.....**82**

CHAPITRE III : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 2

- Figure 1. Vue du montage expérimental non-aligné, aligné et naturel.....**119**
- Figure 2. Ellipse de confiance (95%) pour les groupes non-aligné, aligné et naturel pour les conditions de vision normale et de non-vision à l'occurrence des pointes d'accélération, de vitesse, de décélération et à la fin du mouvement.....**120**
- Figure 3. Erreur constante absolue et erreur variable sur la direction et l'amplitude du mouvement en fonction du groupe, de la condition de feedback et de la phase expérimentale.....**121**

Figure 4. Variabilité intra-participant sur la direction et l'amplitude du mouvement à l'occurrence de marqueurs cinématiques d'importances (pointe d'accélération, de vitesse, de décélération et la fin du mouvement).....	122
--	------------

CHAPITRE IV : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 3

Figure 1. Illustration de la condition Virtuelle, Main et Membre supérieur.....	150
Figure 2. Erreur angulaire constante absolue en fonction du Groupe, de la condition de Feedback et de la cible.....	151
Figure 3. Erreur radiale constante absolue en fonction du Groupe, de la condition de Feedback et de la cible.	
Figure 4. Représentation des effets du Groupe et de la condition de Feedback sur la variabilité intra-participant en direction à l'occurrence de marqueurs cinématiques d'importances (pointe d'accélération, de vitesse, de décélération et la fin du mouvement).....	152
Figure 5. Représentation des effets du Groupe et de la condition de Feedback sur la variabilité intra-participant en amplitude à l'occurrence de marqueurs cinématiques d'importances (pointe d'accélération, de vitesse, de décélération et la fin du mouvement).....	153
Figure 6. Coefficients de corrélation (r) entre les marqueurs cinématiques en fonction du Groupe et de la condition de Feedback.....	154

CHAPITRE V : DISCUSSION GÉNÉRALE

Figure 1. a) Distributions (2 déviations standard) de la position finale du curseur pour chacune des trois cibles lors des essais non-perturbés (participant représentatif). (b) Grandeur moyenne des corrections de la perturbation de 1cm du curseur pour les trois cibles. Les perturbations parallèles à l'axe défini par la position de départ et la cible sont représentées par les flèches verticales; les perturbations perpendiculaires à cet axe sont représentées par les flèches horizontales. Notez que les corrections sont systématiquement plus grandes lorsque la perturbation prend place sur la portion étroite (1 cm) de la cible (Adaptée de Knill et al. 2011).....	165
---	------------

Liste des abréviations

Abreviations internationales :

et al.: et collaborateurs

cm: centimètre

Hz: hertz

kg: kilogramme

mm: millimètre

mm/s : millimètre par seconde (valeur de vitesse)

mm/s² : millimètre par seconde carrée (valeur d'accélération/ décélération)

ms: milliseconde

Abréviations spécifiques au domaine de recherche et à la thèse :

2D : deux dimensions

3D : trois dimensions

Acq : acquisition

|CE| : Absolute constant error

CDV : Coefficient of direction variability

CEV : Coefficient of extent variability

CNS : central nervous system

CPP : cortex pariétal postérieur

End: movement endpoint

Fig: figure

KR : knowledge of result

NV : normal vision

PA : pointe d'accélération/peak acceleration

PD: pointe de décélération/peak deceleration

PV : pointe de vitesse/peak velocity

SE : Standard error

SNC : Système nerveux central

Sigles:

(°) : degré

% : pourcentage

À mon père et ma mère.

Remerciements

Tout d'abord, un merci particulier à mon directeur de thèse, le professeur Luc Proteau. Malgré tout ce que je lui ai fait subir, il a toujours su garder confiance en moi et s'est montré d'une patience sans limite. Notre collaboration fût certes chaotique par moments, mais aujourd'hui je suis en mesure d'apprécier tout ce qu'il m'a offert et je lui en suis très reconnaissant.

Aux employés du département de kinésiologie, Marcel Beaulieu, Tri-Chihh Hua et Jacques Nadeau, pour les nombreuses heures passées à ajuster le programme d'analyse et à régler mes fréquents problèmes informatiques. Merci aussi aux dames du secrétariat : professionnelles jusqu'au bout des ongles et d'une efficacité légendaire.

À mes collègues d'étude, Julien Brière, Maxime Trempe et Isabelle Mackrous, pour les (trop) nombreuses heures passées à tergiverser dans les labos du 6^e. Il va sans dire que sans ces bons moments de rigolades et de discussions sérieuses, le passage au doctorat aurait été infiniment moins divertissant et enrichissant.

Aux nombreux étudiants de kinésiologie et d'éducation physique qui se sont généreusement offerts pour contribuer à l'avancement de la science.

À tous mes amis, ma deuxième famille, toujours là pour me soutenir dans les moments critiques et pour s'amuser quand tout va pour le mieux. Je suis certainement privilégié de faire partie d'un groupe d'amis tissés aussi serré.

À ma mère et mon défunt père qui sont une source d'inspiration constante tant pour l'accomplissement de mon doctorat que pour prendre soin de ma famille. Vous êtes mes héros et j'espère suivre vos traces pour redonner à mon fils tout ce que vous m'avez offert.

Finalement, merci à ma femme et à mon fils. À ma femme, pour son oreille attentive, ses encouragements, sa compassion et son dévouement extraordinaire à me simplifier la vie pour qu'enfin je termine la rédaction de ma thèse. Merci mille fois, ma belle. À mon fils Philippe, mon petit bonheur, qui fait de chaque jour passé en sa compagnie le plus beau jour de ma vie.

Introduction générale

Les mouvements d'atteinte manuelle sont les mouvements que nous réalisons le plus souvent. En général, ces mouvements sont réalisés dans un contexte naturel, soit un contexte dans lequel nous avons la vision directe de nos membres supérieurs et de notre environnement ambiant. Un bon exemple d'atteinte manuelle réalisée en contexte naturel est lorsque nous appuyons sur le bouton de mise en marche de notre machine à café ou de notre ordinateur. L'arrivée massive des technologies informatiques a toutefois amené de nouveaux contextes sensorimoteurs avec lesquels nous devons interagir quotidiennement : les contextes virtuels. Un contexte virtuel diffère d'un contexte naturel du fait que la vision directe de l'effecteur (les membres supérieurs, dans le cas présent) est remplacée par une représentation virtuelle, entraînant une dissociation entre le mouvement du bras et l'impact qu'il crée sur son environnement. L'exemple le plus simple pour illustrer un contexte virtuel est l'utilisation d'une « souris » informatique pour déplacer un curseur à l'écran d'un ordinateur.

Ces « nouveaux » contextes sensorimoteurs sont susceptibles de solliciter le système nerveux central (SNC) d'une manière différente de ce qui est observé pour des mouvements réalisés en contexte naturel. Toutefois, peu de chercheurs se sont intéressés à déterminer les différences qui pourraient exister entre les deux contextes. Étant donné l'importance des mouvements d'atteinte manuelle dans l'accomplissement de nos activités quotidiennes et l'omniprésence de contextes virtuels au travail, à la maison et dans le milieu de la recherche scientifique, le premier objectif de cette thèse était de déterminer si la planification et le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle diffèrent en milieu virtuel par rapport au milieu naturel.

Peu importe le contexte, nous savons que des erreurs prennent place durant la planification et l'exécution du mouvement. Ainsi, le mouvement planifié peut ne pas permettre d'atteindre la cible visée et, par conséquent, il devra être corrigé en cours de réalisation. Par exemple, tel pourrait être le cas lorsque la position initiale de la main n'est pas visible. Toutefois, même si le mouvement planifié est bien adapté aux caractéristiques de la cible à atteindre, il est bien connu que les commandes motrices dirigées vers

l'effecteur sont variables (Schmidt, Zelaznik, Hawkins, Frank et Quinn 1979; Meyer, Abrams, Kornblum, Wright et Smith 1988; van Beers, Haggard et Wolpert 2004) ce qui peut entraîner que le mouvement réalisé ne corresponde pas parfaitement au mouvement planifié. Cette erreur d'exécution devra être corrigée en cours de mouvement pour que la cible visée soit atteinte. Ces mécanismes de correction ont été mis en évidence lorsque l'effecteur (la main ou une représentation virtuelle de celle-ci) est visible durant l'exécution du mouvement (Khan et al. 2003; Saunders et Knill 2003; Sarlegna et al. 2004; Bagesteiro, Sarlegna et Sainburg 2006; Proteau, Roujoula et Messier 2009) mais aussi lorsqu'il ne l'est pas (Prablanc et Martin 1992; Desmurget, Rossetti, Prablanc, Stelmach et Jeannerod 1995; Messier et Kalaska 1997; Proteau 2005).

Dans cette thèse, nous tenterons de mettre en lumière les facteurs susceptibles d'influencer l'efficacité des processus de correction du mouvement en cours de réalisation; plus particulièrement, nous nous intéresserons aux effets du contexte dans lesquels ces mouvements sont réalisés (ex : naturel vs. virtuel) sur l'efficacité de ces processus de correction. Pour y arriver, nous ferons tout d'abord un résumé des connaissances relatives aux différences entre les mouvements réalisés en contexte naturel et en contexte virtuel. Ensuite, nous présenterons les différents modèles de contrôle du mouvement qui font état de l'organisation générale du mouvement et des principales étapes impliquées dans la réalisation des mouvements d'atteinte manuelle. Nous poursuivrons en présentant les différentes sources d'information sensorielle impliquées dans la planification et la réalisation des mouvements d'atteinte manuelle ainsi que le rôle joué par ces informations pour assurer que l'objectif poursuivi soit atteint. Finalement, un bref historique du contexte dans lequel cette thèse a été réalisée, ainsi que nos objectifs et hypothèses, seront présentés.

CHAPITRE I : CONTEXTE THÉORIQUE

Section 1. Les mouvements d'atteinte manuelle réalisés en contextes naturel et virtuel

Les travaux de recherche portant sur la planification et le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle ne datent pas d'hier (ex : Woodworth 1899). Il va sans dire qu'à cette époque, et ce jusqu'au début des années '80, voire '90, la recherche était effectuée principalement dans des contextes naturels puisque les ordinateurs étaient peu accessibles et souvent trop lents pour permettre une analyse fine du mouvement. Toutefois, la commercialisation des ordinateurs personnels et d'autres technologies informatisées a révolutionné la manière de faire la recherche dans le domaine de l'apprentissage et du contrôle du mouvement. En effet, l'informatique offrait la possibilité de présenter de multiples conditions aux participants, conditions qui auraient été difficiles, voire pratiquement impossibles de créer sans cette technologie (des rotations de curseurs par exemple; Krakauer, Ghilardi et Ghez 1999). Cette arrivée massive des technologies informatiques a certainement été un apport exceptionnel pour le développement des concepts théoriques, des méthodes de travail et des connaissances relatives au contrôle des mouvements de la vie quotidienne. Il n'en demeure pas moins que l'utilisation d'un contexte virtuel diffère du naturel, particulièrement dû au fait que la main du participant est généralement substituée par une représentation simple en deux dimensions tel qu'un curseur à l'écran d'ordinateur ou une image vidéo. Est-ce que les processus de planification et de contrôle du mouvement mis en place lors de mouvements réalisés en contexte virtuel sont les mêmes que ceux réalisés dans un contexte naturel? Rien n'est moins certain.

Tel que mentionné précédemment, l'un des principaux objectifs de la présente thèse est de déterminer les différences possibles en matière de planification et contrôle du mouvement pour des gestes réalisés en contexte virtuel plutôt qu'en contexte naturel. Le sujet est d'une grande importance pour aux moins trois raisons. La première raison est que

les conclusions de travaux de recherche réalisés en contexte virtuel ont été généralisées aux mouvements réalisés en contexte naturel sans tenir compte des différences potentielles entre les deux types de tâches (par exemple: Gordon, Ghilardi et Ghez 1995). La seconde est que nous devons œuvrer de plus en plus fréquemment en contexte virtuel que ce soit à la maison (ex : votre ordinateur) ou au travail (ex : chirurgie assistée par vidéo). La troisième est que la réalité virtuelle est de plus en plus utilisée dans des contextes de réhabilitation (Viau, Feldman, McFadyen et Levin 2004; Knaut, Subramanian, McFadyen, Bourbonnais et Levin 2009). Conséquemment, une meilleure compréhension des processus de planification et de contrôle du mouvement mis en place en contexte virtuel devrait permettre d'améliorer les technologies en place ou les méthodes d'entraînement et ainsi optimiser la performance des individus qui les utilisent fréquemment, notamment lors d'un programme de réadaptation physique.

Avant d'aller plus loin, quelques précisions sémantiques s'imposent. Dans la présente thèse, nous parlerons de contexte naturel et de tâche manuelle lorsque le participant a accès à la vision directe de son bras et de sa main (e.g. Prablanc, Echallier, Komilis et Jeannerod 1979) et d'un contexte virtuel ou d'une tâche vidéo lorsque la vision directe de la main est substituée par une image vidéo de celle-ci (e.g. Palluel-Germain, Boy, Orliaguet et Coello 2004) ou par un curseur à l'écran d'ordinateur (e.g. Robin, Toussaint, Blandin et Proteau 2005). Nous ferons aussi une distinction entre des montages virtuels alignés et non-alignés (e.g. Lyons, Elliott, Ricker, Weeks et Chua 1999; Lhuisset et Proteau 2002). Avec un montage non-aligné, le mouvement est effectué dans un plan horizontal (la main glisse sur une table) alors que la représentation de ce mouvement est présentée sur un écran orienté à la verticale. Avec un montage aligné, le mouvement et l'information visuelle sont réalisés et vus dans un même plan horizontal. (pour une description détaillée de ces deux types de montage voir: Lhuisset et Proteau 2002). Finalement, nous utiliserons le terme effecteur pour désigner aussi bien la main du participant que sa représentation virtuelle.

Bien qu'encore peu explorées, les différences entre les mouvements d'atteinte manuelle réalisés en contexte naturel et virtuel ont fait l'objet de quelques études. En général, deux aspects des tâches virtuelles diffèrent des tâches naturelles. Un premier aspect est associé à la perte d'unicité entre les informations visuelles et proprioceptives relatives à la position du bras et de la main. Dans une condition naturelle, la position de la main et du bras est définie par les informations visuelles et proprioceptives qui proviennent d'une seule et même source : le membre supérieur. Au contraire, lorsque la main et le bras ne sont plus visibles directement et qu'ils sont représentés par un curseur ou une image vidéo, alors les informations visuelles et proprioceptives proviennent de deux sources distinctes : le curseur (pour la vision) et le membre supérieur (pour la proprioception), respectivement. Un second aspect qui distingue le contexte virtuel du contexte naturel est l'orientation de l'écran sur lequel est présentée l'information visuelle. Dans un montage virtuel non-aligné, l'information visuelle est présentée sur un plan vertical alors que les mouvements sont effectués sur un plan horizontal. L'orientation du montage visuel est aussi susceptible d'affecter le contrôle du mouvement. Dans les prochaines lignes, nous présenterons des résultats suggérant que ces deux aspects affectent, indépendamment l'un de l'autre, les processus de traitement de l'information impliqués dans la planification et le contrôle du mouvement.

Une étude de Messier et Kalaska (1997) a permis de contraster les effets d'un montage virtuel non-aligné comparativement à un montage naturel sur la performance des participants. Ils ont montré que les mouvements d'atteinte manuelle étaient systématiquement plus variables sur le montage non-aligné que sur le montage naturel. Qui plus est, l'augmentation de la variabilité en fonction de l'éloignement des cibles différait significativement entre les deux types de montages. Ces résultats ont plus tard été reproduits par Bédard et Proteau (2005) qui, de plus, ont observé des biais directionnels significativement plus grands pour un montage non-aligné que pour un montage naturel. Prises ensemble, les données de ces deux études indiquent des différences notables en ce qui a trait à l'orientation de l'écran pour le contrôle du mouvement. Cependant, dans ces

études il n'était pas possible de départager les effets associés à l'orientation de l'écran de ceux associés à la perte d'unicité entre la vision et la proprioception.

Pour isoler les effets de l'orientation de l'écran sur le contrôle du mouvement d'atteinte manuelle, il est nécessaire d'effectuer une comparaison entre les données recueillies avec des montages virtuels alignés et non-alignés. À cet effet, l'étude de Lyons et al. (1999) apparaît pertinente. Dans cette étude, les auteurs ont voulu déterminer si l'introduction d'un « distracteur » visuel avait le même impact selon que les mouvements d'atteinte manuelle étaient réalisés dans un contexte virtuel non-aligné, virtuel aligné ou naturel. L'ajout d'un distracteur visuel entraînait une augmentation du temps associé à la planification du mouvement pour la condition virtuelle alignée et pour la condition naturelle, mais pas pour la condition virtuelle non-alignée. Dans un premier temps, ces observations montrent un effet spécifique de l'orientation sur les processus de planification et, potentiellement, de contrôle du mouvement. Dans un second temps, ces données suggèrent que la dissociation vision/proprioception n'a pas affecté les processus de planification du mouvement comparativement à la tâche naturelle. Dans une autre étude, Lhuisset et Proteau (2002) ont voulu déterminer si l'utilisation d'un montage virtuel non-aligné mettait en place des mécanismes d'apprentissage différents de ceux impliqués lors de l'utilisation d'un montage virtuel aligné. Les données ont montré que les apprentissages relatifs à la planification et au contrôle du mouvement acquis sur un montage non-aligné transféraient positivement à un montage aligné. Toutefois, ce transfert prenait place uniquement pour l'amplitude du mouvement; aucun transfert, positif ou négatif n'était observé pour la direction du mouvement. Par conséquent, tout comme pour Lyons et al. (1999), ces données montraient des effets spécifiques à l'orientation de l'écran sur les processus de planification et de contrôle du mouvement d'atteinte manuelle.

Une des premières études montrant des effets spécifiques du contexte (naturel ou virtuel) sur la dissociation vision/proprioception a été réalisée par Graham et Mackenzie (1996). Dans cette étude, les participants réalisaient des mouvements en trois dimensions, soit dans un contexte naturel, soit dans un contexte virtuel aligné. Les auteurs ont observé

que les temps de mouvement étaient significativement plus longs en contexte virtuel qu'en contexte naturel. Ils ont aussi noté que cette augmentation du temps de mouvement prenait principalement place vers la fin du mouvement, soit dans une phase du mouvement où l'individu corrige normalement son mouvement (Elliott, Helsen et Chua 2001). Ces résultats diffèrent de ceux rapportés par Lyons et al. (1999) et suggèrent que la dissociation entre les informations visuelles et les informations proprioceptives relatives à la position de la main affecte les processus de contrôle du mouvement d'atteinte manuelle.

Bref, bien que la littérature existante suggère que le SNC ne traite pas l'information de la même manière selon que les mouvements d'atteintes sont réalisés dans un contexte virtuel ou naturel, il n'en demeure pas moins que plusieurs zones grises se doivent d'être éclaircies. Ainsi, les effets distinctifs de l'orientation de l'écran et de la dissociation vision/proprioception sur le contrôle des mouvements d'atteintes manuelles (par exemple Lyons et al. [1999] vs. Graham et Mackenzie [1996]) ne sont pas clairement établis. De plus, nous ne savons pas si ces deux aspects des tâches virtuelles affectent les processus de planification (Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2005; Bo, Contreras-Vidal, Kagerer et Clark 2006), de contrôle en ligne (Graham et MacKenzie 1996) ou les deux. Afin de mieux comprendre comment un contexte virtuel peut affecter la production des mouvements d'atteinte manuelle, nous présenterons dans les prochaines sections l'état des connaissances relatives à l'organisation du mouvement ainsi qu'aux processus de planification et de contrôle des mouvements d'atteinte manuelle.

Section 2. Les modèles d'organisation du mouvement

La fin des années soixante et les années soixante-dix ont été fertiles en ce qui a trait à la modélisation du contrôle du mouvement. À cette époque, deux principaux courants de pensée s'opposaient. D'une part, les tenants d'une vision centraliste du contrôle du mouvement proposaient un mode de contrôle en boucle ouverte qui accordait une importance toute particulière aux mécanismes centraux de planification du mouvement. Un des principaux modèles de contrôle en boucle ouverte a été proposé par Keele (1968). Keele mit l'emphase sur la notion de programme moteur suggérant que le mouvement était

complètement élaboré avant son amorce. Selon Keele, en fonction du temps disponible pour compléter le mouvement, celui-ci pouvait être réalisé sans égard aux afférences sensorielles disponibles durant sa réalisation. La notion de programme moteur a été le principal apport des modèles en boucle ouverte à la modélisation du contrôle du mouvement. Ces modèles permettaient d'expliquer comment se déroulaient les mouvements d'une durée inférieure au temps d'acheminement et de traitement des afférences sensorielles (à l'époque, les données disponibles suggéraient un délai minimal se situant entre 190 ms et 260 ms). Toutefois, il était plutôt contre-intuitif de penser que les afférences sensorielles ne jouaient aucun rôle dans le contrôle du mouvement, particulièrement pour les mouvements d'assez longue durée. De fait, les tenants d'une approche "périphéraliste" proposaient plutôt un mode de contrôle en boucle fermée et proposaient un rôle accru des afférences sensorielles dans le contrôle du mouvement. Le modèle en boucle fermée d'Adams (1971) reconnaissait la notion de programme moteur pour sélectionner et organiser les commandes motrices menant à l'amorce du mouvement (la trace mnésique ou mnémonique). Toutefois, Adams proposait qu'une fois le mouvement amorcé, il était guidé par les afférences sensorielles disponibles. Ainsi, Adams suggérait qu'une trace perceptuelle servait de référence contre laquelle les afférences sensorielles disponibles durant l'exécution du mouvement étaient comparées. La trace perceptuelle permettait donc la détection et éventuellement la correction d'erreurs observées entre les conséquences sensorielles attendues et obtenues. La proposition que le SNC prédise les conséquences sensorielles attendues d'un mouvement lors de sa planification est l'un des apports majeurs de la théorie en boucle fermée d'Adams. Le débat entourant le rôle des mécanismes centraux et des afférences sensorielles pour le contrôle du mouvement et les critiques que ces modèles ont suscitées ont mené à l'élaboration de modèles de contrôle hybrides.

Tenant compte des idées et des notions véhiculées principalement par Keele (1968), Adams (1971) et Pew (1974), Schmidt (1975) proposa la théorie des schémas moteurs. Selon Schmidt, les mouvements d'un même type (i.e., le lancer au dessus de l'épaule) seraient maintenus en mémoire sous forme de programmes moteurs généralisés. Le programme général serait ensuite adapté en fonction des conditions initiales de réalisation

(établissement du temps absolu de réalisation et de la force absolue à utiliser), et deviendrait alors un programme moteur spécifique. En même temps, que le mouvement est planifié, le SNC détermine aussi les conséquences sensorielles qui devraient résulter de sa réalisation. Selon ce modèle, un mouvement est amorcé et exécuté sur la base de ce programme moteur spécifique. Toutefois, si des disparités sont notées entre les conséquences sensorielles anticipées et celles obtenues en cours de mouvement, et si le temps de mouvement est suffisant, le mouvement peut être corrigé en cours de réalisation. Si le temps de mouvement est inférieur au temps minimal requis pour l'acheminement et le traitement des afférences (i.e., \sim temps de réaction), le mouvement est complété sur la seule base de sa programmation. Les afférences reçues en cours de mouvement serviraient à la planification d'un mouvement subséquent. Par conséquent, la théorie du schéma moteur de Schmidt attribuait une importance significative tant aux mécanismes centraux qu'aux afférences sensorielles pour le contrôle du mouvement. Aujourd'hui, la notion de programme moteur a été graduellement remplacée par la notion de modèles internes. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que le concept de modèle interne est très similaire aux idées véhiculées par Schmidt dans sa théorie des schémas.

Les modèles internes mimeraient les comportements de l'appareil moteur. Il existe principalement deux classes de modèles: le modèle inverse et le modèle de proaction (largement connu sous le nom de « forward model»). Le modèle inverse permet de produire les commandes motrices nécessaires pour atteindre l'objectif désiré (Wolpert et Kawato 1998). Il transforme un vecteur de mouvement, défini par la différence vectorielle entre la position initiale de la main et la cible visée en une commande motrice définie en coordonnées articulaires. Le modèle inverse est considéré comme celui qui est responsable de l'exécution du mouvement (Wolpert et Kawato 1998); le modèle en proaction serait plutôt responsable de la détection des erreurs (Desmurget et Grafton 2000). Plus spécifiquement, le modèle en proaction permet de prédire l'état sensoriel futur grâce au traitement des rétroactions internes (i.e., la copie de l'efférence motrice; (von Holst et Mittelstaedt 1950), et externes (i.e., les afférences sensorielles; (Wolpert et Kawato 1998; Kawato 1999; Desmurget et Grafton 2000, 2003). Le modèle en proaction (voir la Figure 1)

possède donc la capacité de détecter des erreurs dans l'état sensoriel actuel ou final du système moteur (Desmurget et Grafton 2003). C'est sur la base de ces concepts théoriques de modèles internes que nous interpréterons les données des travaux présentés dans la présente thèse. Comme nous nous intéressons principalement aux processus de contrôle en temps réel en contextes naturel et virtuel, nous accorderons une importance particulière au modèle en proaction.

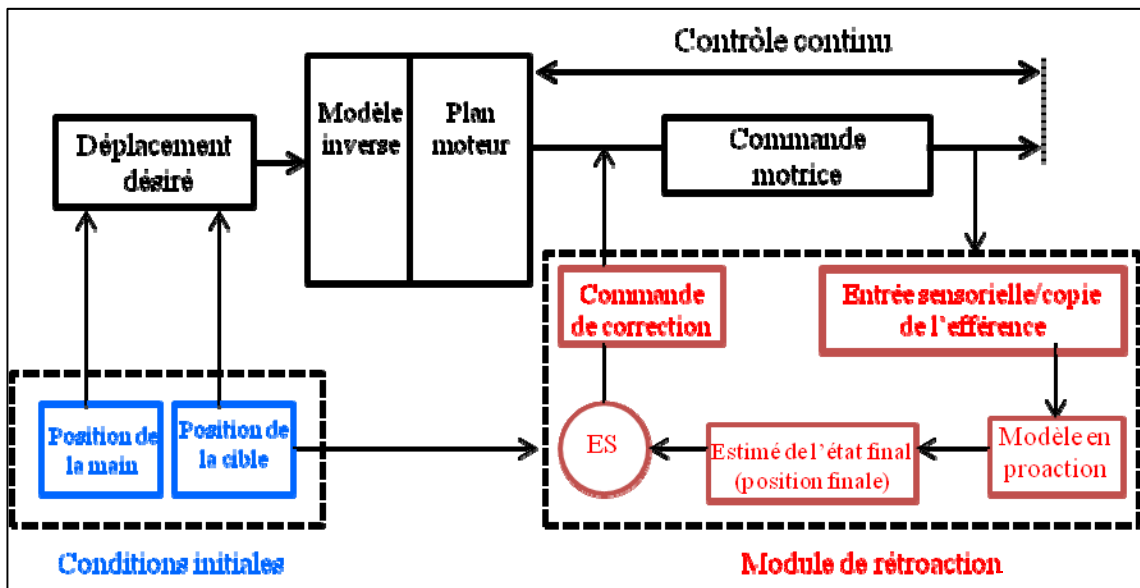


Figure 1. Circuit hybride de contrôle du mouvement. Un plan moteur est initialement défini en se basant sur la position de la main et celle de la cible. Pendant le mouvement, un modèle en proaction de la dynamique du bras est produit. Ce modèle reçoit une copie de la commande motrice ainsi que des afférences sensorielles et produit un estimé de la position finale. Cet estimé est ensuite comparé à la position de la cible. Si une différence est notée, un signal d'erreur est généré et une modulation du mouvement est amorcée. (Adapté de Desmurget et Grafton 2000)

Cependant, la notion de modèle interne ne fait pas l'unanimité et d'autres ont proposé des hypothèses alternatives pour expliquer l'organisation des mouvements. Entre autres, l'hypothèse du point d'équilibre (equilibrium point hypothesis) (Feldman 1986) et celle des modèles internes font l'objet d'un débat constant depuis de nombreuses années

(Kawato 1999; Hinder et Milner 2003; Feldman et Latash 2005; Kistemaker, Van Soest et Bobbert 2007; Feldman 2009). Un des points forts de l'hypothèse du point d'équilibre est qu'elle simplifie grandement l'organisation du contrôle du mouvement comparativement à ce qui est suggéré par les modèles internes, ce qui la rend du même coup très attrayante. Toutefois, comme nous le verrons dans la section suivante, il semble qu'il existe plusieurs observations qui contredisent les prémisses de l'hypothèse du point d'équilibre.

Section 3. Les modèles de planification et contrôle du mouvement

Le concept des modèles internes propose que le système nerveux central élabore un plan de mouvement avant son amorce. Bien que plus d'une hypothèse ait été proposée pour expliquer les processus de planification du mouvement, nous nous attarderons principalement à l'hypothèse du codage vectoriel (Gordon, Ghilardi et Ghez 1994; Georgopoulos 1995; Rossetti, Desmurget et Prablanc 1995; Vindras et Viviani 1998) puisque cette hypothèse est largement supportée dans la documentation scientifique, notamment lorsque il s'agit de mouvements réalisés en deux dimensions sur un plan horizontal (Vindras, Desmurget et Viviani 2005), tel que dans la présente thèse. Néanmoins, avant d'aller plus loin, nous présenterons brièvement l'hypothèse du point d'équilibre puisque les principes proposées par cette dernière sont en opposition avec l'hypothèse du codage vectoriel et de la théorie des modèles internes.

L'hypothèse du point d'équilibre suggère que le SNC utilise les propriétés élastiques des muscles pour générer le mouvement et atteindre la position finale désirée. Plus précisément, le SNC spécifierait le rapport longueur/tension des muscles impliqués dans le mouvement nécessaire à l'atteinte du but. Le bras passe donc d'un point d'équilibre à un autre. Une des principales prémisses de cette hypothèse est que seule la connaissance de la position finale est nécessaire pour produire le mouvement. À l'inverse, cela suggère que la position initiale du bras n'a pas à être connue et ne devrait donc pas influencer la précision finale du mouvement. Une démonstration éloquent de ce phénomène a été réalisée par Polit et Bizzi (1979). Dans cette étude, des singes normaux ou désafférentés devaient pointer vers des cibles visuelles présentées aléatoirement. Les mouvements étaient

réalisés dans la noirceur, donc sans la vision du bras. Pour certains essais, la position du bras était altérée avant l'amorce du mouvement. Les données ont montré que même chez les singes désafférentés, le fait de modifier la position initiale de leur bras n'avait affecté en rien la position finale du mouvement. Puisque les singes désafférentés ne pouvaient détecter le changement de la position initiale de leur bras, ces résultats indiquaient que la position initiale de l'effecteur n'était pas nécessaire à la précision du geste.

Cependant, la généralisation de ces résultats a été fortement remise en question par diverses données expérimentales. D'une part, les données de l'étude de Polit et Bizzi (1979) ont aussi montré que lorsqu'un changement de position résultait en une modification de la configuration de l'axe de rotation du coude, les singes étaient incapables de pointer adéquatement vers la cible. D'autres parts, des études chez des patients désafférentés montrent que ceux-ci peuvent pointer efficacement sans la vision de leur bras pour des mouvements mono-articulaires (Bizzi, Polit et Morasso 1976; Bizzi, Dev, Morasso et Polit 1978), ce qui n'est pas le cas pour des mouvements pluri-articulaires (Ghez, Gordon, Ghilardi, Christakos et Cooper 1990; Ghez, Gordon et Ghilardi 1995). Finalement, plusieurs études ont montré l'importance de bien définir la position initiale de l'effecteur pour la planification (Prablanc, Echallier, Jeannerod et Komilis 1979; Desmurget, Rossetti, Jordan, Meckler et Prablanc 1997; Bedard et Proteau 2005) et le contrôle (Sainburg, Lateiner, Latash et Bagesteiro 2003; Bourdin, Bringoux, Gauthier et Vercher 2006) du mouvement pluriarticulaire du bras, apportant du même coup du support pour une hypothèse alternative, soit celle du codage vectoriel.

L'hypothèse du codage vectoriel suggère que le SNC planifie le mouvement d'atteinte sous la forme d'un vecteur, en spécifiant la direction et l'amplitude, soit la distance entre la main et la cible à atteindre. Cette hypothèse est basée en partie sur des observations suggérant que la direction et l'amplitude du mouvement sont planifiées de manière indépendante. Par exemple, dans l'étude de Gordon et al. (1994), les participants devaient effectuer des mouvements d'atteinte manuelle dirigés vers dix cibles (cinq distances x deux orientations par rapport à la base de départ). Les résultats ont montré que

la distribution spatiale de la position finale du mouvement formait généralement une ellipse dont l'axe principal était aligné avec la direction du mouvement (pour des résultats similaires voir: Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2005). La principale caractéristique de ces résultats était que la variabilité du mouvement était systématiquement plus grande pour l'amplitude que pour la direction du mouvement. De plus, alors que la variabilité de la direction du mouvement demeurait stable lorsqu'elle était exprimée en pourcentage de l'amplitude du mouvement, la variabilité de l'amplitude du mouvement diminuait tard dans le mouvement. Ces différences notées entre la direction et l'amplitude du mouvement ont mené les auteurs à conclure que ces deux composantes du mouvement étaient planifiées de manière indépendante.

L'hypothèse du codage vectoriel est aussi supportée par des études d'électrophysiologie effectuées au niveau du cortex pré-moteur du primate non-humain. Entre autres, les travaux pionniers de Georgopoulos et de ses collaborateurs ont montré qu'un vecteur représentant la somme de l'activité d'une population de neurones corrélait fortement avec la direction du mouvement à produire (Georgopoulos, Schwartz et Kettner 1986; Georgopoulos, Kettner et Schwartz 1988; Schwartz, Kettner et Georgopoulos 1988; Georgopoulos 1990). D'autres études ont aussi montré qu'un nombre significatif de neurones du cortex pré-moteur covariaient uniquement en fonction de la direction du mouvement (Riehle et Requin 1989; Fu, Suarez et Ebner 1993; Fu, Flament, Coltz et Ebner 1995). De plus, ces études n'ont observé qu'un petit nombre de neurones covariant avec l'amplitude du mouvement uniquement, i.e. sans que le neurone ne montre une modulation de la direction (Riehle et Requin 1989; Fu et al. 1993; Messier et Kalaska 2000). Ces observations soulignent que l'amplitude du mouvement est représentée par une population de neurones indépendante de celle codant la direction du mouvement et potentiellement dans une autre structure que le cortex pré-moteur (Messier et Kalaska 2000). Finalement, Messier et Kalaska (2000) ont observé au niveau du cortex pré-moteur que le traitement des informations relatives à la direction et à l'amplitude du mouvement suivait un cheminement temporels différents, supportant ainsi un traitement indépendant. Néanmoins, il est important de noter que ces études neurophysiologiques révèlent un niveau

d'interdépendance entre ces deux composantes du mouvement tel que suggéré notamment par une activation commune d'une population de neurone du cortex pré-moteur (Messier et Kalaska 2000; voir aussi Fu et al. 1993, 1995). Étant donné ces observations, dans la présente thèse nous avons choisi d'étudier les mouvements d'atteinte manuelle en analysant indépendamment les deux composantes du vecteur de mouvement.

Une autre prémisse de l'hypothèse d'un codage vectoriel du mouvement est que l'information concernant la position du bras et de la main à la position de départ devrait jouer un rôle prépondérant dans la planification du mouvement. L'importance de connaître la position initiale de l'effecteur avant l'amorce du mouvement a été démontrée à de nombreuses occasions (Prablanc et al. 1979; Desmurget et al. 1995; Desmurget, Rossetti, Jordan, Meckler et Prablanc 1997). Comme nous abordons cette question plus en avant dans le texte, nous nous en tiendrons à cette brève conclusion pour le moment.

Section 4. Le contrôle du mouvement

Comme nous le savons tous, la planification ou l'exécution de nos mouvements n'est pas toujours parfaite. Conséquemment, le SNC a développé des mécanismes de correction qui prennent place pendant l'exécution du mouvement.

Woodworth (1899) a suggéré qu'un mouvement était composé de deux impulsions. Pour une tâche d'atteinte manuelle, une première impulsion (phase d'approche) permettait d'amener la main près de la cible, alors qu'une seconde impulsion (phase de correction) permettait l'approche finale pour atteindre la cible. La première impulsion serait réalisée sans que le traitement des afférences puisse intervenir alors que la seconde serait amorcée sur la base du traitement des afférences visuelles. Cette idée que le mouvement soit composé d'une phase balistique et d'une phase de correction a été subséquentement reprise dans quelques modèles de contrôle du mouvement (Crossman et Goodeve 1983; Meyer et

al. 1988) qui ont longtemps fait école. Toutefois, des travaux récents ont remis en question l'idée que l'impulsion initiale du mouvement était entièrement programmée et imperméable aux corrections. À cet effet, Proteau et Masson (1997) ont effectué une étude dans laquelle des participants devaient déplacer un curseur latéralement sur un écran d'ordinateur de la gauche vers une cible placée sur la droite de l'écran. Ces deux éléments étaient représentés à l'avant plan de la scène visuelle. Pour certains essais, l'arrière plan de la scène visuelle était déplacé dans la direction opposée au déplacement du curseur dès l'amorce du mouvement. Les auteurs ont observé que l'impulsion initiale de mouvement des essais pour lesquels l'arrière plan se déplaçait sous-estimait la position de la cible comparativement aux essais contrôles. Ces résultats suggèrent que le déplacement de l'arrière plan crée l'illusion que le curseur se déplace plus rapidement qu'il ne le fait en réalité, ce qui résulte en une diminution/modulation de l'impulsion initiale de mouvement comparativement à ce qui avait été planifié. La première impulsion de mouvement n'est donc pas imperméable au traitement des afférences visuelles et en l'amorce d'une correction efficace. Bien qu'il soit reconnu qu'un mouvement puisse être constitué d'une, de deux ou de plusieurs impulsions motrices (Khan et Franks 2000; Novak, Miller et Houk 2002, 2003), il existe désormais un certain nombre d'évidences qui suggèrent que l'impulsion initiale de mouvement peut être modifiée en temps réel, et ce même si la vision de l'effecteur n'est pas disponible durant l'exécution du mouvement (Vindras et Viviani 1998; Messier et Kalaska 1999; Proteau 2005). Les études présentées dans la thèse s'intéressent aux mécanismes de contrôle de l'impulsion initiale du mouvement.

4.1 Rôle des informations relatives à la position initiale de l'effecteur

Comme il en a été fait mention dans la section précédente, il semble que les mouvements d'atteinte manuelle sont planifiés en spécifiant un vecteur qui joint la position initiale de l'effecteur à celle de la position de la cible à atteindre. Comme le consensus semble s'articuler autour de cette hypothèse (Desmurget, Pelisson, Rossetti et Prablanc 1998; Vindras et Viviani 1998), nous mettrons donc l'accent sur l'importance du traitement de l'information sensorielle relative à la position de l'effecteur sur la base de départ

(l'origine du vecteur) i.e., de la main ou de sa représentation virtuelle, dans le contrôle du mouvement d'atteinte manuelle.

Selon certaines études (Rossetti et al. 1995; Sober et Sabes 2003, 2005), la position initiale de l'effecteur serait définie en combinant les afférences visuelles et proprioceptives. Par exemple, Rossetti et al. (1995) ont utilisé un prisme qui déplaçait visuellement la position initiale de l'effecteur de 9 degrés sur la droite par rapport à sa position réelle. La cible était située hors du champ visuel couvert par le prisme et ne subissait donc pas la perturbation. Les auteurs ont noté que les erreurs observées en fin de mouvement présentaient une compensation de 30% de l'amplitude de la perturbation prismatique. Comme la perturbation prismatique (visuelle) n'était pas entièrement compensée en cours de mouvement, cela suggérait que la position initiale de l'effecteur était définie grâce à une combinaison d'informations proprioceptives et visuelles. Plus récemment, il a été observé que le poids ou la valeur relative accordée à chacune de ces deux entrées sensorielles pour déterminer la position de l'effecteur est un processus très flexible prenant en compte divers facteurs tels que la variance de l'input sensoriel (Harris et Wolpert 1998), l'étape de la planification du mouvement (Sober et Sabes 2003, 2005), la composante du mouvement (Lateiner et Sainburg 2003; Bagesteiro et al. 2006), la minimisation de l'effet néfaste des transformations sensorimotrices (Sober et Sabes 2005) ou encore la nature du contexte (Bédard et Proteau 2005). La combinaison des afférences visuelles et proprioceptives pour définir la position initiale de l'effecteur nous intéresse donc particulièrement dans le cadre de la présente thèse.

En général, voir l'effecteur en position statique avant l'amorce du mouvement diminue l'erreur de pointage comparativement à une condition où la vision de l'effecteur n'est pas disponible (Prablanc et al. 1979; Desmurget et al. 1995; Desmurget et al. 1997). D'une part, certains ont proposé que le fait de voir la position de la main et de la cible à atteindre permettait un meilleur encodage de la trajectoire du mouvement à produire car cette dernière serait spécifiée dans un cadre de référence unique (visuel) (Proteau et Marteniuk 1993; Rossetti, Stelmach, Desmurget, Prablanc et Jeannerod 1994; Desmurget et

al. 1995). En effet, lorsque la main et la cible sont visibles simultanément, le vecteur de mouvement est directement disponible sur la rétine. Cet encodage à modalité unique permettrait d'éliminer les effets néfastes de transformations sensorielles additionnelles nécessaires lorsque la vision de l'effecteur n'est pas disponible (Flanders, Tillery, Stephen et Soechting 1992). D'autre part, il a été suggéré que l'amélioration de la performance lorsque la vision de l'effecteur est disponible sur la base de départ puisse s'expliquer par un meilleur encodage de la position initiale de l'effecteur (Prablanc et al. 1979; Desmurget et al. 1995; Ghilardi, Gordon et Ghez 1995; Rossetti et al. 1995). À cet effet, Desmurget et al. (1997) ont montré que voir l'effecteur avant l'amorce d'un mouvement dirigé vers une cible proprioceptive (l'index de la main inactive) résultait en une meilleure performance que lorsque la vision de l'effecteur n'était pas disponible. Ces résultats ne peuvent pas être expliqués par un effet de l'encodage à modalité unique (proprioceptive dans le cas présent), i.e. que le fait d'avoir planifié et exécuté un mouvement alors que la cible et l'effecteur sont définis proprioceptivement n'a pas permis d'augmenter la performance des participants. Ces résultats indiquent plutôt que l'avantage de voir l'effecteur avant l'amorce du mouvement réside en grande partie dans un meilleur encodage de la position initiale de la main lorsque l'information visuelle est ajoutée à l'information proprioceptive. De plus, il semblerait que l'importance de bien définir la position initiale de l'effecteur ne se limite pas qu'à optimiser les processus de planification du mouvement, mais pourrait aussi favoriser un meilleur contrôle en temps réel des mouvements d'atteinte.

En effet, dans une étude de Desmurget et al. (1995), les participants devaient réaliser des mouvements d'atteinte manuelle sans la vision de l'effecteur. Les mouvements étaient réalisés dans deux conditions visuelles différentes. Dans une condition, l'effecteur n'était jamais visible (condition « Never ») alors que dans l'autre condition l'effecteur était visible en position statique sur la base de départ (condition « Static »). Desmurget et al. ont démontré que voir sa main avant l'amorce du mouvement résultait en une diminution significative de l'erreur variable du pointage comparativement à la condition où la main n'était pas visible. Cet effet était accompagné d'une diminution de la durée de la phase d'accélération et d'une augmentation de la durée de la phase de décélération du mouvement.

Cette observation est généralement interprétée comme indiquant la présence d'une modulation du mouvement (Elliott, Carson, Goodman et Chua 1991; Elliott, Chua, Pollock et Lyons 1995) et les auteurs ont conclu que voir sa main avant l'amorce du mouvement permettait aussi de corriger le mouvement en cours d'exécution. Afin de tester cette hypothèse, Desmurget et al. (1995) ont réalisé une seconde expérience dans laquelle la cible visée disparaissait durant la phase de décélération du mouvement. Les résultats de cette expérience ont montré que la disparition de la cible n'avait aucun effet sur la condition « Never », mais qu'elle causait une augmentation significative de la variabilité dans la condition « Static ». Selon Desmurget et ses collaborateurs, ces résultats montraient que la vision de l'effecteur sur la base de départ permettait une diminution de la variabilité de la position finale du mouvement non seulement grâce à une meilleure planification, mais aussi grâce à une optimisation des processus de contrôle en ligne.

Le bénéfice de voir sa main sur la base de départ ne se limite pas qu'aux processus de contrôle en ligne permettant de corriger les erreurs de planification résultant d'une mauvaise perception de l'effecteur (main/curseur) (Vindras, Desmurget, Prablanc et Viviani 1998; Vindras et al. 2005) de la localisation de la cible (Prablanc et Martin 1992; Desmurget et al. 1999), des facteurs biomécaniques affectant l'inertie du membre supérieur (Gordon et al. 1994; Mackrous et Proteau 2007) ou de la variabilité des processus de planification (Schmidt et al. 1979; Meyer et al. 1988) et d'exécution du mouvement (van Beers et al. 2004). En effet, les processus d'adaptation du mouvement suite à une perturbation mécanique survenant pendant sa réalisation semblent plus efficaces lorsque le participant peut voir sa main sur la base de départ avant l'amorce du mouvement. Une étude de Bourdin et al. (Bourdin, Bringoux, Gauthier et Vercher 2006) illustre bien cette position. Dans cette étude, les participants étaient en chambre noire, assis sur une chaise décentrée qui était posée sur une plateforme rotative (No-vision); dans une autre condition, leur main était visible sur la base de départ (hand vision prior to movement). La rotation de la plateforme induit des forces centrifuges et de Coriolis qui perturbent mécaniquement le mouvement du bras. Les auteurs ont observé que voir sa main sur la base de départ permettait une adaptation complète aux forces centrifuges et de Coriolis. Encore plus

intéressant, ils ont observé que l'adaptation à la force de Coriolis était largement dépendante de la vision de la main sur la base de départ et que la correction qui est associée à cette perturbation arrivait tard dans le mouvement. Ils conclurent que la vision de la main sur la base de départ avait contribué à mettre en place les processus de corrections en ligne nécessaires pour corriger la perturbation.

Bien que les deux dernières études supportent la proposition que la vision de la main sur la base de départ favorise l'efficacité des processus de contrôle en ligne, il n'en demeure pas moins que ces évidences sont ténues et que ces travaux ont été réalisés alors que la vision de l'effecteur n'était pas disponible durant l'exécution du mouvement. Dans la présente thèse, nous tenterons de cerner davantage le rôle de la vision de la main sur la base de départ en ce qui a trait à l'efficacité des processus de contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle réalisés sans la vision de l'effecteur, mais aussi avec la vision de l'effecteur.

4.2 Rôle de l'information relative à l'effecteur durant l'exécution du mouvement

Maintenant que nous avons traité de l'importance de l'information visuelle disponible avant l'amorce du mouvement, nous discuterons du rôle de l'information sensorielle durant l'exécution du mouvement.

4.2.1 Modulation du mouvement d'atteinte manuelle basée sur le traitement de l'information visuelle relative à l'effecteur

Les mouvements de pointage sont généralement plus précis et moins variables lorsque l'effecteur est visible durant l'exécution du mouvement que lorsqu'il ne l'est pas (Woodworth 1899; Zelaznik, Hawkins et Kisselburgh 1983; Elliott et Allard 1985; Proteau, Marteniuk, Girouard et Dugas 1987; Meyer et al. 1988; Elliott et al. 1991; Khan, Franks et Goodman 1998; Khan et Franks 2000; Bédard et Proteau 2001; Proteau et Isabelle 2002;

Proteau 2005). L'avantage de voir l'effecteur durant l'exécution du mouvement sur la précision et la variabilité de la position finale du geste de pointage naturel (et virtuel; l'avantage ayant été observé dans les deux contextes) peut s'expliquer de deux manières. Premièrement, il est généralement accepté que l'information visuelle dynamique disponible en cours de mouvement puisse être utilisée pour mieux planifier un mouvement subséquent (Zelaznik et al. 1983; Abahnini et Proteau 1999; Bédard et Proteau 2001, 2004; Cheng, Luis et Tremblay 2008). Il est aussi largement reconnu que la vision de l'effecteur fournisse l'information nécessaire pour corriger un mouvement durant son exécution. Dans cette section, nous présenterons les différentes procédures expérimentales et analyses utilisées pour mettre en évidence le rôle de l'information visuelle dans le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle.

L'analyse de la cinématique des mouvements fournit des indications quant aux modes de contrôle utilisés en cours de mouvement. En partant du principe que les processus de planification (Schmidt et al. 1979; Meyer et al. 1988) et de contrôle en ligne du mouvement (van Beers et al. 2004) sont des processus variables, un ensemble de mouvements dirigés vers une même cible devrait démontrer une certaine variabilité. Si ces mouvements se déroulent sans modulation ou correction, cette variabilité inter-essais devrait augmenter linéairement au fur et à mesure que le mouvement progresse. Toutefois, si une stabilisation ou une réduction de cette variabilité est observée en cours du mouvement, ceci suggère qu'une modulation du mouvement a pris place en cours d'exécution. Proteau et Isabelle (2002) ont observé une grande réduction de la variabilité inter-essais entre l'occurrence de la pointe de décélération et la fin de l'impulsion initiale de mouvement pour une condition de vision normale (voir la figure 2). Cette grande diminution de la variabilité inter-essais n'était pas observée lorsque la vision de l'effecteur n'était pas permise ou qu'elle était retirée dans une phase de transfert. La vision de l'effecteur en cours de mouvement permet donc de moduler l'impulsion initiale de mouvements d'atteinte manuelle. Cette observation a été reproduite à de nombreuses reprises depuis (Khan, Elliott, Coull, Chua et Lyons 2002; Khan et al. 2003; Proteau 2005; Robin et al. 2005).

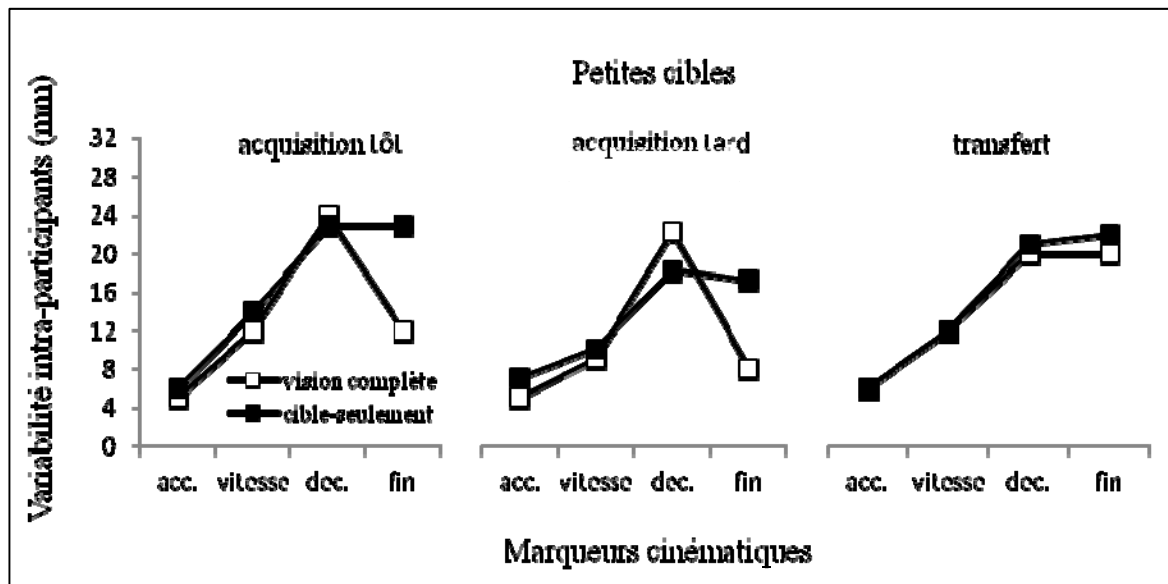


Figure 2. Variabilité inter-essais sur la composante en amplitude du mouvement à l'occurrence de différents marqueurs cinématiques en fonction de la condition visuelle, de la grandeur de la cible et de la phase expérimentale. Acc : pointe d'accélération, velocity : pointe de vélocité, dec : pointe de décélération; end : fin de l'impulsion initiale de mouvement. (Adapté de Proteau et Isabelle 2002)

Des techniques de corrélation ont aussi été utilisées pour déterminer si des corrections étaient apportées à un mouvement en cours de réalisation. Afin de déterminer jusqu'à quel point la précision finale des mouvements est déterminée par les seuls processus de planification ou par des processus de correction du mouvement en cours de réalisation, certains chercheurs ont corrélé la position de l'effecteur à l'occurrence de différents marqueurs cinématiques prenant place tôt dans le mouvement (les pointes d'accélération et de vitesse) avec la distance parcourue à la fin du mouvement (Gordon et Ghez 1987b, 1987a; Elliott, Binsted et Heath 1999; Heath, Westwood et Binsted 2004; Desmurget et al. 2005; Heath 2005). La logique derrière cette analyse est que si la fin du mouvement est

déterminée par les seuls processus de planification du mouvement, alors la position de l'effecteur à la fin du mouvement devrait pouvoir être prédite par la position de l'effecteur aux marqueurs cinématiques d'accélération et de vitesse. Alors que dans les deux études citées ci-haut les mouvements étaient réalisés sans la vision de l'effecteur (nous y reviendrons dans une section traitant du rôle de la proprioception dans le contrôle en ligne du mouvement), Heath et ses collaborateurs (Heath et al. 2004; Heath 2005) ont réalisé des analyses semblables pour des conditions avec et sans vision de l'effecteur. Les études de Heath montrent des coefficients de corrélation très bas entre la position des marqueurs cinématiques survenant tôt après l'amorce du mouvement et la position finale du mouvement (par exemple : $R^2 = 0.004$; 0.098 ; à l'occurrence de la pointe d'accélération et de vitesse, respectivement; (Heath et al. 2004)). Cette observation suggère que le mouvement ne se déroule pas exactement tel que planifié et donc qu'une modulation a pris place durant l'exécution du mouvement. De plus, comme les erreurs de précision spatiale et les coefficients de corrélation étaient plus bas lorsque l'effecteur était visible pendant le mouvement, ceci suggérerait que la modulation était basée sur le traitement des informations visuelles indiquant la position de la main durant l'exécution du mouvement.

Des évidences plus directes concernant le rôle de l'information visuelle de l'effecteur proviennent des études de perturbation de cette information. En effet, plusieurs études récentes ont utilisé des montages permettant d'introduire une discordance entre l'information proprioceptive et l'information visuelle de la position de la main, par l'entremise d'un décalage entre le curseur et la position réelle de la main (du bout du doigt) ou entre une diode électroluminescente et la position de la main). Dans certain cas, la position de la diode/ du curseur représentant la main est déplacée juste avant (Sarlegna et al. 2003; Sarlegna et al. 2004) ou tout juste après (< 150 ms) l'amorce du mouvement (Bédard et Proteau 2003; Veyrat-Masson, Brière et Proteau 2010; Brière et Proteau 2011), lorsque le curseur est perçu à 25 degrés d'angle visuel (Proteau et al. 2009) ou graduellement déplacée alors que le curseur a parcouru 25% de la distance comprise entre la position de départ et la cible (Saunders et Knill 2003, 2005).

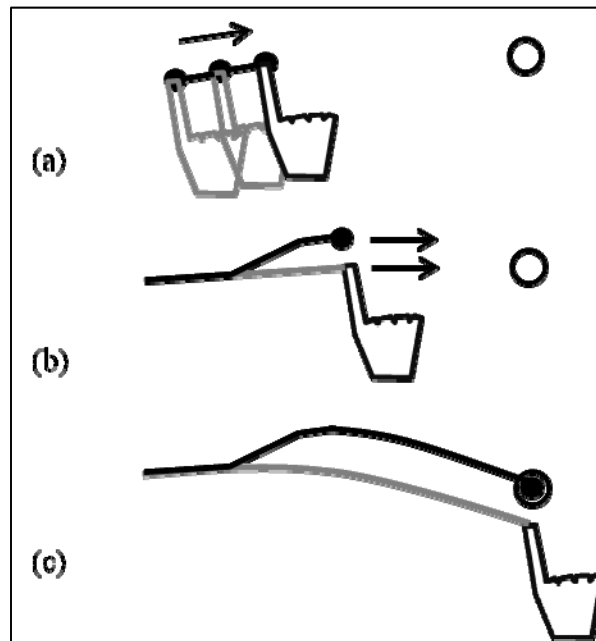


Figure 3. Illustration d'un saut de curseur. (a) un essai contrôle pour lequel le curseur est directement aligné avec le bout de l'index; (b) un essai perturbé pour lequel la position du curseur s'est graduellement distancée de la position réelle de l'index; (c) exemple d'une correction prenant place suite à l'introduction de la perturbation. (Adapté de Saunders et Knill 2003)

Le principe derrière cette procédure de saut de curseur est que ce dernier introduit un «désalignement spatial» entre l'information visuelle et l'information proprioceptive relative à la position de la main. Comme il est suggéré que ces deux sources d'information sont intégrées afin de produire le plan moteur, le saut de curseur produit donc une erreur similaire à une erreur dans la commande motrice. Le rôle de l'information visuelle est ainsi directement évalué puisque l'erreur y est directement reliée. En général, ces études indiquent que, bien que le saut de curseur ne soit pas perçu consciemment par le participant, le mouvement est néanmoins corrigé (Sarlegna et al. 2003; Saunders et Knill 2003; Sarlegna et al. 2004; Saunders et Knill 2004, 2005; Proteau et al. 2009; Brière et Proteau 2011), et ce dès le tout premier essai perturbé (Proteau et al. 2009). Ces

observations suggèrent un rôle important de l'information visuelle pour le contrôle en ligne du mouvement d'atteinte manuelle. Toutefois, dans toutes ces études, les corrections n'éliminaient pas complètement l'erreur induite par le saut de curseur puisqu'entre 45% (Sarlegna et al. 2004) et 80% (Saunders et Knill 2003) de la perturbation était corrigé. Ceci suggère qu'un conflit entre la position vue du curseur et la position sentie de la main puisse limiter la capacité à produire des corrections complètes (Sarlegna et al. 2004; Veyrat-Masson et al. 2010). En retour, ceci suggère un rôle important de la proprioception pour le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle (Sarlegna et al. 2004).

4.2.2 Modulations du mouvement d'atteinte manuelle basée sur le traitement de la proprioception

Tout comme pour la vision, il existe plusieurs méthodes et analyses qui permettent de déduire le rôle de la proprioception pour le contrôle du mouvement. Certaines méthodes utilisées pour étudier le rôle de la vision, comme l'analyse de la variabilité à différents moments du mouvement ou encore les analyses de corrélation, sont aussi valables pour évaluer le rôle de la proprioception. Comme nous l'avons vu avec la vision, l'introduction d'une perturbation représente une autre méthode valide pour étudier le rôle des informations sensorielles dans le contrôle du mouvement. Par conséquent, dans la prochaine section nous reverrons les études démontrant un rôle de la proprioception dans le contrôle du mouvement par l'entremise d'analyse de la variabilité et de coefficients de corrélation ainsi que celles utilisant des paradigmes de perturbation.

Le rôle de la proprioception dans le contrôle du mouvement est clairement mis en évidence chez des patients désafférentés. Chez ces patients dépourvus de proprioception, les mouvements pluriarticulaires sont erratiques, indiquant un rôle important de la proprioception dans le contrôle du mouvement (Ghez, Gordon, Ghilardi, Christakos et Cooper 1990; Ghez, Gordon et Ghilardi 1995). Certaines méthodes ont aussi été utilisées afin de perturber le sens de la proprioception. En effet, des modèles de déafférentation animale (Goldberger et Murray 1974; Polit et Bizzi 1979) ou encore de compression nerveuse (Laszlo et Bairstow 1971; Kelso 1977) ont été utilisés pour étudier le rôle de la

proprioception dans le contrôle du mouvement. Toutefois, nous porterons plutôt attention aux études utilisant des méthodes non-invasives telles que la vibration de tendon, l'introduction d'une perturbation dynamique et autres travaux analysant la cinématique des mouvements réalisés en l'absence d'information visuelle dynamique.

Tel que revu précédemment, l'analyse de la variabilité inter-essais d'une série de mouvements dirigés vers une même cible permet d'inférer la présence de processus de correction durant l'exécution du mouvement (Messier et Kalaska 1997; Khan et al. 2002; Proteau et Isabelle 2002; Khan et al. 2003; Bédard et Proteau 2004, 2005; Proteau 2005; Robin et al. 2005; Khan et al. 2006). Nous avons déjà présenté certains résultats démontrant la présence d'une modulation du mouvement lorsque la vision de l'effecteur était permise en cours de mouvement. Cette méthode a aussi été utilisée pour des conditions sans vision de l'effecteur ou lorsque seule la cible à atteindre demeurait visible en cours de mouvement. Dans ces contextes, la chute de variabilité prenant place après la pointe de décélération est généralement absente ou significativement moins importante que lorsque la vision de l'effecteur est permise. Toutefois, Khan et ses collègues (Khan et al. 2002) ainsi que Proteau et ses collaborateurs (Proteau et Isabelle 2002; Bédard et Proteau 2005; Proteau 2005) ont néanmoins observé une chute de variabilité entre la pointe de décélération et la fin du mouvement lorsque la vision de l'effecteur n'était pas disponible durant l'exécution du mouvement. Ces résultats suggèrent qu'il est possible de moduler un mouvement d'atteinte manuelle sur la seule base du traitement des afférences proprioceptives. Ces observations sont aussi supportées par les analyses de corrélation qui montrent que les positions atteintes aux pointes d'accélération et de vitesse du mouvement ne permettent pas de prédire entièrement celle observée à la fin du mouvement, suggérant que des mécanismes de contrôle en ligne basés sur le traitement des afférences proprioceptives et/ou du feedback interne prennent place durant l'exécution du mouvement (Messier et Kalaska 1999).

Plus récemment, Proteau et ses collaborateurs (Bédard et Proteau 2004, 2005; Proteau 2005; voir aussi, Vindras et Viviani 1998) ont utilisé une analyse des coefficients

de variation pour déterminer si un mouvement était oui ou non corrigé en cours de réalisation. Cette technique consiste à normaliser la variabilité observée à un point spécifique du mouvement par la distance parcourue à ce point. Par cette technique, on élimine les effets de la longueur du mouvement sur la variabilité. En général, cette méthode indique une importante chute de variabilité tôt dans le mouvement entre l'occurrence du pic d'accélération et le pic de vitesse ainsi qu'une autre chute qui prend place entre le pic de décélération et la fin du mouvement pour des mouvements réalisés avec ou sans vision dynamique de l'effecteur (Bédard et Proteau 2004, 2005). Cette deuxième diminution des coefficients de variation est généralement présente uniquement lorsque la vision de l'effecteur est disponible. Prises ensemble, les observations des différentes méthodes d'analyse présentées ici suggèrent qu'un mouvement peut être modulé sur la base de l'information proprioceptive, et ce tôt et tard durant son exécution. Malgré tout, ces modulations sont généralement moins efficaces que si la vision de l'effecteur est disponible. Néanmoins, il est difficile de déterminer avec exactitude si ces modulations sont basées uniquement sur le traitement des afférences proprioceptives ou si elles sont aussi basées, en tout ou en partie, sur l'utilisation de modèles internes. Afin de pouvoir déterminer avec plus d'assurance si la proprioception peut être utilisée pour corriger un mouvement en cours d'exécution, il faudrait pouvoir l'éliminer ou la biaiser.

Introduire une perturbation de la proprioception sans porter atteinte à l'intégrité du participant n'est pas chose facile. Quoique très variable et difficile à maîtriser, la vibration myo-tendineuse est l'une des seules techniques qui permet de perturber le sens proprioceptif sans être trop invasive. Cette technique consiste à appliquer une vibration sur le muscle, ou plus souvent sur le tendon du muscle agoniste ou antagoniste (Capaday et Cooke 1981; Roll et Vedel 1982), ce qui a pour effet de biaiser la perception de la position ou de la vitesse de déplacement du membre ainsi stimulé. En fait, la vibration a pour effet d'exciter les récepteurs musculaires (Ia afférents), ce qui les rend indisponibles à d'autres stimulations (Cordo, Gurfinkel, Bevan et Kerr 1995). La vibration produit une illusion de déplacement ou de rotation de l'articulation (Goodwin, McCloskey et Matthews 1972; Sittig, van der Gon et Gielen 1985, 1987). Goodwin et ses collaborateurs (1972) sont

probablement les premiers à avoir utilisé cette technique, principalement dans le but d'étudier la distorsion de la perception de la position de l'articulation du coude. Une étude très intéressante a aussi été réalisée par Capaday et Cooke (1981). Ces auteurs ont évalué l'effet d'une vibration à haute fréquence (120 Hz) appliquée sur le tendon du biceps ou du triceps. Les participants devaient déplacer un curseur sur un écran cathodique à l'aide d'une poignée située devant eux et atteindre une cible qui se déplaçait sur ce même écran à intervalles réguliers de trois secondes. Les résultats de cette étude ont montré que lorsque les participants avaient les yeux fermés¹, la vibration du muscle antagoniste résultait en une sous-estimation de la position de la cible. Les auteurs ont conclu que la vibration, du fait de l'activation des fuseaux neuromusculaires, « trompait » le SNC en lui indiquant que le muscle était plus étiré qu'il ne l'était en réalité, ce qui expliquait la sous-estimation de la position de la cible.

Alors que l'étude de Capaday et Cooke (1981) se limitait à une seule articulation, Redon, Hay et Velay (1991) se sont intéressés au rôle de la proprioception dans le contrôle de mouvements pluriarticulaires. Ils ont montré que la vibration du tendon distal du biceps brachial entraînait une réduction marquée de l'efficacité du mouvement d'atteinte lorsque celle-ci était introduite vers la fin du mouvement (Redon et al. 1991), suggérant l'utilisation de la proprioception dans le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle vers la fin du mouvement.

Une autre démonstration du rôle de la proprioception dans le contrôle du mouvement provient des études dans lesquelles une perturbation mécanique est appliquée à l'effecteur en mouvement. Par exemple, Elliott et al. (1999) ont demandé à des participants de toucher des cibles à l'aide d'un stylet métallique. Un champ électromagnétique permettait d'augmenter ou de diminuer la force nécessaire pour amorcer le mouvement. Cette procédure avait pour but de déterminer si les participants avaient la capacité de corriger durant l'exécution la perturbation appliquée à l'amorce du mouvement i.e., augmenter ou

¹ Dans cette condition, les participants recevaient un indice sonore pour leur indiquer un changement de position de la cible et donc qu'ils devaient effectuer leur mouvement.

diminuer la force nécessaire pour atteindre la cible. Bien que les corrections fussent plus efficaces lorsque la vision de l'effecteur était disponible durant l'exécution du mouvement, les participants corrigeaient néanmoins partiellement leur mouvement lorsque la vision de l'effecteur n'était pas permise. Encore une fois, ces données suggèrent qu'un mouvement peut être corrigé en cours d'exécution grâce au traitement des afférences proprioceptives.

Finalement, le rôle de la proprioception pour le contrôle du mouvement a été mis en évidence via l'utilisation des forces centrifuges et de Coriolis. Assis sur une plateforme rotative, les participants doivent effectuer des mouvements d'atteinte manuelle sans la vision du bras. La rotation du participant entraîne une perturbation motrice des mouvements d'atteinte manuelle et ce, tant en direction qu'en amplitude. Plus précisément, les forces tendent à augmenter l'amplitude du mouvement programmé et à le dévier dans la direction opposée à la rotation (Coello, Orliaguet et Prablanc 1996). Coello et al. (1996) ont observé que les effets de la rotation sur l'amplitude du mouvement étaient réduits dès le premier essai et qu'ils prenaient place rapidement dans le mouvement. À cet effet, les auteurs ont rapporté une modulation de la durée de la phase d'accélération pour les essais perturbés. Puisque les participants ont corrigé le mouvement sans même avoir fait l'expérience de la perturbation, il est fort peu probable qu'une correction ait été pré-planifiée. Conséquemment, l'observation d'une modulation suite à la perturbation suggérait la présence d'un processus de contrôle en ligne basé en partie sur le traitement de la proprioception (Coello et al. 1996; Bourdin et al. 2006).

Section 5. Objectifs et hypothèses de la thèse

L'omniprésence de l'informatique dans la société actuelle requiert que l'on comprenne davantage si, et éventuellement comment, les mécanismes de planification et de contrôle du mouvement diffèrent dans ces deux contextes. En effet, en comprenant mieux comment sont intégrées et utilisées les informations visuelles et proprioceptives pour le contrôle du mouvement, il serait éventuellement possible de raffiner les technologies et

les conditions d'apprentissage utilisées, par exemple, pour les chirurgies assistées par vidéo ou pour la réadaptation physique.

L'objectif principal de la présente thèse est donc de mieux comprendre le rôle des informations sensorielles provenant de l'effecteur dans le contrôle des mouvements d'atteinte manuelle réalisés en contextes naturels et virtuels. En fait, le point de départ de la thèse était de réconcilier des résultats conflictuels rapportés dans la littérature. Plus spécifiquement, des travaux effectués dans notre laboratoire indiquaient généralement que des mouvements d'atteinte manuelle réalisés sans la vision de l'effecteur montraient peu ou pas d'évidences de modulation en ligne. Qui plus est, lorsque des modulations étaient observées, elles étaient bien moins efficaces que lorsque les mouvements étaient réalisés en présence de la vision de l'effecteur (Proteau et Isabelle 2002; Proteau 2005; Robin et al. 2005). Or, une étude de Khan et al. (2002) suggérait une modulation aussi efficace lorsque la vision de l'effecteur était disponible que lorsqu'elle ne l'était pas. Ces résultats étaient donc en directe contradiction avec ceux de notre laboratoire.

Une des différences majeures entre les études de notre laboratoire et celle de Khan et al. (2002) était l'utilisation d'une tâche virtuelle ou naturelle, respectivement. Dans le premier article de cette thèse nous avons donc voulu déterminer si l'orientation de l'écran pouvait expliquer les différences observées entre les études de notre laboratoire et l'étude de Khan et al. (2002).

Contrairement à ce qui était attendu, nous n'avons pas observé de différences entre une condition virtuelle non-alignée et une condition virtuelle alignée. De plus, la plus grande variabilité rapportée pour la condition virtuelle alignée de notre étude comparativement à celle de l'étude de Khan et al. (2002) laissait entrevoir la possibilité que les différences observées pouvaient provenir de la dissociation de l'information visuelle et de l'information proprioceptive relative à la position de l'effecteur plutôt qu'à l'orientation de l'écran. Par conséquent, l'objectif de la deuxième étude de la présente thèse était d'établir les effets distincts de l'orientation de l'écran et de la dissociation sensorielle

présente en condition virtuelle sur les processus de contrôle en ligne de mouvements d'atteinte manuelle.

Les résultats de cette deuxième étude suggéraient un rôle important de l'information sensorielle (la combinaison de l'information visuelle et proprioceptive) disponible sur la base de départ sur l'efficacité des processus de contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle. Par conséquent, ces résultats nous ont amené à nous intéresser de manière plus approfondie au traitement de l'information relative à la position initiale de l'effecteur et son impact sur le contrôle du mouvement. L'objectif de notre troisième étude était donc de déterminer si la diminution de l'efficacité des processus de planification et de contrôle en ligne de mouvements réalisés dans un contexte virtuel résultait d'une perte d'information visuelle relative à la configuration du bras dans l'espace ou d'une diminution de l'efficacité avec laquelle les informations visuelles et proprioceptives sont combinées dans un tel contexte.

Références

- Abahnini K, Proteau L. (1999). The role of peripheral and central visual information for the directional control of manual aiming movements. *Can J Exp Psychol*, 53(2), 160-175.
- Adams JA. (1971). A closed-loop theory of motor learning. *J Motor Behav*, 3(2), 111-149.
- Bagesteiro LB, Sarlegna FR, Sainburg RL. (2006). Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res*, 171(3), 358-370.
- Bédard P, Proteau L. (2001). On the role of static and dynamic visual afferent information in goal-directed aiming movements. *Exp Brain Res*, 138(4), 419-431.
- Bédard P, Proteau L. (2003). On the role of peripheral visual afferent information for the control of rapid video-aiming movements. *Acta Psychol*, 113(1), 99-117.
- Bédard P, Proteau L. (2004). On-line vs. off-line utilization of peripheral visual afferent information to ensure spatial accuracy of goal-directed movements. *Exp Brain Res*, 158(1), 75-85.
- Bédard P, Proteau L. (2005). Movement planning of video and of manual aiming movements. *Spat Vis*, 18(3), 275-296.
- Bizzi E, Dev P, Morasso P, Polit A. (1978). Effect of load disturbances during centrally initiated movements. *J Neurophysiol*, 41(3), 542-556.
- Bizzi E, Polit A, Morasso P. (1976). Mechanisms underlying achievement of final head position. *J Neurophysiol*, 39(2), 435-444.
- Bo J, Contreras-Vidal JL, Kagerer FA, Clark JE. (2006). Effects of increased complexity of visuo-motor transformations on children's arm movements. *Hum Mov Sci*, 25(4-5), 553-567.
- Bourdin C, Bringoux L, Gauthier GM, Vercher JL. (2006). Vision of the hand prior to movement onset allows full motor adaptation to a multi-force environment. *Brain Res Bull*, 71(1-3), 101-110.
- Brière J, Proteau L. (2011). Automatic movement error detection and correction processes in reaching movements. *Exp Brain Res*, 208(1), 39-50.

- Capaday C, Cooke JD. (1981). The effects of muscle vibration on the attainment of intended final position during voluntary human arm movements. *Exp Brain Res*, 42(2), 228-230.
- Cheng DT, Luis M, Tremblay L. (2008). Randomizing visual feedback in manual aiming: reminiscence of the previous trial condition and prior knowledge of feedback availability. *Exp Brain Res*, 189(4), 403-410.
- Coello Y, Orliaguet JP, Prablanc C. (1996). Pointing movement in an artificial perturbing inertial field: a prospective paradigm for motor control study. *Neuropsychologia*, 34(9), 879-892.
- Cordo P, Gurfinkel VS, Bevan L, Kerr GK. (1995). Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. *J Neurophysiol*, 74(4), 1675-1688.
- Crossman ER, Goodeve PJ. (1983). Feedback control of hand-movement and Fitts' Law. *Q J Exp Psychol A*, 35(Pt 2), 251-278.
- 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(6), 563-567.
- Desmurget M, Grafton ST. (2000). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in cognitive sciences*, 4(11), 423-431.
- Desmurget M, Grafton ST. (2003). Feedback or feedforward control: End of a dichotomy. In S. H. Johnson-Frey (Ed.), *Taking action: Cognitive neuroscience perspectives on intentional acts* (pp. 289-338). Cambridge: MIT press.
- Desmurget M, Pelisson D, Rossetti Y, Prablanc C. (1998). From eye to hand: planning goal-directed movements. *Neurosci Biobehav Rev*, 22(6), 761-788.
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C. (1997). Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res*, 115(1), 180-186.
- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod M. (1995). Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol*, 73(2), 262-272.

- Desmurget M, Turner RS, Prablanc C, Russo GS, Alexander GE, Grafton ST. (2005). 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(6), 1510-1536.
- Elliott D, Allard F. (1985). The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. *Q J Exp Psychol A*, 37(3), 407-425.
- Elliott D, Binsted G, Heath M. (1999). The control of goal-directed limb movements: correcting errors in the trajectory. *Hum Mov Sci*, 18(2-3), 121-136.
- Elliott D, Carson RG, Goodman D, Chua R. (1991). Discrete vs. continuous visual control of manual aiming. *Hum Mov Sci*, 10(4), 393-418.
- Elliott D, Chua R, Pollock BJ, Lyons J. (1995). Optimizing the use of vision in manual aiming: the role of practice. *Q J Exp Psychol A*, 48(1), 72-83.
- Elliott D, Heath M, Binsted G, Ricker KL, Roy EA, Chua R. (1999). Goal-directed aiming: Correcting a force-specification error with the right and left hands. *J Motor Behav*, 31(4), 309-324.
- Elliott D, Helsen WF, Chua R. (2001). A century later: Woodworth's (1899) two-component model of goal-directed aiming. *Psychol Bull*, 127(3), 342-357.
- Feldman AG. (1986). Once more on the equilibrium-point hypothesis (lambda model) for motor control. *J Mot Behav*, 18(1), 17-54.
- Feldman AG. (2009). New insights into action-perception coupling. *Exp Brain Res*, 194(1), 39-58.
- Feldman AG, Latash ML. (2005). Testing hypotheses and the advancement of science: recent attempts to falsify the equilibrium point hypothesis. *Exp Brain Res*, 161(1), 91-103.
- Flanders M, Tillery H, Stephen I, Soechting J. (1992). Early stages in a sensorimotor transformation. *Behav Brain Sci*, 15(2), 309-362.
- Fu QG, Flament D, Coltz JD, Ebner TJ. (1995). Temporal encoding of movement kinematics in the discharge of primate primary motor and premotor neurons. *J Neurophysiol*, 73(2), 836.

- Fu QG, Suarez JI, Ebner TJ. (1993). Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys. *J Neurophysiol*, 70(5), 2097.
- Georgopoulos AP. (1990). Neural coding of the direction of reaching and a comparison with saccadic eye movements. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 55, 849-859.
- Georgopoulos AP. (1995). Current issues in directional motor control. *Trends Neurosci*, 18(11), 506-510.
- Georgopoulos AP, Kettner RE, Schwartz AB. (1988). Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neuronal population. *J Neurosci*, 8(8), 2928.
- Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE. (1986). Neuronal population coding of movement direction. *Science (New York, N.Y.)*, 233(4771), 1416.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol*, 73(1), 361-372.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF, Christakos CN, Cooper SE. (1990). Roles of Proprioceptive Input in the Programming of Arm Trajectories. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 55, 837-847.
- Ghilardi MF, Gordon J, Ghez C. (1995). Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *J Neurophysiol*, 73(6), 2535-2539.
- Goldberger ME, Murray M. (1974). Restitution of function and collateral sprouting in the cat spinal cord: The deafferented animal. *J Comp Neurol*, 158(1), 37-54.
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC. (1972). Proprioceptive Illusions Induced by Muscle Vibration: Contribution by Muscle Spindles to Perception? *Science (New York, N.Y.)*, 175(4028), 1382-1384.
- Gordon J, Ghez C. (1987a). Trajectory control in targeted force impulses. II. Pulse height control. *Exp Brain Res*, 67(2), 241-252.

- Gordon J, Ghez C. (1987b). Trajectory control in targeted force impulses. III. Compensatory adjustments for initial errors. *Exp Brain Res*, 67(2), 253-269.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res*, 99(1), 97-111.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. I. Spatial errors. *J Neurophysiol*, 73(1), 347-360.
- Graham ED, MacKenzie CL. (1996). *Physical versus virtual pointing*. Paper presented at the Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems: common ground.
- Harris CM, Wolpert DM. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394(6695), 780-784.
- Heath M. (2005). Role of limb and target vision in the online control of memory-guided reaches. *Mot Control*, 9(3), 281-311.
- Heath M, Westwood DA, Binsted G. (2004). The control of memory-guided reaching movements in peripersonal space. *Mot Control*, 8(1), 76-106.
- Hinder MR, Milner TE. (2003). The Case for an Internal Dynamics Model versus Equilibrium Point Control in Human Movement. *The Journal of Physiology*, 549(3), 953-963.
- Kawato M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurol*, 9(6), 718-727.
- Keele SW. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychol Bull*, 70(6 Pt 1), 387-403.
- Kelso JA. (1977). Motor control mechanisms underlying human movement reproduction. *J Exp Psychol Human* 3(4), 529-543.
- Khan MA, Elliott D, Coull J, Chua R, Lyons J. (2002). Optimal control strategies under different feedback schedules: kinematic evidence. *J Motor Behav*, 34(1), 45-57.
- Khan MA, Franks IM. (2000). The effect of practice on component submovements is dependent on the availability of visual feedback. *J Motor Behav*, 32(3), 227-240.

- Khan MA, Franks IM, Elliott D, Lawrence GP, Chua R, Bernier PM, . (2006). Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. *Neurosci Biobehav Rev*, 30(8), 1106-1121.
- Khan MA, Franks IM, Goodman D. (1998). The effect of practice on the control of rapid aiming movements: Evidence for an interdependency between programming and feedback processing. *Q J Exp Psychol A*, 51(2), 425-443.
- Khan MA, Lawrence GP, Fourkas A, Franks IM, Elliott D, Pembroke S. (2003). Online versus offline processing of visual feedback in the control of movement amplitude. *Acta Psychol*, 113(1), 83-97.
- Kistemaker DA, Van Soest AK, Bobbert MF. (2007). Equilibrium point control cannot be refuted by experimental reconstruction of equilibrium point trajectories. *J Neurophysiol*, 98(3), 1075-1082.
- Knaut LA, Subramanian SK, McFadyen BJ, Bourbonnais D, Levin MF. (2009). Kinematics of pointing movements made in a virtual versus a physical 3-dimensional environment in healthy and stroke subjects. *Arch Phys Med Rehabil*, 90(5), 793-802.
- Krakauer JW, Ghilardi MF, Ghez C. (1999). Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nat Neurosci*, 2, 1026-1031.
- Laszlo JI, Bairstow P. (1971). Accuracy of movement, peripheral feedback and efference copy. *J Mot Behav*.
- Lateiner JE, Sainburg RL. (2003). Differential contributions of vision and proprioception to movement accuracy. *Exp Brain Res*, 151(4), 446-454.
- Lhuisset L, Proteau L. (2002). Developmental aspects of the control of manual aiming movements in aligned and non-aligned visual displays. *Exp Brain Res*, 146(3), 293-306.
- Lyons JL, Elliott D, Ricker KL, Weeks DJ, Chua R. (1999). Action-centred attention in virtual environments. *Can J Exp Psychol*, 53(2), 176-188.
- Mackrout I, Proteau L. (2007). Specificity of practice results from differences in movement planning strategies. *Exp Brain Res*, 183(2), 181-193.

-
- Messier J, Kalaska JF. (1997). Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res*, 115(3), 469-478.
- Messier J, Kalaska JF. (1999). Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res*, 125(2), 139-152.
- Messier J, Kalaska JF. (2000). Covariation of primate dorsal premotor cell activity with direction and amplitude during a memorized-delay reaching task. *J Neurophysiol*, 84(1), 152.
- Meyer DE, Abrams RA, Kornblum S, Wright CE, Smith JE. (1988). Optimality in human motor performance: ideal control of rapid aimed movements. *Psychol Rev*, 95(3), 340-370.
- Novak KE, Miller LE, Houk JC. (2002). The use of overlapping submovements in the control of rapid hand movements. *Exp Brain Res*, 144(3), 351-364.
- Novak KE, Miller LE, Houk JC. (2003). Features of motor performance that drive adaptation in rapid hand movements. *Exp Brain Res*, 148(3), 388-400.
- Palluel-Germain R, Boy F, Orliaguet JP, Coello Y. (2004). Visual and motor constraints on trajectory planning in pointing movements. *Neurosci Lett*, 372(3), 235-239.
- Pew RW. (1974). Levels of analysis in motor control. *Brain Res*, 71(2-3), 393-400.
- Polit A, Bizzi E. (1979). Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *J Neurophysiol*, 42(1 Pt 1), 183-194.
- Prablanc C, Echallier JF, Komilis E, Jeannerod M. (1979). 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*, 35(2), 113-124.
- Prablanc C, Echallier JE, Jeannerod M, Komilis E. (1979). 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*, 35(3), 183-187.
- Prablanc C, Martin O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol*, 67(2), 455-469.

-
- Proteau L. (2005). Visual afferent information dominates other sources of afferent information during mixed practice of a video-aiming task. *Exp Brain Res*, 161(4), 441-456.
- Proteau L, Isabelle G. (2002). On the role of visual afferent information for the control of aiming movements toward targets of different sizes. *J Motor Behav*, 34(4), 367-384.
- Proteau L, Marteniuk RG. (1993). Static Visual Information and the Learning and Control of a Manual Aiming Movement. *Hum Mov Sci*, 12(5), 515-536.
- Proteau L, Marteniuk RG, Girouard Y, Dugas C. (1987). On the Type of Information Used to Control and Learn an Aiming Movement after Moderate and Extensive Training. *Hum Mov Sci*, 6(2), 181-199.
- Proteau L, Masson G. (1997). Visual perception modifies goal-directed movement control: supporting evidence from a visual perturbation paradigm. *Q J Exp Psychol A*, 50(4), 726-741.
- Proteau L, Roujoula A, Messier J. (2009). Evidence for continuous processing of visual information in a manual video-aiming task. *J Motor Behav*, 41(3), 219-231.
- Redon C, Hay L, Velay J. (1991). Proprioceptive control of goal-directed movements in man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. *J Motor Behav*, 23(2), 101-108.
- Riehle A, Requin J. (1989). Monkey primary motor and premotor cortex: single-cell activity related to prior information about direction and extent of an intended movement. *J Neurophysiol*, 61(3), 534.
- Robin C, Toussaint L, Blandin Y, Proteau L. (2005). Specificity of learning in a video-aiming task: modifying the salience of dynamic visual cues. *J Motor Behav*, 37(5), 367-376.
- Roll JP, Vedel JP. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res*, 47(2), 177-190.
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C. (1995). Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol*, 74(1), 457-463.

- Rossetti Y, Stelmach G, Desmurget M, Prablanc C, Jeannerod M. (1994). The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and variability. *Exp Brain Res*, 101(2), 323-330.
- Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB. (2003). Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol*, 89(1), 401-415.
- Sarlegna FR, 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(4), 524-535.
- Sarlegna FR, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM. (2004). Online control of the direction of rapid reaching movements. *Exp Brain Res*, 157(4), 468-471.
- Saunders JA, Knill DC. (2003). Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res*, 152(3), 341-352.
- Saunders JA, Knill DC. (2004). Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci*, 24(13), 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(4), 458-473.
- Schmidt RA. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychol Rev*, 82(4), 225-260.
- Schmidt RA, Zelaznik HZ, Hawkins B, Frank JS, Quinn JT. (1979). Motor-output variability: a theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev*, 47(5), 415-451.
- Schwartz A, Kettner R, Georgopoulos A. (1988). Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. I. Relations between single cell discharge and direction of movement. *J Neurosci*, 8(8), 2913.
- Sittig AC, van der Gon JJD, Gielen CCAM. (1985). Separate control of arm position and velocity demonstrated by vibration of muscle tendon in man. *Exp Brain Res*, 60(3), 445-453.

- Sittig AC, van der Gon JJD, Gielen CCAM. (1987). The contribution of afferent information on position and velocity to the control of slow and fast human forearm movements. *Exp Brain Res*, 67(1), 33-40.
- Sober SJ, Sabes PN. (2003). Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci*, 23(18), 6982-6992.
- Sober SJ, Sabes PN. (2005). Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci*, 8(4), 490-497.
- van Beers RJ, Haggard P, Wolpert DM. (2004). The role of execution noise in movement variability. *J Neurophysiol*, 91(2), 1050-1063.
- Veyrat-Masson M, Brière J, Proteau L. (2010). Automaticity of online control processes in manual aiming. *J Vis*, 10(14).
- Viau A, Feldman AG, McFadyen BJ, Levin MF. (2004). Reaching in reality and virtual reality: a comparison of movement kinematics in healthy subjects and in adults with hemiparesis. *J Neuroeng Rehabil*, 1(1), 11.
- Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, Viviani P. (1998). Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. *J Neurophysiol*, 79(6), 3290-3294.
- Vindras P, Desmurget M, Viviani P. (2005). Error parsing in visuomotor pointing reveals independent processing of amplitude and direction. *J Neurophysiol*, 94(2), 1212.
- Vindras P, Viviani P. (1998). Frames of reference and control parameters in visuomanual pointing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 24(2), 569-591.
- von Holst E, Mittelstaedt H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, 37, 464-476.
- Wolpert DM, Kawato M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw*, 11(7-8), 1317-1329.
- Woodworth RS. (1899). The accuracy of voluntary movement. *Psychol Rev Monographs*, 3 (Whole No. 13), 1-119.
- Zelaznik HZ, Hawkins B, Kisselburgh L. (1983). Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J Motor Behav*, 15(3), 217-236.

CHAPITRE II : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 1

Factors optimizing online control of video-aiming movements performed without vision of the cursor. Veilleux LN, Proteau L.

Psychol Res, 2010, Volume 74, Number 2, Pages 182-195

DOI 10.1007/s00426-009-0229-z

Utilisé avec permission

**Factors optimizing online control of video-aiming movements performed
without vision of the cursor**

Louis-Nicolas Veilleux and Luc Proteau¹

Département de kinésiologie

Université de Montréal

¹ Corresponding author: Luc Proteau, Département de kinésiologie,
Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale Centre Ville, Montréal,
Canada, H3C 3J7

tel: (514) 343-2039

fax: (514) 343-2181

Key words: online control, movement control, video aiming, proprioception

Abstract

A modulation of the primary impulse of manual/video-aiming movements performed without visual feedback has been reported. In the present study, we show that this modulation is modified (a) with increased practice, (b) the use of an aligned visual display, and (c) the availability of visual feedback on alternated trials. However, this modulation was not as efficient as that observed in a normal vision condition, which underlines the primary role of vision to ensure endpoint accuracy. Moreover, this modulation was observed only on the extent component of the task. This last observation indicates that proprioception can be used to modulate the extent component of goal-directed movements but that vision is necessary to modulate their direction.

Introduction

It has long been thought that aiming movements were made of a main primary impulse that brought the hand close to the target and, eventually, of a secondary corrective impulse (Woodworth 1899). The corrective impulse was needed when the task's constraints were high (i.e., long displacement, small target) and when participants had to complete their movements in a short movement time. The need to use a corrective impulse was interpreted as indicating that it was impossible to modify the movement's primary impulse once the movement was initiated (for similar observations see Meyer et al. 1988). Recent findings question this position, however.

A first line of evidence comes from target-jump (Desmurget et al. 1999; Goodale et al. 1986; Prablanc and Martin 1992) and cursor-jump studies (Proteau et al. 2009; Sarlegna et al. 2003, 2004; Saunders and Knill 2003, 2004, 2005). Typically, participants performed a video-aiming task. For a small proportion of trials, the location of the target or of the cursor moved by the participants was translated by 2–4 cm just before or soon after movement initiation. Although participants did not consciously detect the target- or cursor-jump, they modified their movement's primary impulse to compensate for the jump. Thus, one is able to amend the primary impulse of an aiming movement to correct for unusually large errors.

A second line of evidence comes from Proteau and Masson (1997), who had participants move a cursor from the left toward a target located on the right of a computer screen. The cursor and the target were seen on the foreground of the computer screen. For some trials, at movement initiation, the visual information illustrated on the background of the computer screen moved in the direction opposite to that of the cursor. The primary impulse of the "moving background" trials undershot the target significantly more than that of control trials for which the visual background remained stationary during movement execution. This difference between the "moving" and "stationary" background trials was interpreted as indicative that moving the visual background in a direction opposite to that of

the cursor created the illusion that the cursor was moving faster than planned, which led to a shortening/modulation of the movement primary impulse. In the same vein, Whitney et al. (2003) showed that visual background motion influenced online control of fast reaching movements performed without visual feedback.

Finally, a third line of evidence comes from recent data indicating that one can also modify the primary impulse of an aiming movement to correct for much more subtle errors like those resulting from noise in movement planning and execution processes. In these studies, it was shown that movement variability largely increased between movement initiation and peak deceleration of the movement's primary impulse movement. In a normal vision condition, movement variability sharply decreased between peak deceleration and the end of the movement's primary impulse (Bédard and Proteau 2004; Khan et al. 2002, 2003; Lhuisset and Proteau 2004; Proteau and Isabelle 2002; Robin et al. 2005), resulting in movement endpoint variability being similar or smaller than that observed at peak acceleration (Khan et al. 2003; Proteau 2005; Proteau and Isabelle 2002; Robin et al. 2005; see also Darling and Cooke 1987). Because this large decrease in movement variability is typically not observed when visual feedback of the cursor is not available (but see below), these observations clearly suggest that the primary impulse of one's movement can be modulated by visual feedback; thus, it is not purely ballistic (Darling and Cooke 1987; Khan et al. 2002; Proteau and Isabelle 2002). The focus of the present paper was to determine if and when such a modulation of the movement primary impulse can occur without visual feedback.

When vision of the cursor moved by the participants was blocked at movement initiation (hereafter called a target-only condition), Proteau and colleagues (Bédard and Proteau 2003, 2004; Proteau and Isabelle 2002; Robin et al. 2005) observed that movement variability increased between movement initiation and peak deceleration and either increased again, remained stable, or only slightly decreased at the end of the primary impulse, resulting in movement endpoint variability being significantly larger (3–4 times) than that observed at peak acceleration. On the contrary, using a 3-D aiming task in which a

hand held stylus was moved to a target presented on a table-top, Khan et al. (2002) observed a large decrease in movement variability between peak deceleration and movement endpoint (which included movements showing only a primary impulse and movements containing discrete corrections). This resulted in movement endpoint variability being smaller than that noted at peak acceleration. In Khan et al. (2002), the decrease in movement variability observed between peak deceleration and movement endpoint did not differ significantly from that observed when participants performed the task in normal vision. The results of Khan et al. (2002) and to a lesser extent of Proteau and colleagues suggest that it is possible to modulate the primary impulse of reaching movements without dynamic visual afferent information. However, the much larger modulation observed in Khan et al. (2002) than in Proteau and colleagues' work suggests that the efficiency of this modulation, presumably based on proprioceptive feedback and/or a corollary discharge, can be enhanced in some contexts. The goal of the present study was to shed some light on this issue.

There were numerous differences between the studies reported by Proteau and colleagues and by Khan et al. (2002) that could explain the contradictory findings and help us better understand how aiming movements are planned and controlled in different feedback conditions

Experiment 1

The conflicting results reported above could result from Proteau and colleagues measuring endpoint variability at the end of the movement's primary impulse (Meyer et al. 1988) whereas in Khan et al. (2002) movement endpoint was measured when the stylus touched the table-top. Thus, it could be that many trials in Khan et al. (2002) were made up of a primary movement impulse and of secondary corrective impulses. This could indicate that the discrete corrections after the movement's primary impulse that were allowed in

Khan et al. (2002) but not in Proteau and Isabelle (2002) permitted participants to largely reduce movement endpoint variability in comparison to variability at the end of the movement's primary impulse. Although possible, this is not likely considering that Khan et al. (1998) showed that discrete corrections performed without visual feedback are relatively inefficient. A more likely explanation is that the modulation of the movement's primary impulse requires a long period of practice, when visual input is not available, to become very efficient. For instance, Proteau and Isabelle (2002) and Proteau (2005) reported only a slight modulation of the movement's primary impulse after 40 and 55 trials performed toward a single target in a target-only condition (movement variability at the end of the primary impulse remained as at peak deceleration or was reduced by less than 10%), whereas the large modulation reported by Khan et al. (2002) was observed after 288 trials of practice (movement variability at the end of the primary impulse was 75% smaller than at peak deceleration). The specific goal of this first experiment was to determine whether practice influences the efficiency of online modulation of the movement's primary impulse of an aiming movement performed in a target-only condition.

To reach our goal, participants performed 288 aiming movements toward a single target (Khan et al. 2002). All trials were completed in a target-only condition but with knowledge of results (KR). Two test phases also performed in the target-only condition but with no-KR took place after 48 and 288 trials of practice. If practice is required for the efficient modulation of the movement's primary impulse to occur, we should observe only a weak modulation at the first test phase but a much larger one at the second test phase.

Method

Participants

Ten undergraduate participants were recruited in the Département de kinésiologie from the Université de Montréal. Participants had no previous experience with the experimental task. All participants reported normal or corrected to normal vision. The Health Sciences Ethics Committee of the Université de Montréal has approved this study.

Task and apparatus

Participants performed a video-aiming task. The apparatus is illustrated in Fig. 1 and a detailed description of the task and apparatus is available in Proteau (2005). Briefly, participants moved a computer's mouse-like device on a horizontal table to displace a cursor shown on a computer screen from a fixed starting position toward a single target. The starting base was located directly in line with the lateral center of the computer screen and the participant's midline. Mouse displacement was sampled at 500 Hz and illustrated with a 1:1 ratio on the computer screen. Moving the mouse away from the body in the sagittal plane resulted in a displacement of the cursor from the bottom to the top of the computer screen. Moving the mouse to the left or to the right resulted in a displacement of the cursor to the left or to the right of the computer screen, respectively. An opaque cardboard prevented participants from seeing their hand and arm during the experimental session.

Procedure

At the beginning of each trial, participants put the mouse on the starting base. A delay of 500 ms took place between mouse stabilization on the starting base and target presentation. Participants had to move the cursor shown on the screen (red, 3 mm diameter) from the starting base to the target (black, 6 mm diameter). As in Khan et al. (2002), the target was located directly in line with the starting base (target at 0°) and at a distance of 320 mm. Participants were asked to initiate their movement as they pleased following target presentation. In addition, participants had to execute their movements as fast and as accurately as possible (Khan et al. 2002). Participants were also asked to perform straight and uncorrected movements (i.e., no "stop and go"; Khan et al. 2003).

Participants performed 288 acquisition trials. The target and starting base were visible before, during and after movement execution. Vision of the cursor was blanked at movement initiation. Knowledge of results, an illustration of the movement trajectory, was available after each trial of this phase. After both 48 and 288 acquisition trials, participants performed a 16-trial test phase similar in all points to the acquisition phase, but with no-KR.

Data reduction

Movement initiation was defined as the moment at which tangential velocity of the cursor reached 10 mm/s, whereas movement was deemed to be completed when the cursor was not displaced by more than 2 mm in a time frame of 500 ms.

The tangential displacement data of the mouse over time were first smoothed using a second order recursive Butterworth filter with a cutting frequency of 10 Hz. The filtered data were then numerically differentiated once using a central finite technique to obtain the velocity profile of the aiming movement, a second time to obtain the acceleration profile, and a third time to obtain a jerk profile. From these profiles, we determined the end of the movement's primary impulse (Meyer et al. 1988). It occurred when one of the following events was detected on the kinematic profiles: (a) movement reversal (velocity going from positive to negative), (b) movement lengthening (presence of a secondary movement impulse as indexed by the acceleration profile crossing the zero value for a second time) or (c), a significant disruption in the deceleration profile as indexed by zero-crossing on the jerk profile. We also determined the moment and location of occurrence (in Cartesian coordinates) of peak acceleration, velocity and deceleration of the movement's primary impulse.

If movement execution reflects the outcome of response planning and execution processes, and if one accepts that those processes are variable (i.e., noise) (Meyer et al. 1988; Schmidt et al. 1979; van Beers et al. 2004), the within-participant variability in Cartesian space of the position reached at any given movement for a series of movements

should increase as movements unfold. A reduction in the rate of increase of the within-participant variability during the movement primary impulse coupled with a small aiming error would provide evidence of efficient online control processes (Khan et al. 2002; Lhuisset and Proteau 2002; Proteau 2005; Proteau and Isabelle 2002). Therefore, we computed coefficients of direction (CDV) and of extent variability (CEV) at each key kinematic landmark (variability in direction or extent divided by the length of the vector at a given kinematic landmark), a variable that normalizes the rate of change in within-participant variability as a function of movement length.

The data of the different dependent variables were submitted to independent ANOVAs contrasting four kinematic landmarks (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration and the end of movement's primary impulse) \times 2 phases (acquisition phase and test phase) \times 2 quantity of practice (small: trials 33–64; large : trials 273–304). The effects reported were significant following the Greenhouse-Geisser correction (applied when Epsilon is <1) and the original degrees of freedom are presented. For all analyses, significant interactions were broken down into their simple main effects. Significant main effects and simple main effects involving more than two means were broken down using Dunn's technique. All effects are reported at $p < .05$, adjusted for the number of comparisons.

Results

The results of the kinematic analysis revealed that 98% of the trials were composed of a single movement impulse. The results of the trials showing a secondary corrective impulse were withdrawn from all analysis. Therefore, hereafter movement endpoint will refer to the end of the movement's primary impulse. Data of interest are presented in Table 1.

Movement extent

On average, participants slightly overshoot the target location (4 mm). The ANOVA computed on the within-participant variability revealed a main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 56.88$, and a significant kinematic landmark x phase interaction, $F(3, 27) = 3.64$. During both the acquisition and test phases variability increased significantly between peak acceleration and peak deceleration, and leveled-off thereafter. As presented in Table 1, the significant interaction indicates that this increase was steeper in the test phases than in the acquisition phases. Specifically, we observed a significantly larger variability at peak deceleration in the test phases than in the acquisition phases ($p = .039$). However, no significant difference was noted at peak acceleration ($p = .615$), peak velocity ($p = .139$) and at movement endpoint ($p = .161$). No other effect was significant ($p > .10$).

The ANOVA computed on CEV revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 32.68$. Post-hoc comparisons revealed that CEV significantly decreased from peak acceleration (10.2%) to peak velocity (4.8%) and peak deceleration (4.9%). A second significant decrease in CEV was observed between peak deceleration and movement endpoint (3.8%). No other effect was significant ($p > .17$).

Movement direction

A preliminary analysis revealed that 50% of participants were biased to the right of the target, whereas the other 50% were biased to its left. Consequently, we are reporting the results of the absolute constant mean position (i.e., |constant mean position|) for each block of trials of each participant. The ANOVA revealed significant main effects of kinematic landmark, $F(3, 27) = 11.30$, and of phase, $F(1, 9) = 14.15$, and a significant interaction between these two factors, $F(3, 27) = 11.28$. Post-hoc comparisons revealed that movements significantly deviated from a reference vector joining the starting base and the target. In the acquisition phase, this bias was already observed at peak acceleration and did not change significantly as movement unfolded (see Table 1). On the contrary, in the test phase, this bias significantly increased between peak acceleration and peak deceleration, and leveled-off thereafter. This resulted in a significantly larger directional bias at peak

deceleration and movement endpoint in the test phase than in the acquisition phase. No other effect was significant ($p > .36$).

The ANOVA computed on within-participant variability revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 68.71$. Post-hoc comparisons revealed that movement variability significantly increased from peak acceleration to peak deceleration and leveled-off thereafter. No other effect was significant ($p > .17$).

The ANOVA computed on the CDV revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 21.33$, and a significant kinematic landmark \times quantity of practice \times phase interaction, $F(3, 27) = 5.32$. The breakdown of the interaction revealed that CDV was significantly larger in the first than in the second test phase at all kinematic landmarks but movement endpoint. No other effect was significant ($p > .19$).

Temporal aspects

The ANOVA carried out on the moment of occurrence of the kinematic landmarks revealed a significant main effect of landmark, $F(3, 27) = 339.92$. Mean movement time was of 615 ms. No other effect was significant ($p > .13$).

Discussion

Our main objective was to determine whether the modulation of the primary impulse of an aiming movement performed without visual feedback can be refined with practice. The results of the present experiment revealed a very similar modulation for both small and large amounts of practice.

As in Khan et al. (2002, 2003; see also Bédard and Proteau 2004, 2005; Proteau 2005), we observed a modulation of movement extent variability. This observation is supported by a leveling-off of extent variability and a significant decrease in CEV between the occurrence of peak extent deceleration and movement endpoint. This indicates that

visual feedback is not the only source of information that can be used to modulate the primary impulse of a manual aiming movement (Bédard and Proteau 2004; Khan et al. 2002, 2003; Messier and Kalaska 1999). This modulation was already observed early in practice (first test phase) as previously reported by Proteau (2005), but did not significantly improve with practice. In addition, despite 288 practice trials with KR, participants could not modulate movement extent as effectively as in Khan et al. (2002). Specifically, in the second test phase, extent variability decreased by 12% between peak deceleration and movement endpoint, which is in the same range as what has been observed in previous research using video-aiming movements (Proteau 2005, 14%; Khan et al. 2003, 12%) but differs markedly from the 75% reduction reported by Khan et al. (2002); average of their Experiments 1 and 2. Moreover, movement endpoint variability was twice as large as that reported in Khan et al. (2002).

A possible explanation of the limited efficacy of the modulation observed in the present study compared to Khan et al. (2002) could be that in the present study we contrasted within-participant variability at peak deceleration and at the end of the movement's primary impulse, whereas Khan et al. (2002) compared within-participant variability at peak deceleration and at movement endpoint. It could be that corrective sub-movements included in Khan et al. (2002) largely reduced the variability existing at the end of the primary impulse. To test for this possibility, we computed movement endpoint variability of all trials. It differed by less than 1 mm from that observed at the end of the movement's primary impulse, which invalidates this hypothesis. In the same vein, it should be remembered that Khan et al. (1998) showed that discrete corrections following the movement's primary impulse of movements performed in a target-only context are not very effective.

Unlike what was observed on movement extent, there was no modulation taking place on movement direction between the occurrence of peak deceleration and movement endpoint, as indicated by a significant increase in direction variability and a stabilization of CDV between these two kinematic landmarks (Bédard and Proteau 2005; Proteau 2005;

Robin et al. 2005). The observation of a modulation on the extent but not on the direction component of the task supports previous observations indicating that these two components of the task are planned and controlled independently from one another (Bédard and Proteau 2005; Gordon et al. 1994; Messier and Kalaska 1997).

Experiment 2

The modest movement modulation observed in the Experiment 1 could result from the orientation of the visual display used to present the starting base and the target location (i.e., static visual information). In Experiment 1, and in other experiments showing results similar to ours (e.g. Khan et al. 2003; Proteau 2005), static visual information was represented on a vertical display (hereafter called non-aligned visual display), whereas movements were carried out on a horizontal plane. However, in Khan et al. (2002) static visual information was presented on the same horizontal plane as the movements were executed. It could be that movement modulation is optimized when the static information defining the location of the starting base and that of the target is aligned with the dynamic afferent information available during movement (Bédard and Proteau 2005; Messier and Kalaska 1997). The goal of the present experiment was to test this hypothesis. To do so, we used the same task as in Experiment 1 but with an aligned visual display. Specifically, movements were performed in the same horizontal plane as that on which static visual information was presented.

Method

Participants

Ten new participants took part in this experiment. They were all undergraduate students at the Département de kinésiologie of the Université de Montréal. All participants

reported normal or corrected to normal vision. The Health Sciences Ethics Committee of the Université de Montréal has approved this study.

Task, apparatus and procedure

We used the same task as in Experiment 1. However, we used an aligned visual display; it is illustrated in Fig. 2. Specifically, the computer screen illustrating the starting base and target location was mounted on a ceiling-support and was oriented parallel to the surface of the table. Its image was reflected on a mirror placed directly beneath it and also parallel to the tabletop. The distance between the computer screen and the mirror was of 18 cm while the distance between the mirror and the tabletop was of 16.5 cm allowing free displacement of the manipulandum on the tabletop. The information presented on the computer screen was thus reflected on the mirror and was easily visible for the participants. The mirror prevented participants to see their arm during the experiment.

Participants performed 144 acquisition trials (Khan et al. 2002). We used the same dependent variables as in Experiment 1. The data were submitted to independent ANOVAs contrasting four kinematic landmarks (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration and movement endpoint) \times 2 quantity of practice (early: first 12 trials and late: last 12 trials) with repeated measures on both factors. Significance level and post-hoc comparisons were also as in Experiment 1.

Results

The data of one participant were removed from all analyses because they diverged by more than two standard deviations from those of the remaining participants. The results of the kinematic analysis revealed that 96% of all trials did not show a secondary corrective impulse. The results of the trials showing a secondary corrective impulse were discarded. The data of interest are presented in Table 2.

Movement extent

The results revealed that, on average, participants overshoot the target by 5 mm. The ANOVA computed on within-participant variability revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 24) = 18.64$, and a significant interaction between kinematic landmark and the quantity of practice, $F(3, 24) = 5.70$. The breakdown of this interaction showed that within-participant variability significantly increased from one kinematic landmark to the next up to peak deceleration, early (from 4.6 at peak acceleration to 15.0 mm at peak deceleration) and late in practice (from 6.1 mm at peak acceleration to 12.8 mm at peak deceleration). However, variability leveled-off between peak deceleration and movement endpoint early in practice (14.8 mm), whereas it decreased significantly between peak deceleration and movement endpoint late in practice (10.1 mm). It resulted in movement endpoint variability being significantly larger early than late in practice. No other effect was significant ($p = .16$).

The ANOVA computed on CEV revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 24) = 42.35$, and a significant interaction between kinematic landmark and the quantity of practice, $F(3, 24) = 5.26$. Early in practice, CEV decreased significantly between peak acceleration (27.2%) and peak velocity (6.7%), and leveled-off thereafter (5.0% at peak deceleration and 4.5% at movement endpoint). Late in practice, CEV decreased significantly between peak acceleration (36.0%) and peak velocity (5.32%), did not change significantly between peak velocity and peak deceleration (4.4%), but decreased significantly between peak deceleration and movement endpoint (3.2%). As for within-participant variability, this resulted in CEV being significantly smaller at movement endpoint late than early in practice. No other effect was significant ($p = .36$).

Movement direction

The statistical analyses revealed a significant main effect of kinematic landmark for absolute mean cursor position, $F(3, 24) = 12.54$, within-participant variability, $F(3,$

24) = 111.18, and CDV, $F(3, 24) = 28.63$. No other significant main effect or interaction was revealed by the statistical analyses ($p > .10$).

Post-hoc comparisons revealed a direction bias that significantly increased between peak acceleration (1.3 mm) and peak velocity (6.3 mm) and leveled-off thereafter. Within-participant variability significantly increased from one kinematic landmark to the next between peak acceleration and peak deceleration and leveled-off thereafter. CDV significantly decreased between peak acceleration and peak velocity and leveled-off thereafter (see Table 2).

Temporal aspects

The ANOVA only revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 24) = 1970.14$. Mean movement time was of 598 ms. No other effect was significant ($p > .22$).

Discussion

The goal of this second experiment was to determine if presenting static visual information (the location of the starting base and of the target) on an aligned visual display favors a strong and efficient modulation of the movement primary impulse. On movement extent, late in practice we observed a significant reduction in variability between peak deceleration and movement endpoint that was twice as large as that reported in Experiment 1 (21 vs. 12%, respectively; we will come back to this observation in “General discussion”). However, movement endpoint variability (11.8 vs. 10.1 mm in Experiments 1 and 2, respectively) and CEV observed at this kinematic landmark (3.7 vs. 3.2% in Experiments 1 and 2, respectively) are very similar. This suggests that modulation of the movement primary impulse did not differ much, if at all, as a function of display orientation. Moreover, the 21% reduction in extent variability between peak deceleration

and movement endpoint in the present experiment (see also: Khan et al. 2003; Proteau 2005) remains clearly inferior to the 75% decrease reported in Khan et al. (2002).

The data collected on the direction component of the task concur with those reported above and indicate that the modulation of the movement's primary impulse was no more efficient when static visual information was illustrated on an aligned rather than on a non-aligned visual display. As in Experiment 1, direction variability increased from peak acceleration to peak deceleration and leveled-off thereafter, whereas no reduction in CDV was observed between peak deceleration and movement endpoint. These results indicate that the variability observed at movement endpoint was largely a multiplicative factor of that observed at the occurrence of peak acceleration (Bédard and Proteau 2004), supporting the idea that the primary movement impulse was not modulated on its direction component.

Experiment 3

The results of the first two experiments indicate that a combination of static visual information and online proprioceptive feedback does not enable one to modulate the primary impulse of an aiming movement as efficiently as when online visual feedback is available. At least, this is the case when participants perform all trials in the target-only condition. However, when alternating one trial completed in a no-vision condition with one performed under normal visual feedback, Khan et al. (2002) reported a movement modulation that was as efficient as when normal visual feedback was available. This raises the possibility that information extracted from a trial planned and executed when visual feedback is available can be used off-line to better plan (Abahnini and Proteau 1999; Bédard and Proteau 2003; Khan et al. 2002, 2003; Proteau 2005) or eventually better control (Desmurget et al. 1995; Robin et al. 2005) a subsequent movement performed in a no-vision condition. The goal of the present experiment was to determine whether dynamic visual afferent information available on trial (n) could lead to a strong and efficient modulation of the movement's primary impulse after it had been withdrawn on trial (n + 1).

If so, we should observe a large and significant decrease in variability between the occurrence of peak deceleration and the end of the primary movement impulse in a condition without dynamic visual afferent information. Moreover, this decrease in variability should not differ from that observed when visual feedback is available throughout movement planning and execution.

Method

Participants

Ten new participants took part in the present experiment. They were drawn from the same population as for the first two experiments. All participants reported normal or corrected to normal vision. The Health Sciences Ethics Committee of the Université de Montréal has approved this study.

Task, apparatus and procedure

We used the same task as in Experiments 1 and 2 and used an aligned display as in Experiment 2. Participants performed 144 acquisition trials. However, as in Khan et al. (2002), participants switched every trial between a normal vision condition and a no-vision condition. To this end, participants wore liquid crystal goggles. For the normal vision condition, the lenses remained in their transparent state for the whole trial. For the no-vision condition, the lenses remained transparent until the cursor left the starting base, at which point they went from their transparent state to their translucent state (~3 ms). This resulted in the withdrawal of all visual information until movement endpoint at which point the lenses went back to their transparent state. This allowed participants to see the cursor at its final position (knowledge of result), and as they brought it back on the starting base. Movement endpoint was defined as when the cursor was not displaced by more than 2 mm in 500 ms.

We used the same dependent variables as in the first two experiments. The data were submitted to independent ANOVAs contrasting 2 vision conditions (normal vision and no-vision) \times 4 kinematic landmarks (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration and movement endpoint) \times 2 quantity of practice (early: first 12 trials and late: last 12 trials) with repeated measures on the three factors. Significance level and post-hoc comparisons were also as in Experiments 1 and 2.

Results

Most trials (97%) performed in the no-vision condition and 85% of the trials performed in the normal vision condition did not show a secondary corrective impulse. Movements showing a secondary corrective impulse were discarded from all analysis..

Movement extent

The ANOVA revealed significant main effects of vision condition, $F(1, 9) = 14.95$ and of kinematic landmark, $F(3, 27) = 2295.71$, and a significant interaction between these two factors, $F(3, 27) = 4.02$. As presented in Table 3, peak velocity, peak deceleration and movement endpoint were reached significantly closer from the starting base in the no-vision than in the normal vision condition, which caused the significant interaction. This difference was significant early ($p = .002$) but not late in practice ($p = .067$). This observation is supported by a vision condition \times quantity of practice significant interaction, $F(1, 9) = 7.26$. No other effect was significant ($p > .07$).

Within-participant variability was significantly larger in the no-vision than in the normal vision condition (15.0 vs. 12.8 mm), $F(1, 9) = 5.59$. For both vision conditions, within-participant variability increased significantly from peak acceleration to peak deceleration. Then, it decreased significantly between peak deceleration and movement endpoint (see Table 3). This observation is supported by a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 24.40$. Finally, within-participant variability was larger

earlier than later in practice (17.2 vs. 10.7 mm), $F(1, 9) = 16.86$. No other effect was significant ($p > .08$).

Concerning CEV, the ANOVA revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 63.46$. Its breakdown showed that for both vision conditions, there was a significant reduction in CEV occurring between peak acceleration and peak velocity. It was followed by a second significant reduction between peak deceleration and movement endpoint. As for within-participant variability, CEV was larger earlier than later in practice (17.6 vs. 12.6%), $F(1, 9) = 7.84$. No other effect was significant ($p > .15$).

Movement direction

Concerning the mean absolute cursor position, the ANOVA revealed a significant main effect of kinematic landmark, $F(3, 27) = 4.95$, indicating a directional bias that significantly increased between peak acceleration and peak velocity and leveled-off thereafter (see Table 3). The ANOVA also revealed a significant main effect of quantity of practice, $F(1, 9) = 7.92$, indicating that the bias reported above, decreased significantly between early (4.9 mm) and late practice (3.2 mm). No other effect was significant ($p > .09$).

The ANOVA computed on the within-participant variability in direction revealed significant main effects of vision condition, $F(1, 9) = 75.90$, kinematic landmark, $F(3, 27) = 70.83$, and of quantity of practice, $F(5, 45) = 7.32$. The ANOVA also revealed significant interactions between vision condition and kinematic landmark, $F(3, 27) = 20.34$, and between kinematic landmark and quantity of practice, $F(3, 27) = 5.01$. The breakdown of the former interaction revealed that direction variability was significantly larger at peak velocity but significantly smaller at movement endpoint in the normal vision condition than in the no-vision condition. The breakdown of the kinematic landmark \times quantity of practice interaction showed that participants were significantly more variable early than late in practice at all kinematic landmark but peak velocity ($p = .10$). No other effect was significant ($p > .08$).

Trials performed early in practice (4.8%) had a significantly larger CDV than trials performed late in practice (3.4%), $F(1, 9) = 9.10$. Also, as presented in Table 3, CDV decreased from one kinematic landmark to the next for the trials performed in the normal vision condition. For the trials performed in the no-vision condition, CDV decreased significantly from peak acceleration to peak velocity and leveled-off thereafter. These observations are supported by a significant vision condition \times kinematic landmark interaction, $F(3, 27) = 7.75$. No other effect was significant ($p > .12$).

Temporal aspects

Mean movement time was of 781 ms and did not differ significantly as a function of visual feedback conditions or quantity of practice. Mean results are presented in table 3. No other effect was significant ($p > .14$).

Discussion

The goal of this experiment was to determine whether dynamic visual afferent information available on trial (n) could be used to increase the efficiency of online modulation of the movement's primary impulse after it had been withdrawn on trial ($n + 1$).

The results revealed that in the no-vision condition, movement variability was reduced by as much as 60% between peak deceleration and movement endpoint. This modulation was far more important than that observed in the first two experiments of the present study and that noted in previous reports (Proteau 2005; Proteau and Isabelle 2002) when participants performed the task exclusively in the target-only condition, but it was comparable to the 75% reduction reported by Khan et al. (2002). Does it mean that the visual afferent information available on alternate trials enabled participants to modulate their movement's primary impulse performed without this source of information as efficiently as when it is available? Two aspects of the results suggest that this is not the case.

First, the large reduction in variability noted between peak deceleration and movement endpoint resulted from variability at peak deceleration being much larger in the present experiment than in Experiments 1 and 2 of the present study. However, endpoint variability observed in the present experiment (9.4 mm) was very similar to that observed in the first two experiments of the present study (11.7 and 10.1 mm, respectively). This suggests that if visual afferent information enhanced online modulation of the movement's primary impulse of the $n + 1$ trial, this effect was of minor importance (for a similar observation but for a different conclusion see Cheng et al. 2008). Second, performing the task in normal vision resulted in significantly smaller variability at all kinematic landmarks than in the no-vision condition. Concerning the first observation, one could argue that endpoint variability in the present experiment cannot be compared to that observed in Experiments 1 and 2 because in the present experiment vision of the target was not permitted during movement execution, whereas it was in the first two experiments. However, the results of numerous studies argue against this position because for movement times shorter than 1,000 ms, aiming accuracy (Carlton 1981; Elliott and Madalena 1987; Heath 2005; Lemay et al. 2004) and variability (Heath 2005; Lemay et al. 2004) do not differ between a target-only and a no-vision condition. Moreover, aiming accuracy and variability did not differ significantly between a target-only and a no-vision condition even when the target disappeared for as long as 2.5 s before movement execution when vision of the hand remained visible during this delay (Heath 2005), which was the case in the present experiment.

Lastly, in the normal vision condition, we observed a reduction in direction variability between peak deceleration and movement endpoint, whereas no reduction was observed in the no-vision condition. Taken together with the results of the first two experiments this indicates that, when visual feedback is not available during movement execution, movement direction largely if not solely reflects the output of movement planning processes (see also van Beers et al. 2002).

Movement extent planning and control strategies

Extent variability at peak deceleration was twice larger in the present experiment than in Experiment 2 for which an aligned visual display was also used. The higher variability observed in the present experiment did not result from a larger initial movement impulse than in Experiment 2 (in Experiment 2 peak deceleration occurred 531 ms after movement initiation and at 296 mm from the starting base; in the present experiment it occurred at 532 ms following movement initiation and at 278 mm from the starting base). Rather, it appears that in the present experiment the planning and control strategy used in the no-vision condition was copied on that used in the normal vision condition. It has recently been proposed that the motor plan used in a manual aiming task differs depending on the source of afferent information available during movement execution (Hansen et al. 2006; Mackrout and Proteau 2007). It was suggested that when visual feedback will not be available, one tries to determine the set of motor commands that will ensure optimal spatial accuracy with minimal intervention of voluntary correction processes (Harris and Wolpert 1998; Mackrout and Proteau 2007; Neely et al. 2008; Novak et al. 2002, 2003). In this condition, it was generally observed that the acceleration and deceleration phases of the movement were of approximately the same duration, suggesting that movement endpoint was largely determined by the initial movement impulse (Harris and Wolpert 1998; Mackrout and Proteau 2007; Novak et al. 2002, 2003). This is exactly what we observed in Experiment 2 of the present study with the acceleration and deceleration phases of the movement accounting for 53 and 47% of movement time, respectively.

When visual feedback is available, it has been proposed that a strategy allowing participants to perform online corrections would be preferred (Elliott and Allard 1985; Elliott and Calvert 1990; Elliott et al. 1991; Hansen et al. 2006; Mackrout and Proteau 2007). For example, Mackrout and Proteau (2007) observed that participants spent approximately 60% of movement time in the deceleration phase of the movement, leaving more time to adjust/modulate the movement when it closed on the target. This is exactly what we observed for the trials performed in normal vision in the present experiment (i.e., 61.3%). What was unexpected is that we observed the exact same behavior for the trials

completed in the no-vision condition (63.2%). These results suggest that when trials are alternated between a normal vision condition and a no-vision condition, participants used a strategy allowing for a correction/modulation of the movement when the effector is close to the target. Thus, movement planning is rather crude resulting in an important increase in movement variability up to peak deceleration. Then, online modulation processes come into play resulting in an abrupt decrease in movement variability. This choice seems to be appropriate when visual feedback is available to perform these corrections because it results in high movement precision and low variability. However, this strategy is not as efficient when visual feedback is not available to execute these corrections. Variability observed at movement endpoint is then larger than that observed in the normal vision condition for a similar movement time or similar to that observed when all trials are executed in a target-only condition (Experiment 2), but at much higher temporal cost (movement times of 768 ms and 607 ms for Experiments 3 and 2, respectively). Taken together, the latter observations suggest that it is difficult to change planning and control strategy from one trial to the next (Cheng et al. 2008).

General discussion

Recent studies have shown that it is possible to modulate video and manual aiming movements performed without visual afferent information (Bédard and Proteau 2005; Khan et al. 2002, 2003; Messier and Kalaska 1999; Proteau 2005). In the present study, we wanted to determine whether it was possible to increase the efficiency of this modulation and in which condition it would occur.

Modulation of movement extent without visual feedback

The results of all three experiments of the present study show a reduction in extent variability between peak deceleration and the end of the movement's primary impulse, indicating that visual feedback is not necessary to modulate movement extent¹. However,

the modulation observed both in a target-only condition and in a no-vision condition was less efficient than that observed when visual feedback was available. This remained true both early and late in practice (Experiment 1; reduction of extent of variability ~12%) and even when spatial compatibility was optimized between static visual information defining the starting base and target location (Experiment 2; reduction of extent of variability ~21%). It is only when participants alternated between trials performed in a normal vision and in a no-vision condition (Experiment 3) that we observed a large modulation of movement extent (~60%) that approached that observed in the presence of visual feedback (~72%). The large modulation observed in Experiment 3 for the no-vision condition did not reflect that endpoint variability became much smaller than that observed in Experiments 1 and 2. Rather, this large modulation resulted from a steeper increase in extent variability between peak acceleration and peak deceleration when participants alternated every trial between a normal vision and a no-vision condition.

As discussed previously, we believe that the steep increase in extent variability observed for the no-vision condition in Experiment 3 indicates that participants used a similar strategy for movement planning in the normal vision and the no-vision conditions. This strategy was that often observed in a normal vision condition for which movement planning occurs considering that online modulation of the ongoing movement will be possible. We have showed that this modulation was less efficient without visual feedback.

Thus, the results of the present study suggest that online modulation processes of movements performed without visual feedback reduce a significant proportion of the variability induced by noise/uncertainties in movement planning and execution processes. However, it seems that there is a limit in the efficiency of this modulation that neither extensive practice, optimized static visual information representation, nor alternated trials with visual feedback could overcome. This limit reflects that the processing of all sources of afferent information is also subject to noise (Guigon et al. 2008), which limits its efficacy.

The sensorimotor transformations required by our use of a video-aiming task rather than manual aiming task likely inflated movement variability. For instance, in Khan et al. (2002), participants performed manual aiming task, whereas they performed a video-aiming task in the present study. When one performs a manual aiming movement, the position of his/her hand is defined by congruent visual and proprioceptive information. Therefore, only “normal” or “natural” sensorimotor transformations are needed to plan and control the aiming movement. However, when one performs a video-aiming movement, he/she needs to combine the visually defined position of the virtual effector (the cursor) with the proprioceptively defined initial position of the real effector (his/her hand). Therefore, the position of the effector is provided by two distinct elements. Because the relation between these two sources of information is indirect, one needs to perform additional sensorimotor transformations for movement planning and control. These transformations likely increase noise in these processes. In the past, detrimental effects of sensorimotor transformations have been associated with movement planning processes (Bédard and Proteau 2005; Messier and Kalaska 1997). The present results suggest that it might also negatively affect movement online control processes, which could explain the discrepancies observed between the present study and that of Khan et al. (2002). This possibility is presently under investigation.

Flip/flop between vision and proprioception for extent but not direction control of manual aiming movements

When visual feedback is not available, we repeatedly observed a modulation of movement extent but not of movement direction, whereas online modulation of both movement extent and movement direction was observed when the task was performed in normal vision (Proteau 2005). It has been shown that visual information about the location of the hand is more important than proprioceptive information for planning of movement extent (Bagesteiro et al. 2006) and of movement direction (Lateiner and Sainburg 2003).

Like in the present study, Bagesteiro et al. (2006) also showed that proprioceptive feedback was used to modulate movement extent. Thus, the results of Bagesteiro et al. (2006) and those of the present study concur to show that for movement extent one can efficiently flip/flop from one source of afferent information for movement planning to a different one for movement control. However, this is not the case for movement direction. Specifically, in the present study (see also, Proteau 2005) we found no evidence of direction modulation in the absence of visual feedback. Similarly, in a virtual environment setting much like that used in the present study, Lateiner and Sainburg (2003) manipulated the virtual position of the hand (i.e., the cursor) in relation to that of the hand. On most trials, prior to movement initiation, the position of the cursor corresponded to that of the participant's hand. On probe trials, the position of the cursor was displaced relative to the position of the hand. The cursor was occluded upon movement initiation. The results indicated that initial movement direction varied systematically with the cursor-target vector, indicating that visual information about initial hand location predominated over proprioceptive information in specifying movement direction. Because movement direction at peak velocity explained 84% of direction variance at movement endpoint, it appears that proprioceptive information could not be used online to modulate movement direction. Taken together, the results discussed above indicate that one can flip/flop between vision and proprioception for the planning and control of movement extent but not of movement direction.

Visual display orientation

When we used a non-aligned visual display (Experiment 1), we noted that CEV decrease from approximately 11 to 4% between peak acceleration and movement endpoint. However, when we used an aligned visual display (Experiments 2 and 3), CEV decreased between approximately 33 and 3% between the same two kinematic landmarks. This difference in CEV resulted from participants reaching peak extent acceleration much farther from the starting base when the task was performed on a non-aligned visual display, whereas extent variability was approximately similar regardless of the display orientation. To our knowledge, this is the first time that such an observation is reported. The lower

CEV observed when a non-aligned display was used suggests that participants planned their movements more consistently than when an aligned display was used (Bédard and Proteau 2004), perhaps because they faced an unfamiliar situation for which movements correction/modulation would be difficult.

Alternately, planning a video-aiming movement when static visual information is presented on a non-aligned display perceptively resembles planning a vertical arm movement (i.e., the cursor is moved vertically). If so, and as it has been suggested for vertical arm movements (Papaxanthis et al. 2005), it could be that the CNS inappropriately considered gravitational forces during movement planning. In support of this proposition, we observed a much larger acceleration burst when a non-aligned rather than an aligned display was used. Specifically, peak acceleration values were more than twice larger when the cursor moved vertically (Experiment 1: 7,715 mm/ms²) rather than horizontally (Experiment 2: 3,283 mm/ms²); it also occurred later in the former than in the latter condition (278 vs. 115 ms). In line with this interpretation, Lyons et al. (2006) recently reported that performing an upward movement resulted in significantly longer movement's primary impulse and significantly more target overshooting than downwards and forwards movements, presumably because participants would plan their movements to minimize energy expenditure. Specifically, overshooting the target for a downward movement would require a movement correction against gravity, whereas overshooting the target for an upward movement would result in a movement correction assisted by gravity. Thus, in the present study, the larger accelerative impulse along with the important overshooting of the target reported for the non-aligned display (Experiment 1) as compared to the aligned display (Experiments 2 and 3) support the idea that participants might have planned their movement not only to optimize movement time, but also their perceived energy expenditure (Lyons et al. 2006).

References

- Abahnini K, Proteau L (1999) The role of peripheral and central visual information for the directional control of manual aiming movements. *Can J Exp Psychol* 53 (2):160-175
- Bagesteiro LB, Sarlegna FR, Sainburg RL (2006) Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res* 171 (3):358-370
- Bédard P, Proteau L (2003) On the role of peripheral visual afferent information for the control of rapid video-aiming movements. *Acta Psychol (Amst)* 113 (1):99-117
- Bédard P, Proteau L (2004) On-line vs. Off-line utilization of peripheral visual afferent information to ensure spatial accuracy of goal-directed movements. *Exp Brain Res* 158 (1):75-85
- Bédard P, Proteau L (2005) Movement planning of video and of manual aiming movements. *Spat Vis* 18 (3):275-296
- Carlton LG (1981) Processing visual feedback information for movement control. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 7 (5):1019-1030
- Cheng DT, Luis M, Tremblay L (2008) Randomizing visual feedback in manual aiming: Reminiscence of the previous trial condition and prior knowledge of feedback availability. *Exp Brain Res* 189 (4):403-410
- Darling WG, Cooke JD (1987) Changes in the variability of movement trajectories with practice. *J Mot Behav* 19 (3):291-309
- 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 (6):563-567
- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod M (1995) Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol* 73 (2):262-272
- Elliott D, Allard F (1985) The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. *Q J Exp Psychol A* 37 (3):407-425
- Elliott D, Calvert R (1990) The influence of uncertainty and premovement visual information on manual aiming. *Can J Psychol* 44 (4):501-511

-
- Elliott D, Carson RG, Goodman D, Chua R (1991) Discrete vs. Continuous visual control of manual aiming. *Human Movement Science* 10 (4):393-418
- Elliott D, Madalena J (1987) The influence of premovement visual information on manual aiming. *Q J Exp Psychol A* 39 (3):541-559
- Goodale MA, Pelisson D, Prablanc C (1986) Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature* 320 (6064):748-750
- Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, Ghez C (1994) Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 99 (1):112-130
- Guigon E, Baraduc P, Desmurget M (2008) Computational motor control: Feedback and accuracy. *Eur J Neurosci* 27 (4):1003-1016
- Hansen S, Glazebrook CM, Anson JG, Weeks DJ, Elliott D (2006) The influence of advance information about target location and visual feedback on movement planning and execution. *Can J Exp Psychol* 60 (3):200-208
- Harris CM, Wolpert DM (1998) Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature* 394 (6695):780-784
- Heath M (2005) Role of limb and target vision in the online control of memory-guided reaches. *Mot Control* 9 (3):281-311
- Khan MA, Elliott D, Coull J, Chua R, Lyons J (2002) Optimal control strategies under different feedback schedules: Kinematic evidence. *J Mot Behav* 34 (1):45-57
- Khan MA, Franks IM, Goodman D (1998) The effect of practice on the control of rapid aiming movements: Evidence for an interdependency between programming and feedback processing. *Q J Exp Psychol A* 51 (2):425-443
- Khan MA, Lawrence G, Fourkas A, Franks IM, Elliott D, Pembroke S (2003) Online versus offline processing of visual feedback in the control of movement amplitude. *Acta Psychol (Amst)* 113 (1):83-97
- Lateiner JE, Sainburg RL (2003) Differential contributions of vision and proprioception to movement accuracy. *Exp Brain Res* 151 (4):446-454

-
- Lemay M, Gagnon S, Proteau L (2004) Manual pointing to remembered targets...But also in a remembered visual context. *Acta Psychol (Amst)* 117 (2):139-153
- Lhuisset L, Proteau L (2002) Developmental aspects of the control of manual aiming movements in aligned and non-aligned visual displays. *Exp Brain Res* 146 (3):293-306
- Lhuisset L, Proteau L (2004) Planning and control of straight-ahead and angled planar movements in adults and young children. *Can J Exp Psychol* 58 (4):245-258
- Lyons J, Hansen S, Hurding S, Elliott D (2006) Optimizing rapid aiming behaviour: Movement kinematics depend on the cost of corrective modifications. *Exp Brain Res* 174 (1):95-100
- Mackrout I, Proteau L (2007) Specificity of practice results from differences in movement planning strategies. *Exp Brain Res* 183 (2):181-193
- Messier J, Kalaska JF (1997) Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res* 115 (3):469-478
- Messier J, Kalaska JF (1999) Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res* 125 (2):139-152
- Meyer DE, Abrams RA, Kornblum S, Wright CE, Smith JE (1988) Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. *Psychol Rev* 95 (3):340-370
- Neely KA, Tessmer A, Binsted G, Heath M (2008) Goal-directed reaching: Movement strategies influence the weighting of allocentric and egocentric visual cues. *Exp Brain Res* 186 (3):375-384
- Novak KE, Miller LE, Houk JC (2002) The use of overlapping submovements in the control of rapid hand movements. *Exp Brain Res* 144 (3):351-364
- Novak KE, Miller LE, Houk JC (2003) Features of motor performance that drive adaptation in rapid hand movements. *Exp Brain Res* 148 (3):388-400
- Papaxanthis C, Pozzo T, McIntyre J (2005) Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience* 135 (2):371-383

-
- Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67 (2):455-469
- Proteau L (2005) Visual afferent information dominates other sources of afferent information during mixed practice of a video-aiming task. *Exp Brain Res* 161 (4):441-456
- Proteau L, Al Roujoula A, Messier J (2008) Online control of video aiming movements: Fast and efficient corrections of undetected experimentally-induced errors. Unpublished data
- Proteau L, Isabelle G (2002) On the role of visual afferent information for the control of aiming movements toward targets of different sizes. *J Mot Behav* 34 (4):367-384
- Proteau L, Masson G (1997) Visual perception modifies goal-directed movement control: Supporting evidence from a visual perturbation paradigm. *Q J Exp Psychol A* 50 (4):726-741
- Robin C, Toussaint L, Blandin Y, Proteau L (2005) Specificity of learning in a video-aiming task: Modifying the salience of dynamic visual cues. *J Mot Behav* 37 (5):367-376
- 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 (4):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 (4):468-471
- Saunders JA, Knill DC (2003) Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res* 152 (3):341-352
- Saunders JA, Knill DC (2004) Visual feedback control of hand movements. *J Neurosci* 24 (13):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 (4):458-473

-
- Schmidt RA, Zelaznik H, Hawkins B, Frank JS, Quinn JT, Jr. (1979) Motor-output variability: A theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev* 47 (5):415-451
- Selen LP, Beek PJ, van Dieen JH (2006) Impedance is modulated to meet accuracy demands during goal-directed arm movements. *Exp Brain Res* 172 (1):129-138
- van Beers RJ, Haggard P, Wolpert DM (2004) The role of execution noise in movement variability. *J Neurophysiol* 91 (2):1050-1063
- van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P (2002) When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12 (10):834-837
- Whitney D, Westwood DA, Goodale MA (2003) The influence of visual motion on fast reaching movements to a stationary object. *Nature* 423 (6942):869-873
- Woodworth RS (1899) The accuracy of voluntary movement. *Psychological Review Monographs* 3 (Whole No. 13):1-119

Footnote

¹ As suggested by H.N. Zelaznik, in Experiment 3 we also looked at within-participant variability at every two percent of normalized movement time. The results of this analysis were similar to those reported in the present study. On the extent component of the task for both vision conditions there was a significant reduction in variability late in the movement suggesting a modulation of the movement's primary impulse (see Selen, Beek and van Dieen (2006) for similar results and interpretation). On the direction component of the task, only the normal vision condition resulted in a significant decrease in variability late in movement, which is also similar to the data reported in the main text. However, in this supplementary analysis the modulation of the movement's primary impulse appeared earlier (near 50% of normalized movement time) than in the analyses reported in the main text.

Authors' note

This research was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada.

Figure captions

Figure 1. View of the non-aligned experimental set-up used in Experiment 1. The lower left panel illustrates the starting base and the target, as well as direction and extent errors for this target. The filled line indicates a reference vector joining the starting base and the target location and the dashed line illustrates the movement vector between the starting base and the movement endpoint. θ indicates direction error whereas ε indicates extent error. The lower right panel illustrates position of the hand and the manipulandum on the table surface. Note that participants used their right dominant hand. Filled circles represent optical shaft encoders.

Figure 2. View of the aligned experimental set-up used in Experiments 2 and 3.

Figure 1.

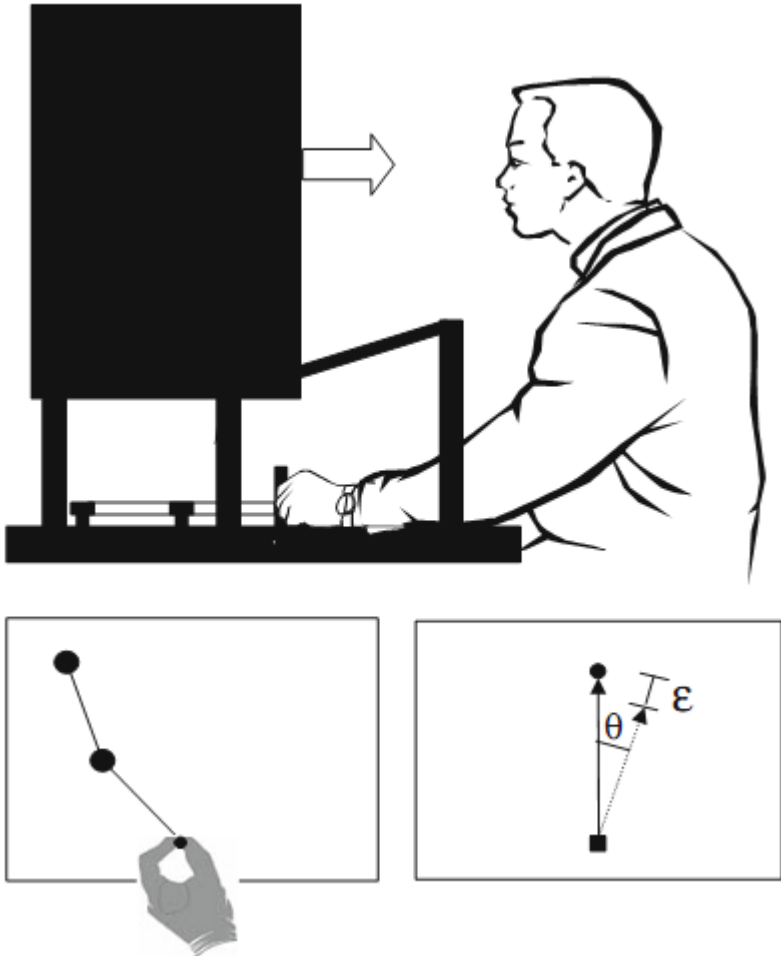
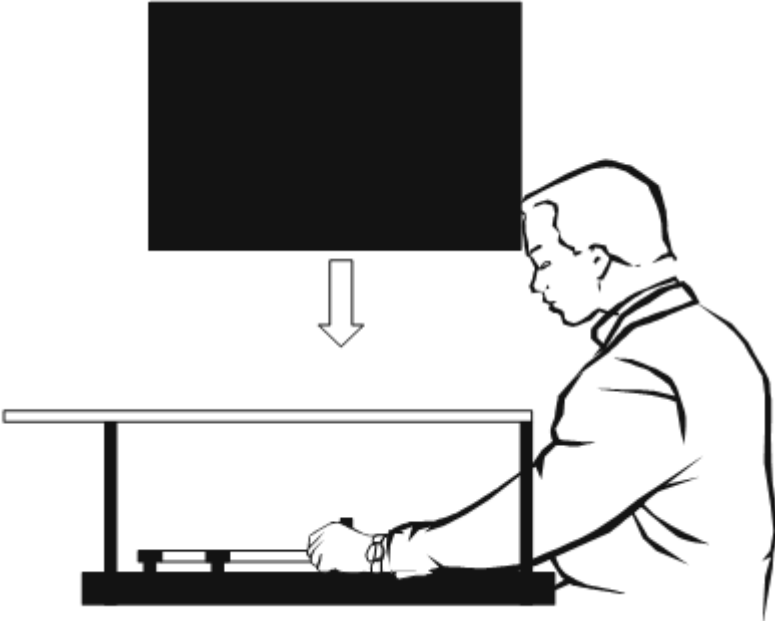


Figure 2.



CHAPITRE III : PUBLICATION SCIENTIFIQUE 2

**Suboptimal online control of aiming movements in virtual contexts. Veilleux LN,
Proteau L.**

Exp Brain Res (2011) 208:345–358

DOI 10.1007/s00221-010-2487-9

Utilisé avec permission

Suboptimal online control of aiming movements in virtual contexts

Louis-Nicolas Veilleux and Luc Proteau¹

Département de kinésiologie

Université de Montréal

¹ Corresponding author: Luc Proteau, Département de kinésiologie, Université de Montréal,
C.P. 6128, Succursale Centre Ville, Montréal, Canada, H3C 3J7

tel: (514) 343-2039

fax: (514) 343-2181

Key words: online control, movement control, reaching, proprioception, internal model

Abstract

We determined whether uncertainty about the location of one's hand in virtual environments limits the efficacy of online control processes. In the Non-aligned and Aligned conditions, the participant's hand was represented by a cursor on a vertical or horizontal display, respectively. In the Natural condition, participants saw their hand. During an acquisition phase, visual feedback was either permitted or not during movement execution. To test the hypothesis (Norris et al. 2001) that reliance on visual feedback increases as the task becomes less natural (Natural < Aligned < Non-aligned), following acquisition, participants performed a transfer phase without visual feedback. During acquisition in both visual feedback conditions, movement endpoint variability increased as the task became less natural. This suggests that the orientation of the display and the representation of one's hand by a cursor introduced uncertainty about its location, which limits the efficacy of online control processes. In contradiction with the hypothesis of Norris et al. (2001), withdrawing visual feedback in transfer had a larger deleterious effect on movement accuracy as the task became less natural. This suggests that the CNS increases the weight attributed to the input that can be processed without first having to be transformed.

Introduction

Manual aiming (e.g., pushing the start button on a computer) and video aiming movements (e.g., moving a cursor on a computer screen to reach an icon) have been studied extensively because they open a window on how the CNS plans and controls our everyday movements. However, does the CNS process manual aiming and video aiming movements similarly? This question arises from the observation that the endpoint of video aiming movements performed without visual feedback is less accurate (Bédard and Proteau 2005) and more variable (Bédard and Proteau 2005; Messier and Kalaska 1997) than that of manual aiming movements. These differences were interpreted as evidence that, because video aiming movements were performed on a Non-aligned display, the CNS needed to transform information about the cursor and target locations presented on a vertical display into appropriate motor commands for a movement performed on a horizontal surface. Bias and noise in these transformations would cause the differences noted above between video and manual aiming (Bédard and Proteau 2005; Messier and Kalaska 1997). The results of a recent study did not support this proposition in that endpoint accuracy and variability of video aiming movements performed on Aligned and Non-aligned displays did not differ from one another (Veilleux and Proteau 2010). Rather, it could be that the CNS does not use the same information or that it processes it differently in virtual (a dot moving on a screen) and natural (seeing one's hand) contexts. Although proprioception similarly defines the position of the hand in these two contexts, vision provides a very different representation of the hand. Thus, in a manual aiming task, there is a perfect correspondence between the seen and the felt location of one's hand, whereas this correspondence is not as tight in a video aiming task because the cursor shown on the screen typically represents the position of the stylus held by the participant. This dissociation between visual and proprioceptive signals in a video aiming task might increase the uncertainty related to the initial hand position and could affect both movement planning and online control processes.

Evidence that movement planning processes are affected by this dissociation between visual and proprioceptive inputs comes from a recent study by Bo, Contreras-Vidal, Kagerer, and Clark (2006). Participants performed an aiming task in either a Natural, Aligned video or a Non-aligned video condition. Bo et al. (2006) noted larger initial direction errors (i.e., 80 ms after movement initiation) in the Non-aligned video than in the Aligned video and normal conditions, the latter two of which did not differ significantly from one another, suggesting a transformation bias in the Non-aligned but not in the Aligned video condition. They also noted that initial direction variability was smaller for the normal condition than for both the Non-aligned and the Aligned video conditions, the latter two of which did not differ significantly from one another, suggesting a more reliable source of information when direct vision of the hand rather than a mere representation of it (a cursor) was available during movement planning.

Other evidence suggests that the dissociation between visual and proprioceptive inputs can also affect online control processes. First, in the study by Graham and Mackenzie (1996), participants performed 3D manual aiming movements toward targets of different sizes in a Natural and an Aligned setting. For the smaller targets (3 and 6 mm in diameter), longer movement times were observed in the Aligned than in the Natural setting. This difference in movement time largely took place between peak deceleration and movement endpoint, suggesting that participants needed more time to use visual feedback to correct their movement online when the visual information provided (2D on the Aligned display) did not match the proprioceptive feedback (3D) available while performing the task. Second, the variability of a series of movements aimed at the same target typically increases between peak acceleration and peak deceleration of the movement's initial impulse. This increase in variability does not differ regardless of whether the participant's hand or the cursor representing it is visible during movement execution (Khan et al. 2002; Veilleux and Proteau 2010). In natural aiming movements performed both with or without vision of the hand and the target, Khan et al. (2002) observed a large decrease in variability between peak deceleration of the movements' initial impulse and movement endpoint,

suggesting a strong modulation of the ongoing movement, even when no visual feedback was available. Recent video aiming studies performed on both Non-aligned and Aligned displays replicated Khan et al.'s (2002) observations, specifically when the cursor remained visible throughout movement execution but not when only the target remained visible. In the latter condition, no decrease (Robin et al. 2005) or only a small decrease in movement variability (Proteau and Isabelle 2002; Robin et al. 2005; Veilleux and Proteau 2010) was observed between peak deceleration and movement endpoint. These contradictory findings suggest that when online visual feedback is not available during movement execution, uncertainty about the initial location of the hand in virtual environments dramatically limits the efficacy of online control processes. The first goal of the present study was to test this hypothesis.

To reach our goal, participants performed a manual aiming movement while information about the starting position of a cursor representing their hand was illustrated on either a Non-aligned or an Aligned display, whereas in a third condition, participants performed a 2D natural aiming movement. Each condition was performed either while vision of the cursor/hand was visible throughout movement execution or while vision was blanked out at movement onset. If the larger movement endpoint bias and variability usually observed in video aiming tasks indicate a limit in movement control processes in virtual environments, then the decrease in movement variability observed between peak deceleration and movement endpoint should be significantly smaller in both the Aligned and the Non-aligned conditions than in the natural aiming condition.

Processing of sensory feedback

Norris et al. (2001) reported a prism adaptation study in which participants aimed at a visual target in a natural, video (his or her hand was filmed and represented on a vertical computer screen) or virtual (the hand was represented by a cursor on a vertical computer screen) condition. After adaptation had occurred, participants performed the same task, albeit without the prism. The aftereffect noted in the no prism transfer test was larger in the

natural than in the video condition and larger in the video than in the virtual condition (see also Clower and Boussaoud 2000). Norris et al. (2001) interpreted this finding as indicating that reliance on visual feedback decreased as the task became less natural (natural > video > virtual) at the profit of increased reliance on proprioceptive information. Our second goal was to test this hypothesis.

To reach that goal, following the acquisition phase described above, all participants completed a transfer phase, performed without visual feedback and knowledge of results. According to the specificity-of-practice hypothesis (Proteau 1992), the more one relies on a given source of sensory feedback during acquisition, the larger the deleterious effect when it is withdrawn in a transfer test (Khan et al. 2003; Mackrout and Proteau 2007; Proteau 2005; Soucy and Proteau 2001; Tremblay and Proteau 1998). Therefore, based on Norris et al.'s (2001) prediction, withdrawing visual feedback in transfer should have larger deleterious effects on movement endpoint accuracy and variability for participants who performed acquisition in the Natural versus the Aligned condition, and in the Aligned versus the Non-aligned condition.

Method

Participants

Sixty undergraduate students were recruited from the Département de kinésiologie from the Université de Montréal. Participants had no previous experience with the experimental task. All participants reported normal or corrected-to-normal vision. The Health Sciences Ethics Committee of the Université de Montréal approved this study.

Task and apparatus

Participants had to perform a 2D manual aiming task in which they moved a computer's mouse-like device on a horizontal surface from a fixed starting position toward

three possible targets. The apparatus (see Fig. 1) consisted of a computer screen, a table, a two-degrees-of-freedom manipulandum, and a starting base.

The computer screen (Mitsubishi, Color Pro Diamond 37 inches; resolution: $1,024 \times 768$; refresh rate: 60 Hz) was mounted on a ceiling-support positioned directly over the table. The computer screen could be set in one of two possible positions: either in a vertical position (Non-aligned) or parallel to the surface of the table (Aligned; see Aligned and Non-aligned tasks section below for further details).

The tabletop was covered by a piece of Plexiglas over which a starting base and the manipulandum were affixed. The manipulandum consisted of two pieces of rigid Plexiglas (43 cm) joined together at one end by an axle. One free end of the manipulandum was fitted with a second axle encased in a stationary base. The other free end of the manipulandum was fitted with a small, vertical aluminum shaft (hereafter called the stylus [length: 16 cm, radius: 3 mm]). Thus, the participant could easily grip the stylus. From the participants' perspective, the far end of the manipulandum was located 40 cm to the left of the starting base and 70 cm in the sagittal plane. Each axle of the manipulandum was fitted with a 13-bit optical shaft encoder (US Digital, model S2-2048, sampled at 500 Hz, angular accuracy of 0.0439°), which allowed us to track the displacement of the stylus online and illustrate it with a 1:1 ratio on the computer screen. The bottom of the stylus and the bottom of the optical encoder located at the junction of the two arms of the manipulandum were covered with a thin piece of Plexiglas. By lubricating the working surface at the beginning of each experimental session, displacement of the stylus was nearly frictionless.

The starting base consisted of a thin strip of Plexiglas glued to the tabletop. It was parallel to the leading edge of the table and had a small indentation on one of its faces. This indentation was located directly in line with the lateral center of the computer screen and the participants' midline; it served as the starting base for the stylus. This indentation made it easy for the participants to position the stylus at the beginning of each trial.

Procedures

Participants were asked to execute straight and continuous movements (i.e., no stop and go) and to try stopping the cursor/stylus on the target. The target to be reached was announced verbally by the Experimenter at the beginning of each trial. Participants were randomly assigned to one of six experimental groups. These groups (Normal vision or No vision) were differentiated by the visual feedback available during movement execution and by the condition in which they performed (Non-aligned, Aligned, or Natural). Regardless of the visual feedback condition, participants wore liquid crystal goggles. For the Normal vision condition, the lenses remained in their transparent state for the whole trial. For the No vision condition, the lenses remained transparent until the cursor left the starting base, at which point they went from their transparent state to their translucent state (~3ms). This resulted in the withdrawal of all visual information until movement endpoint, after which the lenses returned to their transparent state. This allowed participants to see the cursor at its final position (knowledge of result) and as they brought it back on the starting base (Khan et al. 2002; Veilleux and Proteau 2010).

For the Non-aligned group, the computer screen was located 330 mm in front of the participants and was positioned in its usual vertical configuration. Thus, visual information (starting base, cursor, and targets) was presented in the vertical plane and illustrated with a 1:1 ratio on the computer screen. Moving the stylus away from the body in the sagittal plane resulted in the vertical displacement (bottom to top) of the cursor on the computer screen; moving the stylus to the right and to the left of one's midline resulted in the displacement of the cursor to the right and to the left on the computer screen, respectively. The starting base (red, 3-mm radius) was illustrated at the bottom of the computer screen and was aligned with the participant's midline. The targets were 3-mm-diameter stickers that were positioned directly on the computer screen 320 mm away from the starting base. One target was located directly in front of the starting base (0° target); the other two targets were located 10° to the left and to the right of the 0° target. Note that the same starting base and targets were used in all conditions.

For the Aligned group, the computer screen was mounted on a ceiling-support positioned directly over the table; the computer screen was oriented parallel to the surface of the table. Its image was reflected on a mirror placed directly beneath it and also parallel to the tabletop. Thus, the target, starting base, and cursor were reflected on the mirror. The distance between the computer screen and the mirror was 165 mm, and the distance between the mirror and the tabletop was 165 mm, allowing free displacement of the manipulandum on the tabletop. The mirror prevented participants from seeing their hand and arm during the experimentation.

For the Natural group, the mirror used for the Aligned group was replaced by a transparent sheet of glass, allowing participants to see the stylus and their hand and arm while resting on the starting base. A red sticker (3-mm radius) was fixed on the tip of the stylus, which mimicked the virtual cursor used in both the Aligned and the Non-aligned conditions. The targets were stuck on the interior surface of the sheet of glass. Thus, the vertical distance between the tip of the stylus and the targets was only 5 mm.

Participants took part in four experimental phases. The first phase was a calibration phase performed in the Normal vision condition by all participants. In this phase, participants were required to aim at each target for five consecutive trials in their respective condition (i.e., Natural, Aligned, or Non-aligned condition). They were instructed to take as much time as needed to immobilize the cursor/stylus directly on the target. This procedure allowed us to define the perceived location of the target individually for each participant. The different dependent variables relative to movement endpoint were computed relative to this perceived target location.

In the three remaining phases, participants were asked to initiate their movement as they pleased (note that this was not a reaction-time task) but to execute it in a movement time ranging between 480 and 620 ms ($550 \text{ ms} \pm 12.7\%$; Proteau 2005; Proteau and Isabelle 2002). A movement time bandwidth was used to eliminate the possibility of different speed accuracy trade-offs between the different experimental conditions (Fitts

1954). In all blocks or phases, each target was used equally often and targets were presented in random order, with the only restriction being that each target could not be presented successively on more than two trials. Participants immobilized the stylus on the starting base (1 s) before each movement, at which point they were instructed verbally by the Experimenter toward which target to aim, i.e., center (0°), left (-10°), or right target ($+10^\circ$).

In the familiarization phase, participants performed three trials toward each target in random order, which was sufficient for them to understand the task and procedures. In the acquisition phase, participants performed four blocks of six trials toward each target. When movements were completed outside the required movement time bandwidth, the participant was reminded of the target movement time. The last phase was a transfer phase. Participants performed six trials toward each target. In this phase, for all participants, the liquid crystal goggles remained in their translucent state from movement onset to the return of the stylus on the starting base, at which point they switched to their transparent state again. This procedure prevented participants to have knowledge of results and dynamic visual information relative to their hand or the cursor.

Data reduction

The direction error is the signed difference on the frontal axis (in mm) between the movement endpoint and the target. A positive value indicates a movement ending to the right of the target, whereas a negative value indicates a movement ending to the left of the target. The extent error was defined as the signed difference between movement endpoint and the target on the sagittal axis (in mm). A positive value indicates that the target had been overshoot and a negative value that it had been undershot. From these data, we computed the constant (signed) and variable (within-participant variability) aiming errors on the extent and direction dimensions of the task.

The tangential displacement data of the stylus over time were first smoothed using a second-order recursive Butterworth filter with a cutoff frequency of 10 Hz. The filtered

data were then numerically differentiated once using a central finite technique to obtain the velocity profile of the aiming movement, a second time to obtain the acceleration profile, and a third time to obtain a jerk profile. Movement initiation was defined as the moment at which tangential velocity of the cursor reached 10 mm/s. Movement was deemed to be complete when the cursor was not displaced by more than 2 mm in a time frame of 50 ms (Proteau and Isabelle 2002). This procedure did not allow participants to produce a secondary corrective impulse for 99.3% of the trials; trials showing a secondary corrective impulse were withdrawn from all analyses. From these profiles, we determined the moment and location of occurrence (in Cartesian coordinates) of peak acceleration, velocity, and deceleration of the movement's impulse (Meyer et al. 1988).

To facilitate reading of this article, details concerning the dependent variables of interest, the rationale for using them, and the statistical analyses that were computed are defined at the beginning of each subsection of the results presentation. Geisser-Greenhouse correction was applied when Epsilon was smaller than one. All significant main effects involving more than two means were broken down using Dunn's technique. Significant interactions were broken down by computing simple main effects, which were followed by post hoc comparisons (Dunn's technique) when they involved more than two means. All effects are reported at $P < 0.05$ (adjusted for the number of comparisons). Note that, although some dependent variables revealed significant differences across targets (Gordon et al. 1994; Fisk and Goodale 1985; Carey and Otto-de Haart 2001), none of these differences impacted the interpretation of the data concerning the specific goals of the present study. Therefore, for sake of clarity, the data were collapsed over target locations.

Results

Figure 2 illustrates the results of a principal component analysis (Matlab, The Math Works) illustrating 95% confidence ellipses (mean across participants) for all acquisition trials at peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint. Quantitative results are presented in the following sections.

Acquisition phase

Endpoint accuracy. In this section of the results presentation, our objective was to determine whether the different experimental conditions significantly influenced endpoint accuracy. A preliminary analysis of the direction and extent constant error (CE) revealed that some participants were biased to the left of a particular target, whereas other participants were biased to the right of the same target. Similarly, some participants overshot a target whereas others undershot the same target. Thus, instead of reporting the constant error for each target, we opted to report the absolute constant error $|CE|$ for the directional and extent data (Schmidt and Lee 2005). Within-participant variability (i.e., variable error) on both movement extent and direction are also reported. The data of interest were submitted individually to an ANOVA contrasting 3 Groups (Non-aligned, Aligned, and Natural) \times 2 Feedback conditions (No vision vs. Normal vision) \times 2 Blocks of trials (first vs. last block of acquisition). The results are synthesized in Fig. 3.

The Non-aligned group had a significantly larger direction $|CE|$ than the Aligned and Natural groups (9.4, 6.5, and 5.0 mm, respectively), the latter two of which did not differ significantly from one another, $F(2, 54) = 3.65$, $P = 0.033$. Participants who performed the task in the No vision condition had a significantly larger direction $|CE|$ than participants who performed the task in the Normal vision condition (10.6 mm vs. 3.3 mm, respectively), $F(1, 54) = 30.28$, $P < 0.001$. Finally, there was a significant reduction in direction $|CE|$ with practice (8.1 mm vs. 5.9 mm for the first and last block of acquisition, respectively), $F(1, 54) = 14.10$, $P < 0.001$.

Direction variable error significantly decreased with practice for the Non-aligned group (8.2 mm vs. 7.0 mm for the first and last block of acquisition, respectively), but not for the Aligned (5.0 mm vs. 5.4 mm, respectively) and Natural groups (3.4 vs. 3.2 mm, respectively), $F(2, 54) = 4.54$, $P = 0.015$. Note that in the last acquisition block, endpoint variability was significantly larger for the Non-aligned than for the Aligned group and significantly larger for the Aligned than for the Natural group. Movements performed in the

No vision condition were significantly more variable than those performed in the Normal vision condition (7.1 mm vs. 3.7 mm, respectively), $F(1, 54) = 45.5, P < 0.001$.

On movement extent, the Non-aligned and Aligned groups did not significantly differ from one another, both having a significantly larger extent |CE| than the Natural group (7.9, 6.9 and 3.6 mm, respectively), $F(2, 54) = 8.00, P = 0.001$. In addition, performing the task in the No vision condition resulted in a significantly larger extent |CE| than performing the task in the Normal vision condition (8.4 mm vs. 3.8 mm, respectively), $F(1, 54) = 25.18, P < 0.001$. Finally, extent |CE| significantly decreased with practice (6.8 vs. 5.5 mm, for the first and last block of acquisition, respectively), $F(1, 54) = 4.33, P = 0.042$.

Extent variable error significantly increased as the task became less natural (4.7, 7.1, and 9.6 mm, for the Natural, the Aligned, and the Non-aligned task, respectively), $F(1, 54) = 39.07, P < 0.001$. Extent variability was also significantly larger in the No vision than in the Normal vision condition (9.2 vs. 5.0 mm, respectively), $F(1, 54) = 84.45, P < 0.001$.

The ANOVA computed on the movement time data revealed a significant Group \times Block interaction, $F(2, 54) = 4.92, P = 0.011$. Its breakdown did not reveal any significant difference in movement time across conditions for the first block ($P > 0.882$). However, movement time in the last block was significantly shorter for the Aligned than for the Natural group (543 ms vs. 558 ms, $P = 0.032$) and the Non-aligned group (557 ms, $P = 0.050$). The Natural and the Non-aligned groups did not differ significantly from one another ($P = 1$). Because movement variability is proportional to its velocity (Schmidt et al. 1979), we computed an additional analysis on mean movement velocity (length of the movement vector at movement endpoint divided by movement time) to ensure that the difference in endpoint accuracy and variability reported above (i.e., different speed accuracy trade-offs) did not result from a difference in movement time. The results of this analysis did not reveal significant differences across groups (all $ps > 0.14$).

Summary. Direction accuracy was significantly better for both the Natural and the Aligned groups than for the Non-aligned group, whereas extent accuracy was significantly better for the Natural than for both the Aligned and the Non-aligned groups, which did not differ significantly from each other. More interestingly, the between-group differences in endpoint accuracy did not differ significantly between the No vision and the Normal vision conditions.

Initial directional bias

Bo et al. (2006) observed a larger directional bias early after movement initiation in the Non-aligned condition than in either the Aligned or the Natural condition, suggesting differences in movement planning as a function of the display orientation. To determine whether movement planning differed as a function of the task and visual feedback conditions, we determined the orientation (in degrees) of the movement vector at peak acceleration. We submitted this dependent variable to an ANOVA contrasting 3 Groups (Non-aligned, Aligned, and Natural) \times 2 Feedback conditions (No vision vs. Normal vision) \times 2 Blocks of trials (first and last) with repeated measures on the last factor.

The results of the ANOVA only revealed a marginally significant main effect of Group, $F(2, 54) = 2.58, P = 0.085$. As for Bo et al. (2006), we observed a somewhat larger directional bias for the Non-aligned group (2.40°) than for either the Aligned (-0.21°) or the Natural (0.02°) group.

Within-participant variability in movement trajectories

The differences in movement endpoint accuracy (Fig. 3) observed among the Non-aligned, Aligned, and Natural groups might reflect less efficient planning processes, online control processes (feedforward and feedback), or both as a function of the environments. To gain some insight into that issue, we computed the within-participant variability in the location of occurrence of four kinematic markers: peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint. If movement execution only reflects the outcome of

response planning and execution processes, and if one accepts that those processes are variable (i.e., noise) (van Beers et al. 2004; Schmidt et al. 1979; Meyer et al. 1988), the within-participant variability in Cartesian space of the position reached at any given moment for a series of movements should increase as movements unfold. A reduction in the rate of increase of the within-participant variability during movement execution coupled with a small aiming error would provide evidence of efficient online control processes (Khan et al. 2002; Lhuisset and Proteau 2002; Proteau 2005; Proteau and Isabelle 2002). Alternatively, a constant increase in variability from movement initiation to movement endpoint would suggest that movements progressed as planned. Direction and extent within-participant variability data for the last block of acquisition were submitted individually to an ANOVA contrasting 3 Groups (Non-aligned, Aligned, and Natural) \times 2 Feedback conditions (No vision vs. Normal vision) \times 4 Markers (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint).

Direction. The ANOVA revealed a significant Feedback \times Group \times Marker interaction, $F(6, 162) = 2.22$, $P = 0.044$. This interaction is illustrated in Fig. 4 (left panels). Its breakdown revealed the following. For all three groups, in the No vision condition, directional variability significantly increased between peak acceleration and peak deceleration. Direction variability further increased between peak deceleration and movement endpoint for the Non-aligned and Aligned groups but not for the Natural group. In the Normal vision condition, direction variability also significantly increased between peak acceleration and peak deceleration. Finally, for all three groups and in contrast with what was observed in the No vision condition, there was a decrease in variability between peak deceleration and movement endpoint. This decrease in variability was significant only for the Aligned ($P = 0.001$) and Natural ($P < 0.001$) groups, however ($P = 0.239$ for the Non-aligned group).

Extent. The ANOVA revealed significant Group \times Marker, $F(6, 162) = 2.97$, $P = 0.009$, and Group \times Feedback interactions, $F(3, 162) = 12.77$, $P < 0.001$. The data of interest are illustrated in Fig. 4 (right panels). The breakdown of the former interaction

revealed that extent variability significantly and similarly increased between peak acceleration and peak deceleration ($P \leq 0.003$) for all three groups ($P \geq 0.183$) and then significantly decreased between peak deceleration and movement endpoint ($P \leq 0.001$). The significant interaction resulted from a significantly larger decrease in extent variability in the Normal versus the Aligned condition and in the Aligned versus the Non-aligned condition. The breakdown of the Feedback \times Marker interaction revealed that extent variability increased significantly between peak acceleration and peak deceleration in both visual feedback conditions (3.2 to 15.4 mm, $P \leq 0.001$ and 4.8 to 13.1 mm, $P \leq 0.002$ for the Normal vision and No vision conditions, respectively). However, the decrease in extent variability between peak deceleration and movement endpoint was sharper in the Normal vision than in the No vision condition (68 and 27% reduction in the variability reported at peak deceleration in the Normal vision and No vision conditions, respectively).

Summary. The increase in extent variability between peak acceleration and peak deceleration did not significantly differ among the Non-Aligned, Aligned and Natural groups. The only difference observed both in the No vision and the Normal vision conditions was a sharper modulation between peak deceleration and movement endpoint as the task became more natural (Non-Aligned < Aligned < Natural). The increase in direction variability between peak acceleration and peak deceleration was smaller for the Natural group than for the Non-Aligned and Aligned groups. This suggests an early and/or more efficient updating of the movement for the Natural group than for the other two groups. In addition, there was a sharper modulation between peak deceleration and movement point for the Natural group than for the Non-Aligned group, which had a sharper modulation than the Aligned group.

Correlation analyses

The results reported in the preceding section suggest that movements largely progressed as planned up to peak deceleration and, depending on the visual feedback condition, task, and movement component, were either modulated or not between peak

deceleration and movement endpoint. If this is true, the position of the cursor at peak acceleration or peak velocity should be a good predictor of its position at peak deceleration (Heath 2005; Heath et al. 2004; Gordon and Ghez 1987; Desmurget et al. 2005; Messier and Kalaska 1999; for a review see: Khan et al. 2006). In the same vein, if the decrease in variability noted for some conditions between peak deceleration and movement endpoint is indicative of a modulation, for these conditions, the position of the marker at peak deceleration should be a poor predictor of its location at movement endpoint. To test our first prediction, we computed Pearson's correlation between the position of the stylus, both at peak acceleration and at peak velocity, with the position of the stylus at peak deceleration. These data were submitted to Fisher's transformation (r to Z) and contrasted in a 3 Groups (Non-aligned, Aligned, and Natural) \times 2 Feedback conditions (No vision vs. Normal vision) \times 2 Comparisons (peak acceleration vs. peak deceleration, peak velocity vs. peak deceleration) ANOVA. To test our second prediction, we computed the correlation between the position of the stylus at peak deceleration and its position at the movement endpoint. These data were submitted to Fisher's transformation and contrasted in a 3 Groups (Non-aligned, Aligned, and Natural) \times 2 Feedback conditions (No vision vs. Normal vision) ANOVA. The data of interest are summarized in Table 1.

Direction. Concerning the first prediction, the ANOVA revealed a significant Comparison main effect $F(1, 54) = 306.84, P < 0.001$. Post hoc comparisons revealed that, for all three tasks, the position of the stylus at peak velocity was a significantly better predictor of its position at peak deceleration than was the position of the stylus at peak acceleration ($P < 0.001$).

Concerning the second prediction, the ANOVA revealed significant Group, $F(2, 54) = 36.2, P < 0.001$, and Feedback, $F(1, 54) = 44.2, P < 0.001$, main effects. The Group main effect indicated that the position of the stylus at peak deceleration was a significantly better predictor of its position at movement endpoint for the Non-aligned than for the Aligned group ($P = 0.018$), and for the Aligned than for the Natural group ($P < 0.001$). The Feedback main effect revealed that the position of the stylus at peak deceleration was a

significantly better predictor of its position at movement endpoint in the No vision than in the Normal vision condition ($P < 0.001$).

Extent. Concerning the first prediction, the ANOVA revealed significant main effects of Comparison, $F(1, 54) = 91.15$, $P < 0.001$, and Feedback, $F(1, 54) = 8.88$, $P = 0.004$. The Comparison main effect revealed that the position of the stylus at peak velocity was a significantly better predictor of its position at peak deceleration—although not a very good one ($R^2 = 0.186$ and 0.046 for the No vision and Normal vision conditions, respectively)—than its position at peak acceleration ($P < 0.001$). The Feedback main effect revealed that the position of the stylus at peak deceleration was predicted significantly better in the No vision than in the Normal vision condition ($P = 0.004$).

Regarding the second prediction, the ANOVA revealed significant Group, $F(2, 54) = 5.39$, $P = 0.007$, and Feedback, $F(1, 54) = 22.57$, $P < 0.001$, main effects. The Group main effect indicated that the position of the stylus at peak deceleration was a significantly better predictor of its position at movement endpoint for the Non-aligned than for the Natural group ($P = 0.007$), whereas no significant differences were revealed between the Aligned group and either the Non-aligned ($P = 0.956$) or the Natural groups ($P = 0.096$). The Feedback main effect revealed that the position of the stylus at movement endpoint was predicted significantly better in the No vision than in the Normal vision condition ($P < 0.001$).

Summary. The location of the cursor or of one's hand at peak deceleration was better predicted by its location at peak velocity than at peak acceleration. Decreases in afferent information (No vision < Normal vision) and in task “naturalness” (Non-Aligned < Aligned < Natural) resulted in the location of the hand/cursor at peak deceleration becoming a good predictor of endpoint location and, thus, suggests a decrease in the efficacy of the modulation observed between these two kinematic landmarks.

Transfer

Norris et al. (2001) proposed that, as the task becomes less natural, the role of visual information for movement planning and control decreases at the profit of increased reliance on proprioceptive information. If this is true, withdrawing visual information should have more deleterious effects on movement endpoint accuracy and variability for the Natural group than for the Aligned group and for the Aligned group than for the Non-aligned group. To test this prediction, we computed the increase in direction and extent, absolute constant and variable errors when going from acquisition to transfer (a positive value indicates an increase in error when going from acquisition to transfer, whereas a negative value indicates a decrease in error when going from acquisition to transfer). The dependent variables of interest were individually submitted to an ANOVA contrasting 3 Groups (Non-aligned, Aligned, and Natural) \times 2 Feedback conditions in acquisition (No vision vs. Normal vision)¹.

The ANOVAs computed on direction and extent |CE| and variability all revealed significant main effects of Group, $F(2, 54) = 8.74, 4.93, 5.97,$ and $5.33,$ all $P_s < 0.011,$ and Feedback, $F(2, 54) = 18.90, 8.10, 8.34,$ and $8.09,$ all $P_s < 0.006$ (for direction and extent |CE|, and direction and extent endpoint variability, respectively). On movement direction, the Group main effect showed a significantly larger |CE| increase for the Non-aligned group than for both the Aligned ($P = 0.043$) and the Natural groups ($P < 0.001$), which did not differ significantly from one another ($P = 0.332$). For extent |CE| and for both direction and extent variability going from late acquisition to transfer resulted in significantly larger performance deterioration for the Non-aligned than for the Natural group ($P = 0.012$), whereas the Aligned group did not differ significantly from both the Non-aligned

¹ Within-participant variability at key kinematic markers showed no difference between Feedback conditions. As in acquisition, variability increased up to peak deceleration, although more importantly for the Non-aligned condition than for the other two conditions. There was a significant decrease in variability between peak deceleration and movement endpoint. This decrease was significantly larger in the Natural than in the Aligned condition and in the Aligned than in the Non-Aligned condition.

($P > 0.085$) and the Natural groups ($P > 0.459$). Finally, for all four dependent variables, the Feedback main effect indicated significantly larger performance deterioration for the Normal vision than for the No vision condition (all P s < 0.006).

Discussion

In the present study, we sought to determine whether the increase in movement endpoint error and variability observed in virtual aiming tasks is caused solely by the orientation of the visual display or whether it could also be attributed to the virtual representation of one's hand by a cursor. To reach our goal, we contrasted manual aiming performance in three different tasks (Natural, Aligned, and Non-aligned) under two visual feedback conditions (Normal vision and No vision).

In acquisition, largely regardless of the visual feedback condition, our results confirm previous observations indicating less accurate and more variable movements when using a Non-aligned versus an Aligned display (Bédard and Proteau 2005; Messier and Kalaska 1999). When both the starting base and the target are visible, as in the present study, movement planning requires computation of a movement vector in visual (extrinsic) space by subtracting the initial stylus position from the target location. To determine the origin of the vector, the CNS combines both visual and proprioceptive information about the initial hand position (Bagesteiro et al. 2006; Lateiner and Sainburg 2003; Rossetti et al. 1995; Sainburg et al. 2003). The origin of the movement vector is likely not as well defined when using a Non-aligned rather than an Aligned display because on a Non-aligned display, the proprioceptive definition of this initial position does not match the seen position of the cursor as closely as on an Aligned display. Then, the movement vector is transformed into appropriate joint-based (intrinsic) motor commands (Ghilardi et al. 1995; Goodbody and Wolpert 1999). Thus, in the Non-aligned condition, the CNS needs to perform a rotation of this movement vector from a vertical frame of reference to a

horizontal one before determining the appropriate motor commands (Bédard and Proteau 2005; Mandryk and MacKenzie 1999; Messier and Kalaska 1997). This additional transformation produces bias (Bo et al. 2006; Bédard and Proteau 2005) and variability (Vindras and Viviani 1998). Our results add to these previous findings by showing that this difference in performance is caused not only by display orientation but also by the virtual representation of one's hand by a cursor (see also Graham and MacKenzie 1996).

The only difference between the Aligned and the Natural conditions concerned the representation of the stylus position. There are at least two non-mutually exclusive reasons that could explain why this representation could have impacted movement control processes. Using a horizontal display, Sober and Sabes (2005) showed that, when a virtual representation of one's arm is available to participants, they give more weight to visual information for movement planning and control processes than when the position of their hand is represented by a cursor. It could be that representing the hand/arm position by a cursor on the computer screen results in a loss of relevant visual information relative to the arm configuration. In the same vein, Ghez and coworkers (Ghez et al. 1995) showed that deafferented patients benefited from viewing the arm prior to movement execution, resulting in a better performance than when only a cursor was illustrated at the starting position on the computer screen. According to these authors, the deafferented patients were able to use static visual information about limb configuration (joint angles and segment lengths) to optimize their performance. However, Ghez et al. (1995) reported that control participants did not benefit from vision of the arm on the starting base. This latter observation needs to be interpreted with caution because the task was performed on a Non-aligned display and vision of the arm in this condition might not be as relevant as in an Aligned condition. Thus, one possible explanation of the less accurate/more variable movements observed for the Aligned than for the Natural group could be that, for the

former group, vision of the arm configuration was not available to the participant, which decreased the reliability of the initial stylus position².

An alternative explanation is that the position of one's hand is better defined by the CNS when congruent sensory inputs are available. Graziano, Cooke and Taylor (Graziano et al. 2000) reported the presence of bimodal neurons in the primate posterior parietal cortex, receiving both visual and proprioceptive inputs regarding arm position. These neurons discharged when the initial position of the upper limb was represented by a fake stuffed arm positioned in a natural anatomic position but not when it was represented by paper triangles. It is possible that these bimodal neurons do not discharge when the position of one's hand is represented by a cursor, resulting in suboptimal integration of visual and proprioceptive information relative to the initial stylus position.

Consequence for movement planning

Bo et al. (2006) reported a significantly larger directional planning bias in a Non-aligned condition than in both an Aligned and a Natural condition. We observed a similar trend in the present study, suggesting a transformation bias (Lhuisset and Proteau 2002) when one's movement is not performed in the same plan as the information used for movement planning (cursor location on the starting base and the target). This transformation bias is likely to be eliminated by online control process. We will address this issue in the next section.

² This position might appear difficult to reconcile with recent observations reported by van Beers et al. (1999), who asked participants to match the position of their right index finger with their left index finger. In one condition, the participants could see their entire right arm, whereas in a second condition, they could only see the tip of their right index finger. The results did not reveal any significant difference in position matching variability between the two conditions, which contradicts our hypothesis. However, in that study, the position of the right index finger was also "known" through proprioceptive information transiting via the corpus callosum. Therefore, when there is no direct inter-hemispheric transfer of information concerning the position of one's finger, it remains possible that seeing one's entire arm rather than only one's finger tip prior to movement initiation increases the reliability of the initial stylus position.

Consequences for online control

Regardless of the group or visual feedback condition, the data showed that movement variability increased significantly from peak acceleration to peak deceleration, reflecting that movement planning and execution processes are variable/noisy processes (Meyer et al. 1988; Schmidt et al. 1979; van Beers et al. 2004). If movements had progressed strictly as planned up to peak deceleration, the position of the hand/stylus at peak acceleration would have been a good predictor of its location at peak deceleration. This was clearly not the case, both for movement direction and for movement extent. There are two contradictory interpretations of this finding. First, because of the noise present in movement execution processes (Harris and Wolpert 1998), from movement initiation to movement endpoint, the better predictor for the location of the cursor at peak deceleration would be that located closest to it, thus, its location at peak velocity rather than at peak acceleration. Second, this finding supports previous observations indicating that the output of the movement planning processes is quickly updated prior to peak velocity (Grierson et al. 2009; Lhuisset and Proteau 2004; Mackrout and Proteau 2007; Messier and Kalaska 1999; Proteau and Masson 1997; Vindras and Viviani 1998). In that perspective, our results add to these previous observations by showing that this updating depends on how the position of the hand is represented and the movement component (i.e., direction or extent) that is considered. At the present time, the data available do not enable us to favor one interpretation of our finding over the other.

The movement variability and correlation analyses concur and suggest a close visual monitoring of the stylus/hand direction up to peak deceleration, which led to quick online control that limited the increase in variability as movements progressed toward the target. No such evidence of either close monitoring or quick online control was observed prior to peak deceleration on the extent component of the task. Nonetheless, a modulation of the movement was observed on both dimensions of the task between peak deceleration and

movement endpoint. This modulation was larger in the Normal vision than in the No vision condition and was larger for the Natural task than for both virtual tasks and larger for the Aligned than for the Non-aligned task.

The modulation observed in the No vision condition is consistent with previous findings (Desmurget et al. 1995; Rossetti et al. 1994). In the study of Desmurget et al. (1995), participants aimed at a visual target without vision of their ongoing movement. In one condition, participants never saw their hand (“never”), whereas in the “static” condition, participants saw their hand resting on the starting base prior to movement onset. Endpoint variability was smaller in the “static” than in the “never” condition. The smaller variability in the “static” condition was associated with a shorter acceleration phase and a proportional lengthening of the deceleration phase relative to the “never” condition. Moreover, in a subsequent experiment, Desmurget et al. showed that turning the target off during the last part of the deceleration phase had no effect in the “never” condition, but resulted in a significant increase in pointing variability in the “static” condition. Thus, our results, together with those of Rossetti et al. (1994) and Desmurget et al. (1995), suggest that some online control occurs during the last part of the deceleration phase, even when the hand is not visible. Our results further suggest that the efficacy of this control process increases as the internal representation of one’s hand on the starting base becomes more accurate/reliable, either because vision of the hand is available prior to movement onset (Desmurget et al. 1995) or because visual and proprioceptive information are tightly coupled to each other (Natural > Aligned > Non-aligned). The more reliable the initial position of one’s hand, the better the CNS can predict its position as movement progresses and the more effectively it can modulate the movement (Bourdin et al. 2006; Desmurget and Grafton 2003).

Additionally, an important new finding from the present study is that the presumed increased reliability of one’s initial hand position (vs. the cursor) resulted in a larger decrease in extent and direction variability between peak deceleration and movement endpoint, even in the Normal vision condition. This clearly indicates that visual feedback is

not the sole input to this late modulation process. Rather, a more reliable estimation of the initial hand position results in more accurate forward modeling and better prediction of the position of the cursor/hand at any one time. In turn, as the match between the predicted and actual position of the cursor/hand increases, so does the efficacy of the late modulation process, even when the hand or its virtual representation is visible during movement execution.

Increased reliance on visual feedback in the most abstract tasks

The second goal of the present study was to test Norris et al.'s (2001) hypothesis that the reliance on visual feedback for movement planning and control would increase as the task became more natural (Non-aligned < Aligned < Normal). If that had been the case, going from late acquisition to transfer would have resulted in a larger decrease in endpoint accuracy and a larger increase in endpoint variability as the task became more natural. The results showed the opposite.

Both the results of the present study and those of Norris et al. (2001) suggest that when spatial disparities are introduced between visual and proprioceptive inputs (Natural vs. Non-aligned groups), the CNS increases the weight attributed to the less variable input (Harris and Wolpert 1998) or to that which could be processed without first having to be transformed in one way or another (Sober and Sabes 2005). For the Non-aligned group in the present study, vision provided direct information concerning the location of the cursor, whereas this was not the case for proprioception. Therefore, it is likely that, in the acquisition phase, the CNS weighted vision more heavily than proprioception for the Non-aligned group, but less so for the Natural group, for which neither the visual nor the proprioceptive inputs needed transformation. This would explain why withdrawing vision in transfer resulted in larger deleterious effects for the Non-aligned than for the Natural group. In Norris et al.'s (2001) study, vision could be processed directly but transformations were required for proprioception in their video (participants' hands were filmed and represented on a vertical computer screen) and virtual (hands were represented

by a cursor on a vertical computer screen) conditions. Therefore, we propose that vision was weighted more heavily than proprioception in their video and virtual conditions than in their natural condition. In their prism condition, this led to a lesser realignment of the proprioceptive information. This smaller realignment explains why smaller aftereffects were observed in the no prism transfer test for the video and virtual conditions than for the natural condition.

Conclusion

Our results indicate that movement planning and online control processes are largely dependent on the task's characteristics. These results are important because unnatural contexts lead to a decrease in performance, even when visual feedback is available during movement planning and execution. In practical terms, this means that when one performs a virtual or a video task, optimal performance requires the task setting to be as close as possible to reality. If not, the decrease in performance observed in the Aligned and Non-aligned conditions of the present study might prove to be problematic when one is under stringent accuracy conditions, such as during laparoscopic surgery or telemanipulation.

References

- Bagesteiro LB, Sarlegna FR, Sainburg RL (2006) Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res* 171 (3):358-370
- Bédard P, Proteau L (2005) Movement planning of video and of manual aiming movements. *Spat Vis* 18 (3):275-296
- Bo J, Contreras-Vidal JL, Kagerer FA, Clark JE (2006) Effects of increased complexity of visuo-motor transformations on children's arm movements. *Hum Mov Sci* 25 (4-5):553-567
- Bourdin C, Bringoux L, Gauthier GM, Vercher JL (2006) Vision of the hand prior to movement onset allows full motor adaptation to a multi-force environment. *Brain Res Bull* 71 (1-3):101-110
- Carey D, Otto-de Haart E (2001) Hemispatial differences in visually guided aiming are neither hemispatial nor visual. *Neuropsychologia* 39 (9):885-894
- Clower DM, Boussaoud D (2000) Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *J Neurophysiol* 84 (5):2703-2708
- Desmurget M, Grafton ST (2003) Feedback or feedforward control: End of a dichotomy. In: Johnson-Frey SH (ed) *Taking action: Cognitive neuroscience perspectives on intentional acts*. MIT press, Cambridge, pp 289-338
- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod M (1995) Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol* 73 (2):262-272
- Desmurget M, Turner RS, Prablanc C, Russo GS, Alexander GE, Grafton ST (2005) 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 (6):1510-1536
- Fisk JD, Goodale MA (1985) The organization of eye and limb movements during unrestricted reaching to targets in contralateral and ipsilateral visual space. *Exp Brain Res* 60 (1):159-178

-
- Fitts PM (1954) The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47 (6):381-391
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF (1995) Impairments of reaching movements in patients without proprioception. Ii. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 73 (1):361-372
- Ghilardi MF, Gordon J, Ghez C (1995) Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *J Neurophysiol* 73 (6):2535-2539
- Goodbody SJ, Wolpert DM (1999) The effect of visuomotor displacements on arm movement paths. *Exp Brain Res* 127 (2):213-223
- Gordon J, Ghez C (1987) Trajectory control in targeted force impulses. Iii. Compensatory adjustments for initial errors. *Exp Brain Res* 67 (2):253-269
- Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, Ghez C (1994) Accuracy of planar reaching movements. Ii. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 99 (1):112-130
- Graham E, MacKenzie C Physical versus virtual pointing. In: Conference on Human Factors in Computing Systems: Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems: common ground, Vancouver, British Columbia, Canada 1996. ACM, pp 292-299
- Graziano MS, Cooke DF, Taylor CS (2000) Coding the location of the arm by sight. *Science* 290 (5497):1782-1786
- Grierson LE, Gonzalez C, Elliott D (2009) Kinematic analysis of early online control of goal-directed reaches: A novel movement perturbation study. *Mot Control* 13 (3):280-296
- Harris CM, Wolpert DM (1998) Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature* 394 (6695):780-784
- Heath M (2005) Role of limb and target vision in the online control of memory-guided reaches. *Mot Control* 9 (3):281-311

-
- Heath M, Westwood DA, Binsted G (2004) The control of memory-guided reaching movements in peripersonal space. *Mot Control* 8 (1):76-106
- Khan MA, Elliott D, Coull J, Chua R, Lyons J (2002) Optimal control strategies under different feedback schedules: Kinematic evidence. *J Motor Behav* 34 (1):45-57
- Khan MA, Franks IM, Elliott D, Lawrence GP, Chua R, Bernier PM, Hansen S, Weeks DJ (2006) Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. *Neurosci Biobehav Rev* 30 (8):1106-1121
- Khan MA, Lawrence GP, Fourkas A, Franks IM, Elliott D, Pembroke S (2003) Online versus offline processing of visual feedback in the control of movement amplitude. *Acta Psychol* 113 (1):83-97
- Lateiner JE, Sainburg RL (2003) Differential contributions of vision and proprioception to movement accuracy. *Exp Brain Res* 151 (4):446-454
- Lhuisset L, Proteau L (2002) Developmental aspects of the control of manual aiming movements in aligned and non-aligned visual displays. *Exp Brain Res* 146 (3):293-306
- Lhuisset L, Proteau L (2004) Planning and control of straight-ahead and angled planar movements in adults and young children. *Can J Exp Psychol* 58 (4):245-258
- Mackrout I, Proteau L (2007) Specificity of practice results from differences in movement planning strategies. *Exp Brain Res* 183 (2):181-193
- Mandryk R, MacKenzie C (1999) Superimposing display space on workspace in the context of endoscopic surgery. In: *Conference on Human Factors in Computing Systems*, Pittsburgh, Pennsylvania 1999. ACM, pp 284-285
- Messier J, Kalaska JF (1997) Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res* 115 (3):469-478
- Messier J, Kalaska JF (1999) Comparison of variability of initial kinematics and endpoints of reaching movements. *Exp Brain Res* 125 (2):139-152

-
- Meyer DE, Abrams RA, Kornblum S, Wright CE, Smith JE (1988) Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. *Psychol Rev* 95 (3):340-370
- Norris SA, Greger BE, Martin TA, Thach WT (2001) Prism adaptation of reaching is dependent on the type of visual feedback of hand and target position. *Brain Res* 905 (1-2):207-219
- Proteau L (1992) On the specificity of learning and the role of visual information for movement control. In: Elliott D, Proteau L (eds) *Vision and motor control*, vol 85. North Holland, Amsterdam, pp 67–103
- Proteau L (2005) Visual afferent information dominates other sources of afferent information during mixed practice of a video-aiming task. *Exp Brain Res* 161 (4):441-456
- Proteau L, Isabelle G (2002) On the role of visual afferent information for the control of aiming movements toward targets of different sizes. *J Motor Behav* 34 (4):367-384
- Proteau L, Masson G (1997) Visual perception modifies goal-directed movement control: Supporting evidence from a visual perturbation paradigm. *Q J Exp Psychol A* 50 (4):726-741
- Robin C, Toussaint L, Blandin Y, Proteau L (2005) Specificity of learning in a video-aiming task: Modifying the salience of dynamic visual cues. *J Motor Behav* 37 (5):367-376
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C (1995) Vectorial coding of movement: Vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol* 74 (1):457-463
- Rossetti Y, Stelmach G, Desmurget M, Prablanc C, Jeannerod M (1994) The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and variability. *Exp Brain Res* 101 (2):323-330
- Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB (2003) Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol* 89 (1):401-415

-
- Schmidt RA, Lee TD (2005) *Motor control and learning: A behavioral emphasis*. 4th edn. Human Kinetics Champaign, IL
- Schmidt RA, Zelaznik HZ, Hawkins B, Frank JS, Quinn JT (1979) Motor-output variability: A theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev* 47 (5):415-451
- Sober SJ, Sabes PN (2005) Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci* 8 (4):490-497
- Soucy MC, Proteau L (2001) Development of multiple movement representations with practice: Specificity versus flexibility. *J Motor Behav* 33 (3):243-254
- Tremblay L, Proteau L (1998) Specificity of practice: The case of powerlifting. *Res Q Exercise Sport* 69 (3):284-289
- van Beers RJ, Haggard P, Wolpert DM (2004) The role of execution noise in movement variability. *J Neurophysiol* 91 (2):1050-1063
- van Beers RJ, Sittig AC, van der Gon JJD (1999) Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Exp Brain Res* 125 (1):43-49
- Veilleux LN, Proteau L (2010) Factors influencing online control of video-aiming movements performed without vision of the cursor. *Psychol Res* 74 (2):182-195
- Vindras P, Viviani P (1998) Frames of reference and control parameters in visuomanual pointing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 24 (2):569-591

Table 1. Coefficients of determination (R^2) for different kinematic landmarks in acquisition

Tasks	Direction			Extent		
	PA vs. PD	PV vs. PD	PD vs. End	PA vs. End	PV vs. End	PD vs. End
No vision						
Non-aligned	0.14 ± 0.23	0.71 ± 0.10	0.90 ± 0.04	0.00 ± 0.17	0.30 ± 0.12	0.62 ± 0.20
Aligned	0.21 ± 0.23	0.65 ± 0.09	0.85 ± 0.05	0.00 ± 0.26	0.15 ± 0.31	0.55 ± 0.23
Natural	0.19 ± 0.17	0.57 ± 0.08	0.65 ± 0.09	0.00 ± 0.29	0.11 ± 0.26	0.29 ± 0.26
Normal vision						
Non-aligned	0.30 ± 0.16	0.69 ± 0.06	0.77 ± 0.05	0.01 ± 0.21	0.03 ± 0.28	0.31 ± 0.14
Aligned	0.27 ± 0.13	0.72 ± 0.08	0.66 ± 0.07	0.04 ± 0.17	0.03 ± 0.33	0.22 ± 0.14
Natural	0.28 ± 0.22	0.60 ± 0.10	0.08 ± 0.20	0.00 ± 0.22	0.08 ± 0.33	0.09 ± 0.24

Note. PA, PV, PD, and End = peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, movement endpoint, respectively.

Figure captions

Figure 1. View of the non-aligned, aligned and natural experimental set-ups. Note that participants used their right dominant hand.

Figure 2. Ninety-five percent (95 %) confidence ellipses for the Non-aligned, Aligned and Natural groups in both the Normal vision and the No vision conditions at peak acceleration, peak velocity, peak deceleration and movement endpoint. Confidence ellipses were computed individually for each participant and then averaged across participants.

Figure 3. Direction and extent, absolute constant and variable errors as a function of group, feedback condition and experimental phase. The large empty circle represents the target (6-mm diameter). The small empty markers illustrate the data of the last acquisition block, whereas the small filled markers illustrate the data of the transfer phase. Markers on the left side of the target illustrate the data from the No vision condition, whereas the markers on the right side of the target illustrate the data from the Normal vision condition. The horizontal and vertical bars represent the direction and extent variable errors, respectively.

Figure 4. Within-participant variability on the direction and extent components of the task at the occurrence of key kinematic markers (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint). Data are illustrated as a function of group and feedback conditions. From left to right on the panel: peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint. Filled markers represent data from the No-vision condition, whereas empty markers represent data from the Normal vision condition.

Figure 1.

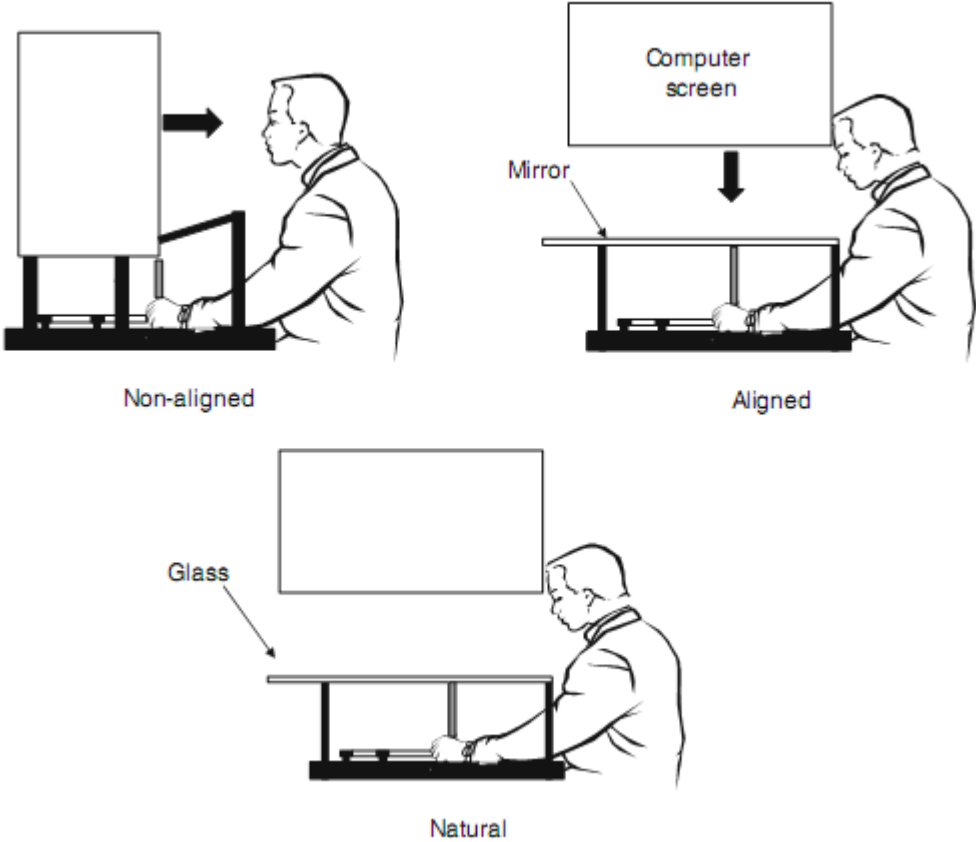


Figure 2.

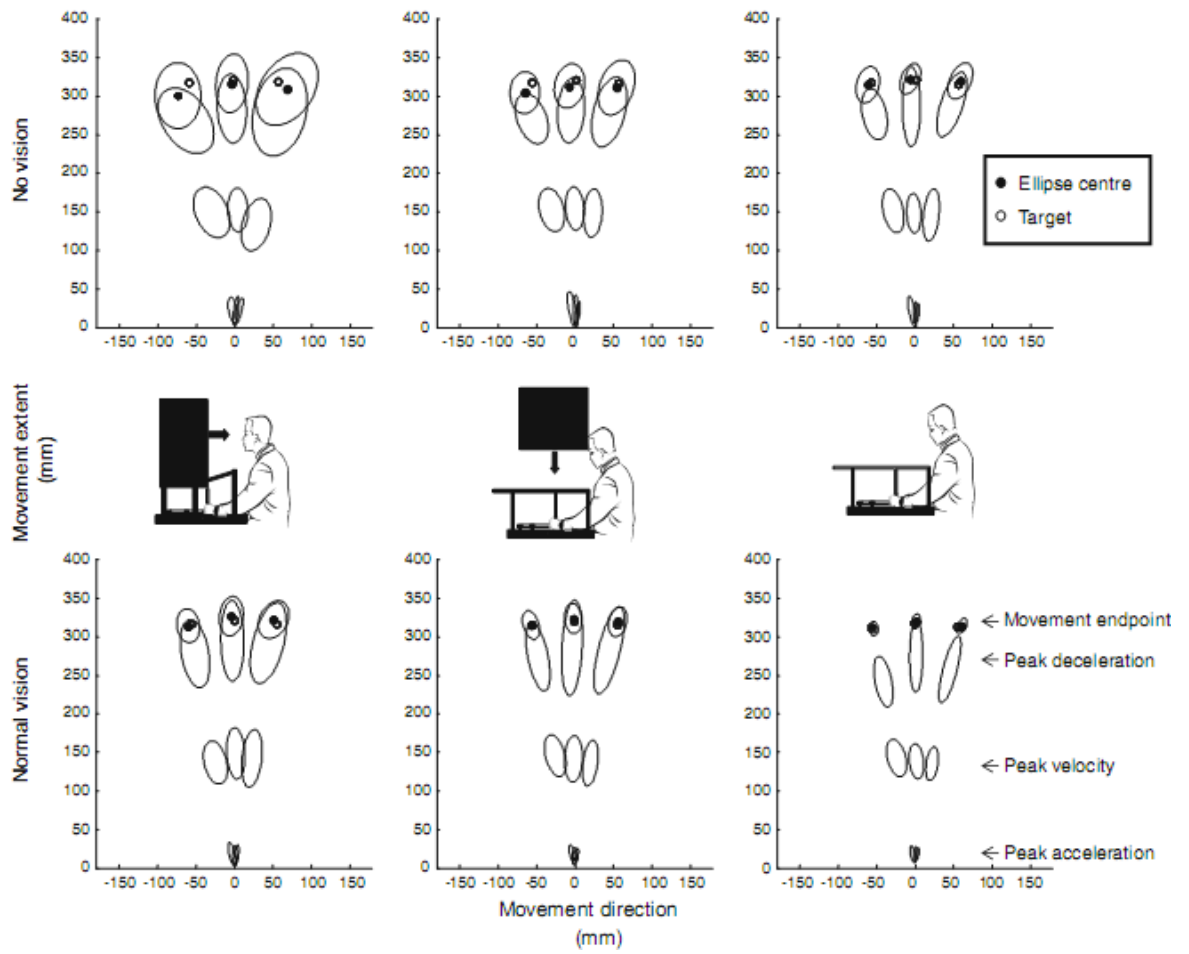


Figure 3.

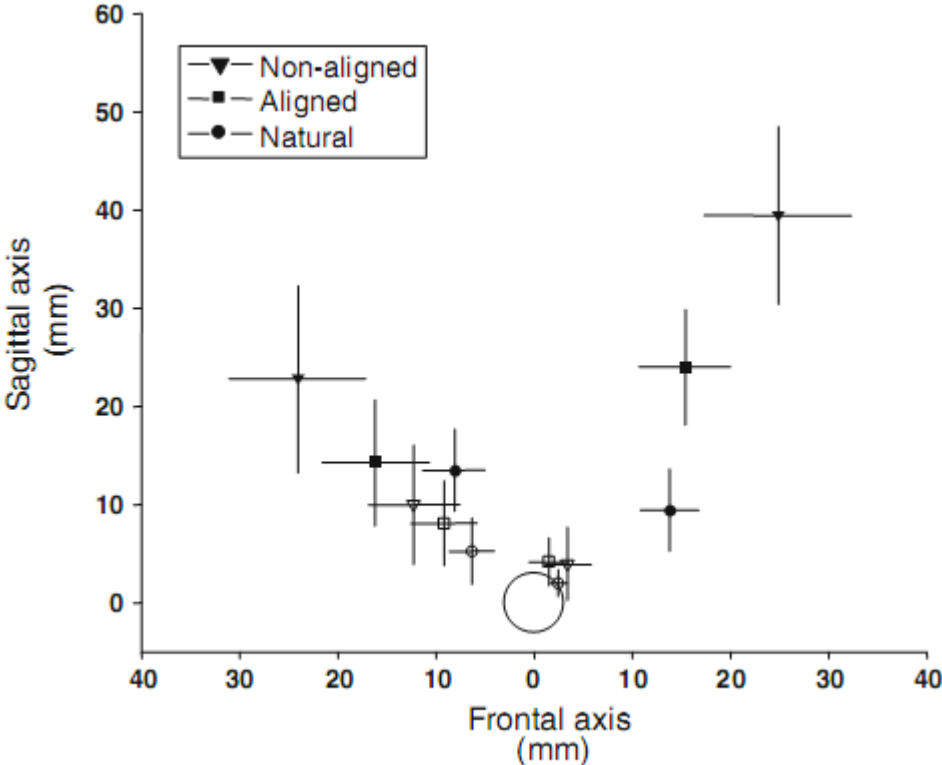
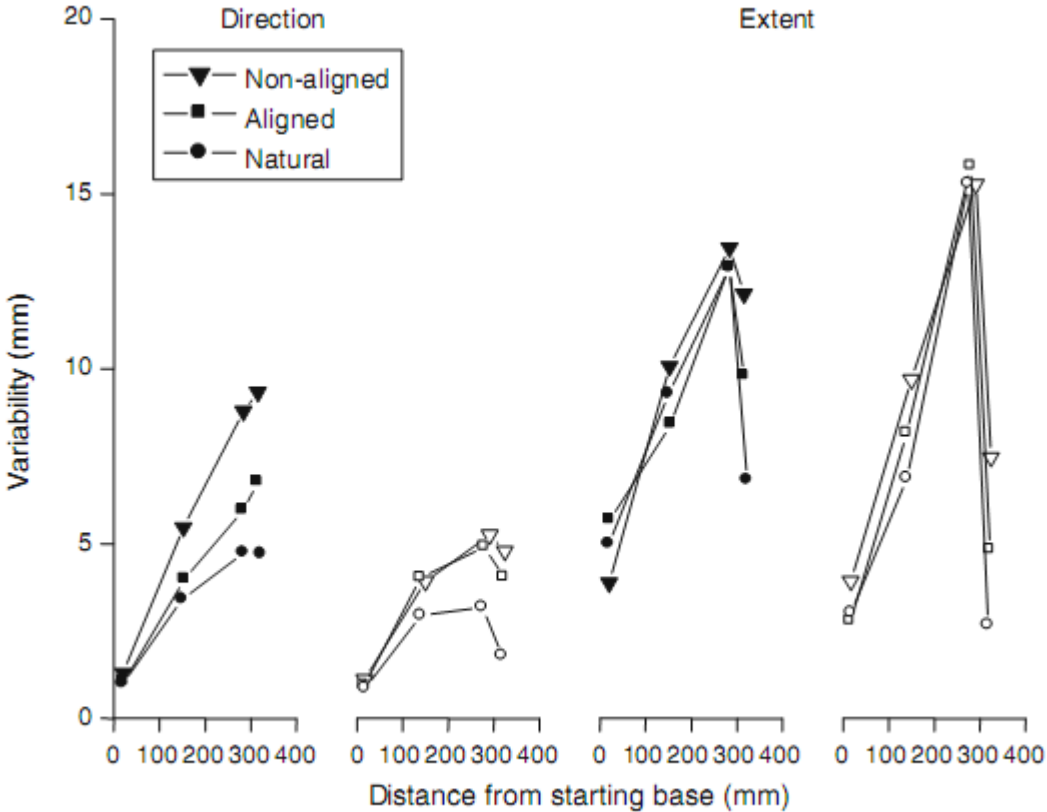


Figure 4.



CHAPITRE IV: PUBLICATION SCIENTIFIQUE 3

Congruent visual and proprioceptive information results in a better encoding of initial hand position. Veilleux LN, Proteau L.

Exp Brain Res DOI 10.1007/s00221-011-2822-9

Utilisé avec permission

**Congruent visual and proprioceptive information
results in a better encoding of initial hand position**

Louis-Nicolas Veilleux and Luc Proteau

Département de kinésiologie, Université de Montréal, Québec, Canada

Corresponding author:

Luc Proteau,

Département de kinésiologie,

Université de Montréal,

C.P. 6128, Succursale Centre Ville,

Montréal, Canada, H3C 3J7

tel: (514) 343-2039

fax: (514) 343-2181

Key words: movement planning, movement control, manual aiming, proprioception, visual feedback, virtual environments

Abstract

Goal-directed movements performed in a virtual environment pose serious challenges to the central nervous system because the visual and proprioceptive representations of one's hand position are not perfectly congruent. The aim of the present study was to determine whether the vision of one's hand or upper arm, compared with that of a cursor representing the tips of one's index finger and thumb, optimizes the planning and modulation of one's movement as the cursor nears the target. The participants performed manual aiming movements that differed by the source of static visual information available during movement planning and the source of dynamic information available during movement execution. The results revealed that the vision of one's hand during the movement planning phase results in more efficient online control processes than when the movement planning was based on a virtual representation of one's initial hand location. This observation was seen regardless of the availability of online visual feedback during movement execution. These results suggest that a more reliable estimation of the initial hand position results in more accurate estimation of the position of the cursor/hand at any one time resulting in more accurate online control.

Introduction

Every day, most individuals perform reaching movements either to touch the “start” button of their computer or to move a cursor on a computer screen to reach an icon. In both cases, one must first determine the initial location of his or her hand or that of the cursor and target. The central nervous system (CNS) appears to use this information to determine a movement vector and issue a series of motor commands (Ghilardi et al. 1995; Gordon et al. 1994b). As the movement progresses toward the target, afferent information ensures the correction of planning errors resulting from any misperceptions of the hand/cursor (Vindras et al. 1998, 2005) or the target localization (Desmurget et al. 2005; Prablanc and Martin 1992), any biomechanical factors affecting initial limb inertia (Gordon et al. 1994a; Mackrout and Proteau 2007), or any noise in the planning (Meyer et al. 1988; Schmidt et al. 1979) and execution processes (van Beers et al. 2004).

Although apparently very similar to a manual aiming task, the cursor-aiming task described above poses some interesting challenges to the CNS. First, in a manual aiming task, the seen and felt positions of one’s limb provide direct, comparable information to the CNS concerning the starting point of the movement. This correlation does not occur in a cursor-aiming task for which the seen position of the cursor might represent conditions such as the tip of the index finger or the position of a computer mouse. Veilleux and Proteau (2011) recently showed that seeing one’s upper limb prior to movement initiation resulted in smaller endpoint bias and variability than when the initial position of one’s limb was represented by a cursor. Interestingly, the smaller endpoint variability observed in the former condition largely resulted from a sharp reduction in the movement variability between the peak deceleration and end of the initial impulses of the movement. Veilleux and Proteau proposed that tight coupling of the visual and proprioceptive information concerning the origin of the movement vector results in an accurate and reliable internal representation of one’s hand on the starting base. In turn, as the starting position of the hand becomes more accurately defined, the CNS can better predict its course toward the target, leading to a more efficient modulation of the movement as the hand nears the target

(Bourdin et al. 2006; Desmurget and Grafton 2003). The aim of the present study was to determine what source of visual information prior to movement execution optimizes the modulation of one's movement when visual feedback is either available or unavailable as the hand nears the target: the vision of just the hand or the vision of the entire arm? In addition to its theoretical importance, this question is of interest because a better understanding of how visual and proprioceptive feedback are optimally combined could lead to the optimization of virtual and video systems that are used in different learning and rehabilitation settings.

One may only need to see his/her hand at the starting position to optimize movement planning and control these processes because the felt and seen position of the movement vector origin are congruent. Graziano et al. (2000) reported the presence of bimodal neurons in the primate posterior parietal cortex that receive both visual and proprioceptive input regarding the position of the arm. These neurons discharged when the initial position of the monkey upper limb was represented by a fake stuffed arm positioned in a natural anatomical position but not when the upper limb was represented by paper triangles. One possible explanation is that these bimodal neurons do not discharge when the position of one's hand is represented by a cursor, resulting in a suboptimal integration of visual and proprioceptive information relative to the position of the hand. Alternatively, the optimization of movement planning and control might not be due to the vision of the hand itself but rather the vision of the entire upper limb. With respect to the latter idea, Sober and Sabes (2005) showed that the availability to the participant of a virtual representation of his/her arm gives more weight to the visual information for the movement planning and control processes than does the representation of hand position by a cursor. Thus, the representation of the hand/arm position by a cursor on the computer screen may result in the loss of relevant visual information relative to arm configuration.

To fulfill the aim of this study, participants performed reaching movements toward one of three visual targets. Prior to movement onset, participants in the first group had a visible cursor on the starting base without any other additional visual feedback relative to

the hand or arm position. Participants in the second group could see the position of both the cursor and their hand, but not that of their forearm and arm. In contrast, the participants in the third group could see both the cursor and their entire upper limb prior to movement onset. For each group, the cursor remained visible or was occluded after the movement initiation was detected. The results could then be used to determine whether the presumed more accurate/reliable representation of one's hand when it is visible at the starting position produces a more efficient modulation of the latter part of one's movement.

Method

Participants

Forty-two undergraduate students, aged between 20 and 25 years old, were recruited in the Département de kinésiologie from the Université de Montréal. The participants had no previous experience with these experimental tasks. All participants reported normal or corrected to normal vision. The Health Sciences Ethics Committee of the Université de Montréal approved this study.

Task and apparatus

The participants had to perform a manual aiming task in which they moved a computer's mouse-like device on a horizontal surface from a fixed starting position toward three possible targets. The apparatus (Fig. 1) consists of a table, two-degree-of-freedom manipulandum, computer screen, headrest, semi-reflecting mirror, cardboard, and light source.

Each participant sat close to the table so that his or her body rested along its leading edge. The tabletop was covered by a piece of Plexiglas over which the manipulandum and a starting base were affixed. The manipulandum consisted of two pieces of rigid Plexiglas (43 cm) joined at one end by an axle. One of its free ends was fitted with a second axle encased in a stationary base that was affixed to the tabletop. The other free end was fitted with a small vertical shaft (length: 3 cm, radius: 1 cm), hereafter called "the stylus", that

could be easily gripped by the participant. The starting base consisted of a thin strip of Plexiglas glued to the tabletop that was parallel to the leading edge of the table and had a small indentation on one of its faces. The indentation was located directly in line with the lateral center of the computer screen and the participant's midline. This indentation enabled the participants to easily position the stylus at the start of each trial. Each axle of the manipulandum was fitted with a 13-bit optical shaft encoder (U.S. Digital, model S2-2048, sampled at 500 Hz, angular accuracy of 0.0439°) that enabled the displacement of the stylus to be tracked online and illustrated (hereafter called "the cursor") using a 1:1 ratio on the computer screen. Moving the stylus away from the body in the frontal and sagittal planes resulted in an identical displacement of the cursor on the computer screen.

The cathode ray tube computer screen (Mitsubishi, Color Pro Diamond 37 inches, refresh rate 60 Hz, resolution $1,024 \times 768$) was mounted face down on a ceiling-support positioned directly over the table; the computer screen was oriented parallel to the surface of the table. Its image was reflected on a semi-reflecting mirror placed directly beneath it and parallel to the tabletop, thereby making it visible to the participant.

The mirror was located at the midpoint between the computer screen and the tip of the stylus, which were 40 cm apart. This allowed free displacement of the manipulandum on the tabletop. In addition, the experimental setting enabled the participants to perceive the cursor as aligned with the tip of the stylus. A headrest was affixed on the side of the computer screen. It was aligned with the lateral center of the computer screen and standardized the perceived location of the target, the starting base and the stylus when appropriate (see "Procedures").

A piece of cardboard and a light source were placed underneath the semi-reflecting mirror. Different cardboard configurations were used for each of the three experimental conditions (see "Procedures" and Fig. 1). The light source consisted of a series of 60 white LEDs and was located beneath the cardboard, slightly in front of the stylus' starting base. When the light source was turned on, the participants could see any information not blocked by the cardboard, whereas when it was turned off, the vision of anything located beneath the semi-reflecting mirror was occluded.

Procedures

The participants used their self-declared right dominant hand and were asked to try stopping the cursor on the target by performing a single straight and smooth movement (i.e., no stop and go). The cursor and targets (3.5 and 5 mm in diameter, respectively) were white on a black background. Although the participants could initiate their movement as they pleased (i.e., not as a reaction time task), they were required to complete their movement within a time frame ranging from 480 to 620 ms ($550 \text{ ms} \pm 12.5\%$). Participants whose movements were completed outside this time frame were reminded of the appropriate window. Having a restricted time frame to complete the movement reduces the possibility of speed-accuracy trade-offs between the different experimental conditions (Fitts 1954).

At the beginning of each trial, all participants could see the cursor they would be moving. Once the stylus/cursor was stabilized on the starting base for 500 ms, a target was presented on the screen. During data acquisition, movement initiation was detected when the cursor had been moved by 1 mm, whereas movement completion was detected when the cursor did not move by more than 2 mm in a time frame of 50 ms.

The participants were randomly assigned to one of three experimental groups ($n = 14$ per group). For all groups, the cursor remained visible until the initiation of the movement. In the Virtual group, only the cursor was visible prior to movement initiation, and a cardboard was used to occlude the vision of each participant's hand and arm (Fig. 1). In the Hand group, the cardboard contained a window that permitted each participant to see only his/her hand, but not his/her arm. In the Upper limb group, the cardboard was positioned such that each participant could see his/her entire arm from the hand to the shoulder. Note that for the last two groups, vision of the hand and/or upper arm was permitted only prior to movement initiation.

The participants completed two series of 36 trials each. In both series, the target was visible at all times once the stylus was stabilized on the starting base, and the light source remained activated until movement initiation. This setup allowed either the hand or entire arm to be seen, as appropriate. The cursor remained visible throughout the entire movement

execution (Cursor-visible condition) in the first series of trials, whereas the cursor was hidden once the movement was initiated (Target-only condition) in the other set of trials. The presentation order of the two series was randomized both within and between each group. Once the movement completion was detected, the cursor was concealed until the hand was back on the starting position.

Under both the Cursor-visible and the Target-only conditions, the participants aimed for three different targets, with 12 trials for each target. The first target was located 320 mm directly in front of the starting base (0° target). The other two targets were also located 320 mm from the starting base and 10° to either its left (-10° target) or its right (10° target). The presentation order of the targets was randomized, with the only restriction being that no target could be consecutively presented more than 2 times.

Data reduction

The tangential displacement data of the stylus over time were first smoothed using a second order recursive Butterworth filter with a cut-off frequency of 10 Hz. The filtered data were then numerically differentiated one time using a central finite technique to obtain the velocity profile of the aiming movement, a second time to obtain an acceleration profile, and a third time to obtain a jerk profile. Movement initiation was defined as the moment at which the tangential velocity of the cursor reached 10 mm/s^1 , and movement completion was the moment when the cursor was not displaced by more than 2 mm within a time frame of 50 ms. For most trials, this procedure does not allow the participant to produce a secondary corrective impulse ($< 1\%$ in the present study; see also Veilleux and Proteau, 2011); trials showing a secondary corrective impulse were removed from all analyses. These profiles were used to determine the moments and locations (in Cartesian

¹ The procedure used to detect movement initiation differed from that used during data collection. The procedure used during data acquisition enabled us to provide feedback quickly after movement completion. The procedure used during data reduction is commonly used in motor learning and control research. Data were analyzed using both procedures with no impact on the outcome of the ANOVA computed on movement time data.

coordinates) at which the peak acceleration, velocity, deceleration and endpoint of the movement's primary impulse (hereafter referred to as "movement endpoint") occurred.

The movement endpoint data were used to compute the angular error and the radial error of the manual aiming. The angular error was defined as the gap (in degrees) between the movement vector (joining the starting base and movement endpoint) and a reference vector (joining the starting base and the center of the target). A positive value indicates a movement ending to the right of the target, and a negative value indicates a movement ending to its left. The radial error was defined as the signed difference between the length of the movement vector and that of the reference vector (in mm). A positive value indicates hypermetric movements, and a negative value indicates hypometric movements.

The kinematic profile data were used to compute the within-participant variability (direction and extent) of the location at which each kinematic landmark occurred. If movement execution reflects the outcome of response planning and execution processes and if those processes are assumed to be variable (Meyer et al. 1988; Schmidt et al. 1979; van Beers et al. 2004), then the within-participant variability over a series of trials in the Cartesian space of the position reached by the stylus at any given moment should increase as the movements unfold. A reduction in the rate of increase of the within-participant variability during movement execution coupled with a small aiming error would provide evidence of efficient online control processes (Khan et al. 2002; Lhuisset and Proteau 2002; Proteau 2005).

To facilitate an understanding of the data presented herein, the details of the relevant statistical analyses along with the original degrees of freedom are given at the beginning of each subsection within the results section. In all cases, the effects reported were determined to be significant after the application of the Greenhouse-Geisser correction (performed when $\epsilon < 1$). Any significant interactions were then separated into their constituent simple main effects. Significant main effects and simple main effects involving more than two means were broken down using Dunn's technique. All effects are reported for $P < .05$ (adjusted for the number of comparisons using Bonferroni's technique).

Results

Movement endpoint

The first aim of this study was to determine whether endpoint accuracy could be affected by a variety of experimental manipulations. An inspection of the angular and radial constant error revealed that approximately half of the participants were biased to the right of the targets and that the other half were biased to their left; similarly, half of the participants overshot the targets, whereas the other half undershot them. Thus, we opted to report the results of the angular and radial absolute constant error (i.e., |constant error|). The angular and radial |CE| as well as the movement time data were individually analyzed by ANOVA, contrasting 3 Groups (Virtual, Hand, and Upper limb) \times 2 Feedback conditions (Target-only vs. Cursor-visible) using repeated measures for the last factor. The target factor was not included in these analyses because the results of a series of preliminary analyses did not reveal a significant difference that would have influenced the data interpretation (Figs. 2 and 3).

The ANOVA computed on the angular and radial |CE| and on movement time only revealed a significant main effect of Visual feedback, ($F [1, 39] = 177.63, 41.68, \text{ and } 31.28, P < .001$, respectively). The angular (Fig. 2) and radial |CE| (Fig. 3) were significantly smaller under the Cursor-visible than under the Target-only condition (1.0° vs. 5.2° and 6.5 mm vs. 29.1 mm, respectively). Movement time was significantly longer under the Target-only condition than under the Cursor-visible condition (558 ms vs. 541 ms, respectively). Neither the Group main effect nor any interaction involving it approached significance ($P > 0.29$ for all cases).

Variability of the movement trajectory

The second aim was to determine whether, and how, the variability of the movement trajectory was affected by the static visual information available prior to the

movement initiation and by the feedback source available during movement execution. Therefore, the within-participant direction and extent variability at peak tangential acceleration, velocity, and deceleration as well as at the movement endpoint were calculated. The direction and extent variability data were each analyzed by ANOVA, contrasting 3 Groups \times 2 Feedback conditions \times 4 Markers using repeated measures for the last two factors. Because the within-participant variability data are not normally distributed (standard deviation data are skewed), the raw data were submitted to a logarithmic transformation ($\log [10] + 1$) before being submitted to the ANOVA.

With respect to the movement direction, the ANOVA revealed significant Group \times Marker and Feedback \times Marker interactions ($F [6, 117] = 5.08, P = .001$ and $F [3, 117] = 18.93, P < .001$, respectively). The breakdown of the Group \times Marker interaction revealed that for all three groups, the direction variability significantly decreased from peak acceleration to peak deceleration ($P < .001$). There was a further significant decrease in direction variability between peak deceleration and movement endpoint for the Hand and Upper limb groups ($P < .01$), but not for the Virtual group ($P = .22$). Figure 4 also illustrates that the decrease in direction variability observed as one neared the target was generally steeper for the Hand and Upper limb groups, which did not differ significantly from one another, than for the Virtual group.

The breakdown of the Feedback \times Marker interaction (not illustrated) revealed that the direction variability significantly decreased between peak acceleration and peak deceleration ($P < .01$) with no further decrease between peak deceleration and movement endpoint ($P = 1.0$). Under the Cursor-visible condition, direction variability decreased significantly from one marker to the next ($P < .01$) between peak acceleration and movement endpoint.

With respect to the movement extent, the ANOVA revealed significant Group \times Marker (Fig. 5) and Feedback \times Marker interactions, ($F [6, 117] = 5.14, P < .01$ and $F [3, 117] = 10.03, P < .001$, respectively). The breakdown of the Group \times Marker

interaction revealed that for all three groups, the extent variability significantly increased from peak acceleration to peak deceleration ($P < .001$). This increase in variability was significantly steeper for the Virtual group than for the Hand and Upper limb groups, which did not differ significantly from one another. In addition, there was a significant decrease in extent variability between peak deceleration and movement endpoint for all three groups ($P < .01$), and this decrease was significantly steeper ($P < .01$) for the Upper limb and the Hand groups (3.2 and 4.1 mm, respectively) than for the Virtual group (2.4 mm).

The breakdown of the Feedback \times Marker interaction (not illustrated) revealed that, for both the Target-only and Cursor-visible conditions, the extent variability significantly increased ($P < .001$) between peak acceleration and peak deceleration. Although extent variability did not significantly increase further under the Target-only condition, it significantly decreased ($P < .001$) between peak deceleration and movement endpoint under the Cursor-visible condition.

Correlation analyses

In addition to the steeper increase in variability noted between peak tangential acceleration and deceleration for the Virtual group when compared with the Hand and Upper limb groups, the steeper decrease in variability observed between peak tangential deceleration and movement endpoint for the latter two groups compared with the Virtual group represented another important finding. This observation suggested that the online control was more efficient when one could see his/her hand or entire upper limb prior to movement initiation than when the initial position of one's hand was defined by a cursor. One explanation is that the distance travelled at peak velocity determines whether the deceleration phase should be shortened or lengthened. If this premise is correct, a negative correlation between the position of the hand/cursor at peak velocity and the distance travelled between peak velocity and peak deceleration and/or between peak velocity and movement endpoint should be observed (Elliott et al. 1999). Similarly, if a modulation of

the deceleration phase (shortening/lengthening of the movement) occurs mainly later in the movement, as suggested by the results of the preceding section, a negative correlation between the position of the hand/cursor at peak deceleration and the distance travelled between peak deceleration and movement endpoint should be observed. To test these hypotheses, we computed Pearson's correlation between the distance travelled by the stylus: (a) at peak velocity and that travelled by the stylus between peak velocity and peak deceleration, (b) at peak velocity and that travelled by the stylus between peak velocity movement endpoint, and (c) at peak deceleration and that travelled by the stylus between peak deceleration and movement endpoint. These data were submitted to Fisher's transformation (r to Z) and to an ANOVA contrasting 3 Groups \times 2 Feedback conditions \times 3 Comparisons with repeated measures for the last two factors (Fig. 6).

The ANOVA revealed a significant Group main effect ($F [6, 117] = 6.97, P = .003$) and a significant Feedback \times Comparison interaction ($F [2, 78] = 46.19, P < .001$). For the Group main effect, the negative correlations for the Hand and Upper limb groups were significantly larger than those for the Cursor group ($P < .035$). The breakdown of the Feedback \times Comparison interaction demonstrated that the negative correlations under the Cursor-visible condition were significantly larger than those under the Target-only condition. This observation was true for both the comparisons between the location of the stylus at peak velocity and at peak deceleration and the distance travelled by the stylus between these markers and movement endpoint ($P < .001$). The larger negative correlations observed for the peak deceleration comparison suggest that the modulation was initiated close to the occurrence of this kinematic marker.

Discussion

Goal-directed movements require one to define a movement vector that dictates the appropriate motor commands. The aim of the present study was to determine whether the vision of one's hand or of one's upper arm prior to movement initiation results in a more accurate/reliable coding of the origin of the vector than when this origin is defined by a cursor representing one's hand. Another aim was to determine whether the visual

information used to define the origin of the movement vector influenced the efficacy of the online control processes that take place during movement execution.

The results revealed that the visual information available prior to movement initiation did not significantly influence the direction or extent endpoint accuracy, whereas the Cursor-visible condition yielded more accurate endpoint accuracy than the Target-only condition. This observation was not unexpected, particularly given it concurs with numerous observations obtained both early in practice and after extended practice (for a review, see Proteau 1992; see also Khan et al. 2003; Knill et al. 2011; Proteau 2005; Sarlegna and Blouin 2010). The finding that the Virtual, Hand, and Upper limb conditions led to equally accurate movements, however, is somewhat misleading. This aspect of the results indicates that, on average, the participants determine the direction and extent of the movement vector equally well regardless of the information available prior to movement initiation. The variability data revealed that this is not true on a trial-by-trial basis, however.

Specifically, seeing one's hand on the starting base rather than a cursor representing the hand reduced both (a) the direction trial-to-trial variability and (b) the increase in movement extent trial-to-trial variability that is normally observed as movements progress toward the target (Khan et al. 2002, 2003, 2006; Proteau 2005; Proteau and Isabelle 2002; Robin et al. 2005; Veilleux and Proteau 2010). It also resulted in a larger decrease of both direction and extent variability during the final portion of the movement (Figs. 4 and 5). The results also revealed that being able to view one's entire arm provided no additional benefits compared with being able to view just one's hand on the starting base. These observations support our hypothesis (Veilleux and Proteau 2011) that the tight coupling of the visual and proprioceptive information concerning the origin of the movement vector improves the accuracy/reliability of the internal representation of one's hand on the starting base, with the vision of the arm configuration not adding significantly to this representation. This improved encoding results in more efficient online control of the aiming movement as revealed by both the greater decrease in movement variability and larger negative correlations observed between peak deceleration and movement endpoint.

Our findings support and add to those reported by Desmurget and colleagues in a series of earlier papers (Desmurget et al. 1995, 1997; Rossetti et al. 1994). Briefly, the participants aimed at visual targets with (condition Static) or without (condition Never) the vision of their hands prior to movement onset (Desmurget et al. 1995). The results showed a shortening of the movement's acceleration phase with a corresponding lengthening of its deceleration phase under the Static condition but not the Never condition. In addition, the movement endpoint variability under the Static condition was smaller than that under the Never condition. The authors concluded that the smaller endpoint variability under the Static condition resulted from time consuming online control processes that lengthened the deceleration phase of the movement. These results later led Desmurget and Grafton (2003) to conclude that by permitting participants to more accurately and reliably define their initial hand location, the Static condition then provided a more accurate/reliable input for the forward model responsible for the online control. Although attractive, this interpretation was weakened by the absence of spatial data showing a larger online reduction in spatial variability under the Static when compared with the Never condition. Our variability data and correlation analyses of different kinematic markers provide new evidence that seeing one's hand on the starting base results in more efficient online control.

In addition, under the normal vision condition used herein, the cursor was visible for all participants during movement execution, with only the static visual information available prior to movement onset being variable across conditions. Therefore, any difference in online control efficacy should be regarded as arising from either poorer or better encoding of the initial hand position. To the best of our knowledge, the present study is the first to show that the availability of visual feedback of the ongoing movement (a cursor in the present case) still ensures that seeing one's hand is more advantageous than seeing a cursor on the starting base.

This finding strongly suggests that a more reliable estimation of the initial hand position due to congruent inputs of vision and proprioception results in more accurate online control of the cursor/hand position at any one time. Because all participants add

access to the same sources of sensory information to control their ongoing movement, it is unlikely that the differences observed between the Virtual and the other two conditions in the later portion of the movement reflect differences in a feedback process comparing the position of the cursor with that of the target. There are at least two not mutually exclusive interpretations of our findings. First, static visual information of the hand could have help recalibrate proprioception (the difference between the cursor indicating the location of the hand and the proprioceptive information used by the CNS for movement planning and control), which in turn, might have rendered proprioceptive feedback loops more efficient.² Second, our results might reflect differences in forward modeling between the Virtual and both the Hand and Upper limb conditions. Specifically, Desmurget and Grafton (2003) proposed that an efference copy of the motor commands is processed by the forward model to estimate the motor state. This estimate is then compared with the available afferent information to detect an error in the motor state estimate. If indeed an error is detected, the forward model is updated and a new estimate of the final state is generated (Desmurget and Grafton 2003). This new estimate is compared to the target location. If a discrepancy is detected, an error signal is generated and the appropriate modulation of the motor commands is triggered. In the present study, it could be that the efference copy sent to the forward model was more accurate/reliable when one could see his or hand prior to movement onset rather than a cursor representing it. This resulted in a more reliable estimate of the motor state, which increased the probability to detect an error in the motor state estimate. In turn, the updated forward model generated a more reliable final state estimate, which increased the probability to detect an error and trigger the appropriate modulation of the ongoing movement.

² It is unlikely that proprioception needed to be calibrated by vision because it drifted over time as it was first thought (Wann and Ibrahim, 1992), because more recent evidence indicated that proprioception does not quickly drift over time (Desmurget et al., 2000) and also that vision is not use to recalibrate proprioception (Smeets et al., 2006).

Absence of disparities between visual and proprioceptive information favors better encoding of the origin of the movement vector

Our hypothesis that the vision of one's hand would optimize performance was based on the research of Graziano et al. (2000). This study demonstrated that bimodal neurons in the primate posterior parietal cortex, which fire in reaction to both proprioceptive and visual stimuli relative to the location of the arm/hand in space, no longer fire when the vision of the faked arm is occluded and replaced by paper markers. Although speculative at this point, their data suggest that replacing a real hand by a cursor under our Virtual condition might have deprived the CNS of the information conveyed by these bimodal neurons. This interpretation is supported by Jarvelainen et al. (2001), who reported an increase in cortical activation during the observation of live rather than filmed hand movements. Along the same lines, Perani et al. (2001) reported activation of the right inferior parietal cortex during observation of live right hand grasping movements, but not during the observation of movements shown as either 2D or 3D presentations. Because the right inferior parietal cortex is involved in movement planning in the presence of visual cues (Deiber et al. 1996) and is further involved in the visuomotor and spatial processing underlying the computation of an egocentric frame of reference (Vallar et al. 1999; Burgess et al. 1997), Perani et al. argued that this part of the brain provides the egocentric and allocentric coordinates necessary for high-order movement planning. The results given herein suggest that activation of the right inferior parietal cortex is reduced during movement planning under the Virtual condition compared with that under the two live conditions (Hand and Upper limb), which leads to more variability in online control processes.

Vision of the arm is not necessary to accurately define the initial hand location

In the present study, being able to see their entire upper limb prior to movement initiation did not allow participants to be more accurate/less variable than being able to see

only their hand. These results not only concur with similar observations reported by van Beers et al. (1999) but also provide important additional data. In the study by van Beers et al. (1999), the participants had to match the position of their right index finger with that of their left index finger. The participants could see their entire right arm under one condition but could only see the tip of their right index finger under the other condition. The results did not reveal any significant difference in position matching variability between the two conditions, which concurs with our results. Our results supplement those of van Beers et al. (1999) by showing that the vision of the upper arm does not add significantly to the information provided by the vision of one's hand on the starting base even when target location can only be seen and not felt.

Dynamic vs. static visual information for defining initial hand location

There is one final point from this study that should be noted. As previously discussed, the enhanced representation of the vector's origin resulted in online control processes that were more efficient. Our data regarding the directional component of the task concur with previous studies that showed smaller variability at peak deceleration when the hand rather than a cursor was seen on the starting base (Veilleux and Proteau 2011; for similar observations, see Bo et al. 2006). In contrast, our results regarding the extent component of the task differ from those of our previous work (Veilleux and Proteau 2011). Herein, the increased variability between peak acceleration and peak deceleration was significantly smaller for those conditions in which the hand rather than the cursor was visible on the starting base, but no such difference was observed in our earlier study. This discrepancy likely results from a procedural difference between the two studies. The participants in the present study could not see their hand or the cursor as it returned to the starting base, while this visual information was available in the previous study (Veilleux and Proteau 2011). Unpublished data from our laboratory indicate that participants in a virtual condition used the available information from trial n to better plan the extent component of their movement during trial $n + 1$. One possible explanation is that dynamic, but not static, visual and proprioceptive information are congruent. Specifically, the

movement of one's hand 2 cm to the right, which is initiated by a motor command sent by the individual for that displacement, is felt through proprioception and seen as the movement of the cursor 2 cm to the right. Together, these inputs create a stronger bond between proprioceptive and visual information. This interpretation is supported by data from a recent study by Mackrout and Proteau (2010), in which the participants performed out and back movements under a virtual condition very similar to the one used herein. They demonstrated that direction variability 100 ms after movement initiation (out movement) was significantly larger than direction variability 100 ms after movement reversal (back movement), suggesting that movement-planning processes were less variable when based on dynamic (back movement) rather than static (out movement) afferent information.

References

- Bo J, Contreras-Vidal JL, Kagerer FA, Clark JE (2006) Effects of increased complexity of visuo-motor transformations on children's arm movements. *Hum Mov Sci* 25 (4-5):553-567
- Bourdin C, Bringoux L, Gauthier GM, Vercher JL (2006) Vision of the hand prior to movement onset allows full motor adaptation to a multi-force environment. *Brain Res Bull* 71 (1-3):101-110
- Burgess N, Donnett JG, Jeffery KJ, O'Keefe J (1997) Robotic and neuronal simulation of the hippocampus and rat navigation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 352 (1360):1535-1543. doi:10.1098/rstb.1997.0140
- Deiber MP, Ibanez V, Sadato N, Hallett M (1996) Cerebral structures participating in motor preparation in humans: A positron emission tomography study. *J Neurophysiol* 75 (1):233-247
- Desmurget M, Grafton ST (2003) Feedback or feedforward control: End of a dichotomy. In: Johnson-Frey SH (ed) *Taking action: Cognitive neuroscience perspectives on intentional acts*. MIT press, Cambridge, pp 289-338
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C (1997) Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res* 115 (1):180-186
- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod M (1995) Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol* 73 (2):262-272
- Desmurget M, Turner RS, Prablanc C, Russo GS, Alexander GE, Grafton ST (2005) 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 (6):1510-1536
- Desmurget M, Vindras P, Grea H, Viviani P, Grafton ST (2000) Proprioception does not quickly drift during visual occlusion. *Exp Brain Res* 134 (3):363-377

-
- Elliott D, Binsted G, Heath M (1999) The control of goal-directed limb movements: Correcting errors in the trajectory. *Hum Mov Sci* 18 (2-3):121-136
- Fitts PM (1954) The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47 (6):381-391
- Ghilardi MF, Gordon J, Ghez C (1995) Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *J Neurophysiol* 73 (6):2535-2539
- Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, Ghez C (1994a) Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 99 (1):112-130
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C (1994b) Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res* 99 (1):97-111
- Graziano MS, Cooke DF, Taylor CS (2000) Coding the position of the arm by sight. *Science* 290 (5497):1782-1786
- Jarvelainen J, Schurmann M, Avikainen S, Hari R (2001) Stronger reactivity of the human primary motor cortex during observation of live rather than video motor acts. *Neuroreport* 12 (16):3493-3495
- Khan MA, Elliott D, Coull J, Chua R, Lyons J (2002) Optimal control strategies under different feedback schedules: Kinematic evidence. *J Motor Behav* 34 (1):45-57
- Khan MA, Franks IM, Elliott D, Lawrence GP, Chua R, Bernier PM, Hansen S, Weeks DJ (2006) Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. *Neurosci Biobehav Rev* 30 (8):1106-1121
- Khan MA, Lawrence GP, Fourkas A, Franks IM, Elliott D, Pembroke S (2003) Online versus offline processing of visual feedback in the control of movement amplitude. *Acta Psychol* 113 (1):83-97
- Knill DC, Bondada A, Chhabra M (2011) Flexible, task-dependent use of sensory feedback to control hand movements. *J Neurosci* 31 (4):1219-1237.

-
- Lhuisset L, Proteau L (2002) Developmental aspects of the control of manual aiming movements in aligned and non-aligned visual displays. *Exp Brain Res* 146 (3):293-306
- Mackrout I, Proteau L (2007) Specificity of practice results from differences in movement planning strategies. *Exp Brain Res* 183 (2):181-193
- Mackrout I, Proteau L (2010) Developmental aspects of pluriarticular movement control. *Exp Brain Res* 204 (1):21-32. doi:10.1007/s00221-010-2287-2
- Meyer DE, Abrams RA, Kornblum S, Wright CE, Smith JE (1988) Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. *Psychol Rev* 95 (3):340-370
- Perani D, Fazio F, Borghese NA, Tettamanti M, Ferrari S, Decety J, Gilardi MC (2001) Different brain correlates for watching real and virtual hand actions. *Neuroimage* 14 (3):749-758
- Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol* 67 (2):455-469
- Proteau L (1992) On the specificity of learning and the role of visual information for movement control. In: Elliott D, Proteau L (eds) *Vision and motor control*, vol 85. North Holland, Amsterdam, pp 67–103
- Proteau L (2005) Visual afferent information dominates other sources of afferent information during mixed practice of a video-aiming task. *Exp Brain Res* 161 (4):441-456
- Proteau L, Isabelle G (2002) On the role of visual afferent information for the control of aiming movements toward targets of different sizes. *J Motor Behav* 34 (4):367-384
- Robin C, Toussaint L, Blandin Y, Proteau L (2005) Specificity of learning in a video-aiming task: Modifying the salience of dynamic visual cues. *J Motor Behav* 37 (5):367-376
- Rossetti Y, Stelmach G, Desmurget M, Prablanc C, Jeannerod M (1994) The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and variability. *Exp Brain Res* 101 (2):323-330

-
- Sarlegna FR, Blouin J (2010) Visual guidance of arm reaching: Online adjustments of movement direction are impaired by amplitude control. *J Vis* 10 (5):24
- Schmidt RA, Zelaznik HZ, Hawkins B, Frank JS, Quinn JT (1979) Motor-output variability: A theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev* 47 (5):415-451
- Smeets JB, van den Dobbelen JJ, de Grave DD, van Beers RJ, Brenner E (2006) Sensory integration does not lead to sensory calibration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (49):18781-18786. doi:0607687103
- Sober SJ, Sabes PN (2005) Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci* 8 (4):490-497
- Soucy MC, Proteau L (2001) Development of multiple movement representations with practice: Specificity versus flexibility. *J Motor Behav* 33 (3):243-254
- Vallar G, Lobel E, Galati G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D (1999) A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Exp Brain Res* 124 (3):281-286
- van Beers RJ, Haggard P, Wolpert DM (2004) The role of execution noise in movement variability. *J Neurophysiol* 91 (2):1050-1063
- van Beers RJ, Sittig AC, van der Gon JJD (1999) Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Exp Brain Res* 125 (1):43-49
- Veilleux LN, Proteau L (2010) Factors influencing online control of video-aiming movements performed without vision of the cursor. *Psychol Res* 74(2):182-95
- Veilleux LN, Proteau L (2011) Suboptimal online control of aiming movements in virtual contexts. *Exp Brain Res* 208 (3):345-358. doi:10.1007/s00221-010-2487-9
- Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, Viviani P (1998) Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. *J Neurophysiol* 79 (6):3290-3294
- Vindras P, Desmurget M, Viviani P (2005) Error parsing in visuomotor pointing reveals independent processing of amplitude and direction. *J Neurophysiol* 94 (2):1212

Wann JP, Ibrahim SF (1992) Does limb proprioception drift? *Exp Brain Res* 91 (1):162-166

Acknowledgements

This work was supported by a Discovery grant (L.P.) provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada.

Figure captions

Fig. 1 Illustrations of the Virtual, Hand and Upper limb conditions. Note that participants used their right dominant hand.

Fig. 2 Angular absolute constant error as a function of the Group and Feedback conditions and the Target. Note the similar effect of the Group and Feedback conditions for all target locations. The error bars represent the standard error of the mean.

Fig. 3 Radial absolute constant error as a function of the Group and Feedback conditions and the Target. Note the similar effect of the Group and Feedback conditions for all target locations. The error bars represent the standard error of the mean.

Fig. 4 The effects of Group and Feedback on the within-participant direction variability at the occurrence of key kinematic landmarks (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint). Note the smaller variability later in the movement for the Hand and Upper limb groups than for the Virtual group. The error bars represent the standard error of the mean.

Fig. 5 The effects of Group and Feedback on the within-participant extent variability at the occurrence of key kinematic landmarks (peak acceleration, peak velocity, peak deceleration, and movement endpoint). Note the smaller variability for the Hand and Upper limb groups than for the Virtual group. The error bars represent the standard error of the mean.

Fig. 6 Coefficients of correlation (r) between kinematic landmarks as a function of the Group and Feedback conditions.

Figure 1.

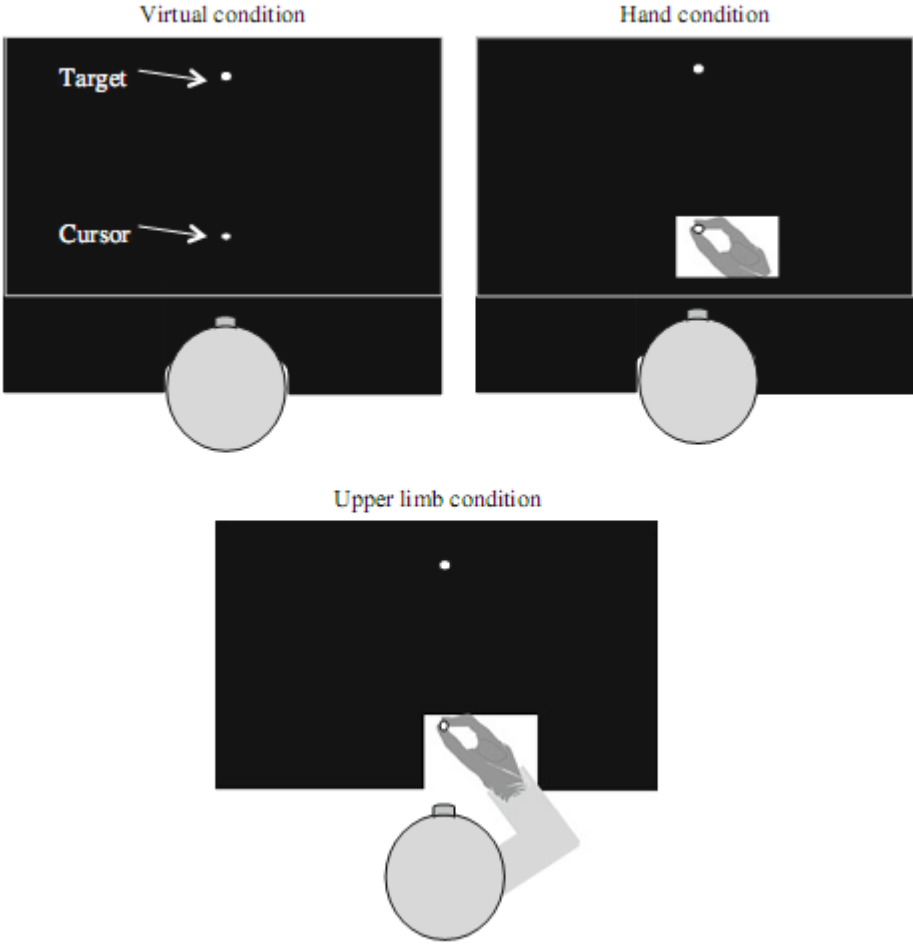


Figure 2.

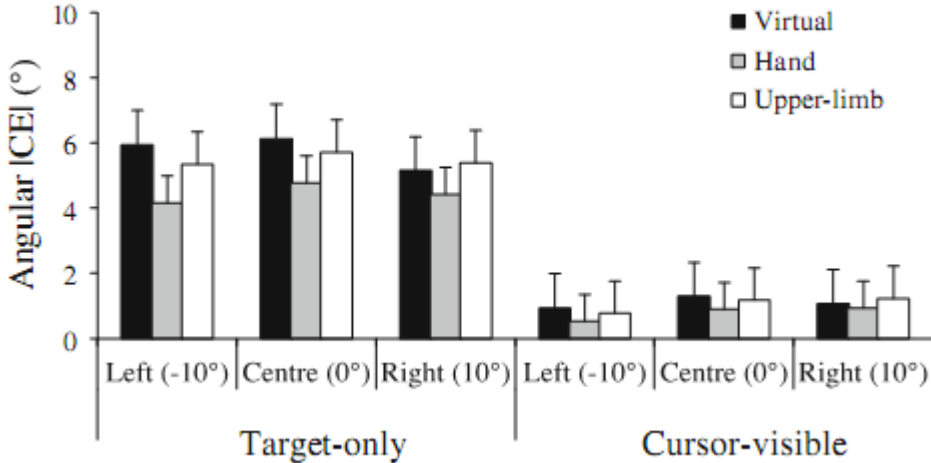


Figure 3.

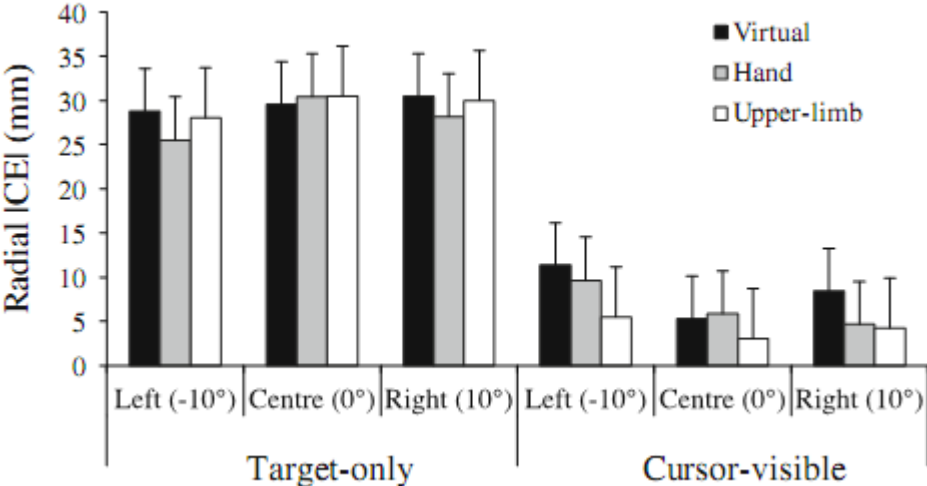


Figure 4.

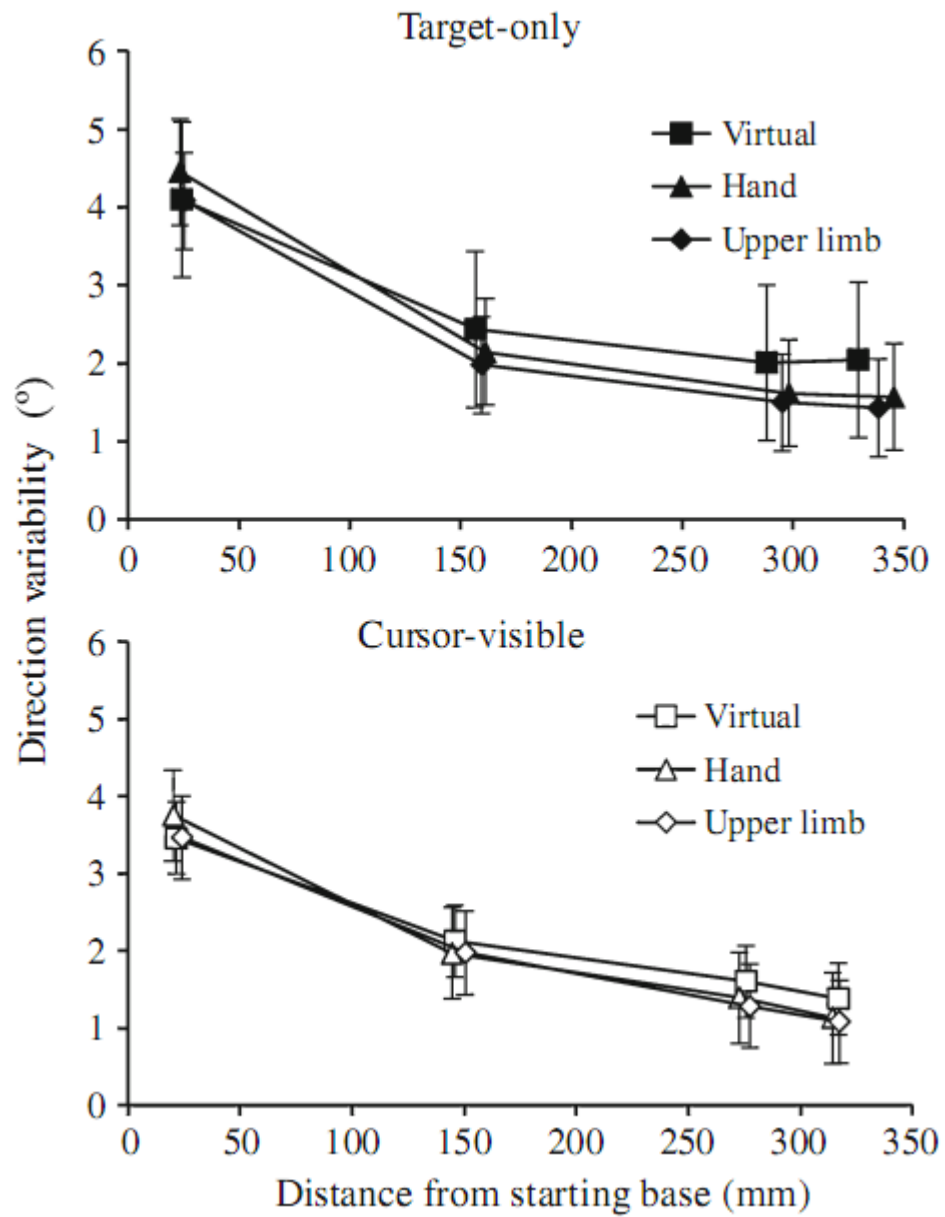


Figure 5.

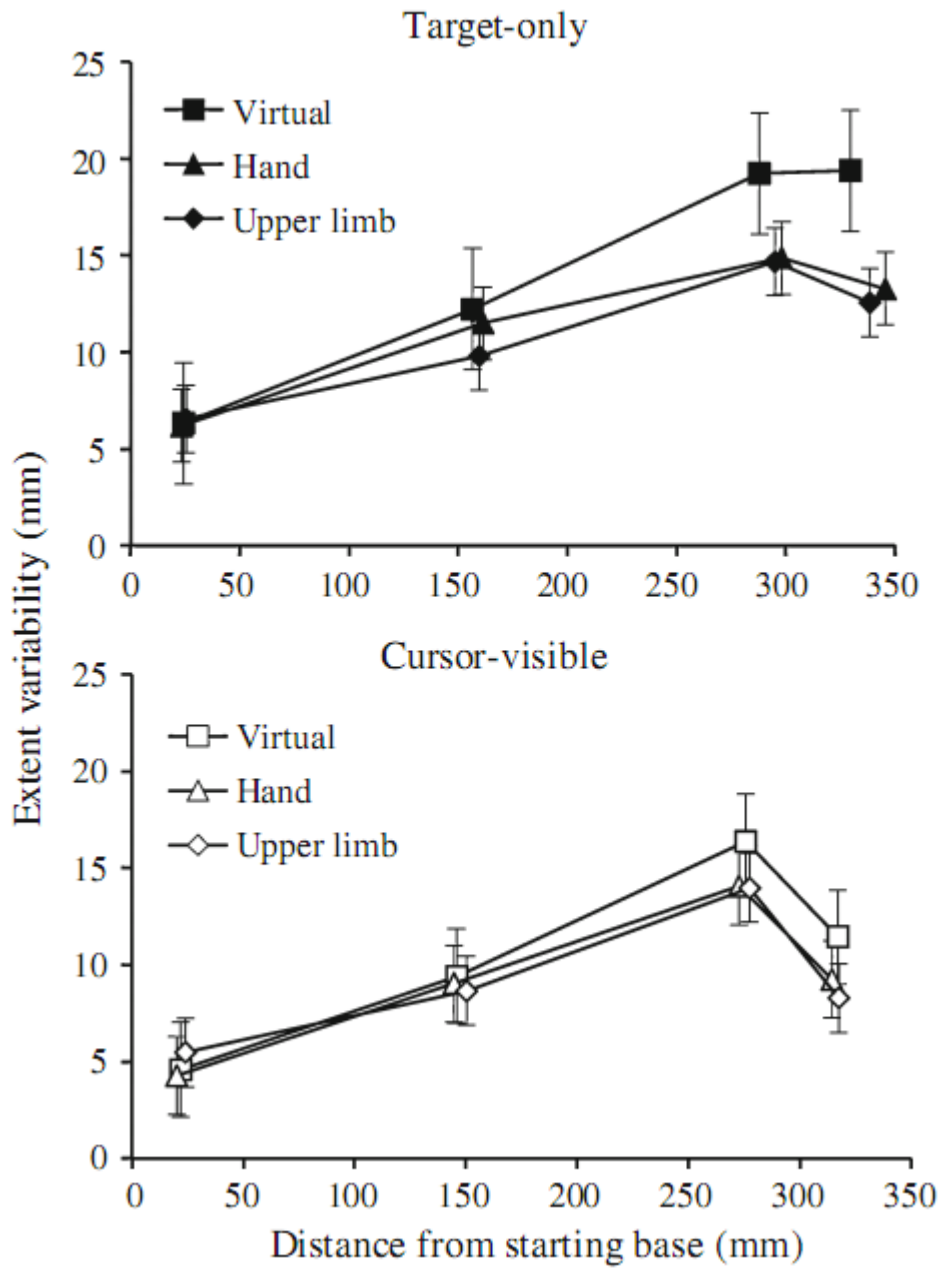
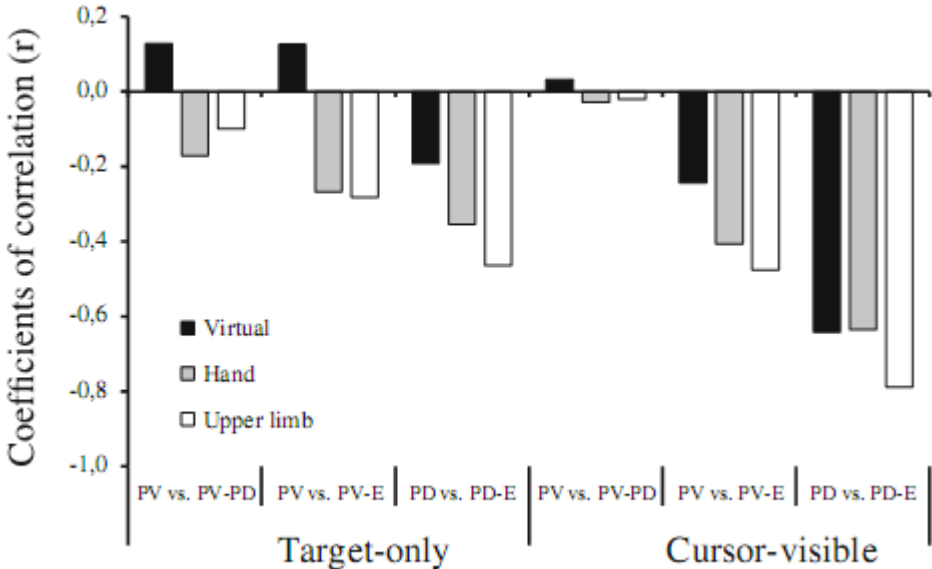


Figure 6.



CHAPITRE V : DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

L'objectif général de cette thèse était de déterminer les facteurs susceptibles d'influencer l'efficacité du contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle. Plus spécifiquement, nous voulions déterminer comment le fait de produire ce type de mouvement dans un contexte virtuel, i.e., lorsque la vision directe de la main est substituée par une représentation virtuelle à l'écran d'ordinateur, affecte les processus de planification et de correction du mouvement. Nous avons aussi évalué l'impact d'autres facteurs sur ces processus tels que la quantité de pratique, l'alternance d'essais avec et sans la vision de l'effecteur et l'orientation du montage visuel sur lequel l'information visuelle est présentée.

Dans un premier temps, nous discuterons donc des différences observées entre les différentes tâches virtuelles et de l'implication de ces données sur notre compréhension des processus de planification et de contrôle du mouvement. Dans un second temps, nous présenterons des résultats indiquant que des stratégies distinctes sont mises en place pour le contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement, peu importe le contexte dans lequel le mouvement est réalisé. Nous discuterons aussi de données indiquant une contribution différente du feedback visuel et du feedback proprioceptif dans le contrôle de ces deux composantes du mouvement. Finalement, nous proposerons des pistes menant à l'utilisation de nos données dans des domaines plus appliqués tels que la chirurgie assistée par vidéo (ex : laparoscopie et endoscopie) et la réadaptation physique réalisée en milieu virtuel.

Section 1. Le contrôle du mouvement d'atteinte manuelle en contexte virtuel et naturel

Dans l'article 2, nous avons clairement démontré que la réalisation de mouvements d'atteinte manuelle dans un contexte virtuel avait significativement limité la performance des participants. Cette diminution de la performance s'exprimait par une augmentation des erreurs de précision et une variabilité inter-essai accrue lorsque les mouvements étaient

réalisés dans un contexte virtuel non-aligné¹. Elle résultait principalement d'une augmentation de la variabilité à la fin du mouvement lorsque les mouvements étaient réalisés dans un contexte virtuel aligné.

La grande variabilité et les biais directionnels/amplitudes observés à la fin du mouvement dans la condition virtuelle non-alignée reproduisent assez fidèlement les données de précédentes études (Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2005; Bo et al. 2006). Nous croyons que ces résultats supportent l'hypothèse selon laquelle la présentation de l'information visuelle sur un plan largement différent (ici perpendiculaire) de l'espace de travail impose des transformations sensorimotrices supplémentaires au SNC (Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2005). Ces transformations sont nécessaires pour réaligner l'information visuelle et les informations proprioceptives et motrices afin de créer une représentation interne de la position de la main qui est utilisée pour planifier (Rossetti, Desmurget et Prablanc 1995; Desmurget, Rossetti, Jordan, Meckler et Prablanc 1997; Sober et Sabes 2003, 2005) et éventuellement contrôler le mouvement (Desmurget, Rossetti, Prablanc, Stelmach et Jeannerod 1995; Sarlegna et al. 2003).

La diminution de la performance notée pour la condition virtuelle alignée est aussi corroborée par les données d'études précédentes (Mandryk et MacKenzie 1999; Bo et al. 2006). La plus grande variabilité observée dans cette condition comparativement à la condition naturelle suggère que la vision directe de la main est plus saillante que celle d'un simple curseur. Nous avons émis deux hypothèses, non-exclusives, pour expliquer ce phénomène. La première suggérait que l'augmentation de la variabilité pouvait provenir de

¹ Dans l'article 1, les données des expériences 1 et 2 suggèrent que l'orientation de l'écran n'a pas eu un impact important sur la performance des participants, ce qui est en contradiction avec les données de l'article 2 et celles de Messier et Kalaska (1997), Bédard et Proteau (2005) et de Bo et al. (2006). Il est fort probable que cette contradiction puisse s'expliquer par la présence d'une seule cible placée directement en ligne avec la base de départ dans l'article 1. En effet, il a été démontré que ce type de cible est un cas « spécial » (Lhuisset et Proteau 2004) puisqu'elle peut agir comme référence dans certaines conditions (Trempe et Proteau 2008). En support à cette interprétation, nous avons observé une variabilité moindre pour la cible 0° dans l'article 2 comparativement aux cibles excentrées (voir la figure 2 dans l'article 2).

la perte d'information visuelle relative à la configuration des articulations du membre supérieur. La seconde suggérait plutôt la perte d'information au niveau neuronal causée par la perte de la vision directe de la main (Graziano, Cooke et Taylor 2000). Nous avons soumis ces hypothèses à l'épreuve expérimentale dans l'article 3. Nous avons montré que l'augmentation de la variabilité n'était pas causée par la perte d'information visuelle relative à la configuration des articulations du membre supérieur. Il semblerait qu'elle était plutôt largement due à l'absence d'unicité entre les informations visuelles et les informations proprioceptives concernant la position de l'effecteur, i.e., l'information sensorielle ne provient plus d'une seule et même source (le membre supérieur), mais de deux sources distinctes (le membre supérieur et le curseur). Ces observations supportent l'idée selon laquelle le SNC combine les informations visuelles et les informations proprioceptives pour créer une représentation unifiée de la position de la main. Nos données de la phase de transfert de l'article 2 suggèrent que le SNC peut modifier le poids relatif accordé à la vision et la proprioception pour la planification et le contrôle du mouvement selon les conditions de la tâche (Sober et Sabes 2003, 2005).

Les études précédentes ne permettaient pas d'établir clairement si la diminution de la performance rapportée dans les contextes virtuels était due aux processus de planification ou de contrôle en ligne. Les données des études de Messier et Kalaska (1997), de Bédard et Proteau (2005) et de Bo et al. (2006) suggéraient que l'augmentation des erreurs était largement associée aux processus de planification du mouvement. Seule l'étude de Graham et Mackenzie (1996), et dans une moindre mesure celle de Bo et al. (2006), laissaient sous-entendre que l'aspect virtuel de la tâche pouvait affecter les processus de contrôle en ligne. Dans ces deux études, les erreurs observées à la fin du mouvement étaient similaires pour une condition virtuelle alignée et une condition naturelle. Toutefois, un temps de mouvement significativement plus long était observé dans la condition virtuelle, illustrant un effet classique du compromis vitesse-précision (Fitts 1954; Schmidt, Zelaznik, Hawkins, Frank et Quinn 1979). Graham et Mackenzie (1996) ont montré que l'augmentation du temps de mouvement prenait largement place en fin de mouvement, soit entre la pointe de décélération et la fin du mouvement, ce qui suggérait l'implication des processus de

contrôle en ligne pour expliquer les différences de performance notées entre une condition naturelle et une condition virtuelle (alignée).

Un des aspects novateurs de nos travaux est que nous avons montré que ces effets néfastes d'un contexte virtuel sur la performance des participants étaient en grande partie attribuables à une inefficacité des processus de contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle. Nos analyses ont clairement démontré qu'à temps de mouvement égaux, la modulation qui prend place entre la pointe de décélération et la fin du mouvement était significativement moins efficace dans les deux conditions virtuelles (alignée et non-alignée) que dans la condition naturelle. Toutefois, nos données suggèrent que la diminution de l'efficacité des processus de contrôle en ligne est, dans une certaine proportion, attribuable aux processus de traitement de l'information qui prennent place avant l'amorce du mouvement : une meilleure évaluation de la position initiale de l'effecteur permet une correction plus efficace du mouvement. Cette interrelation entre le traitement de l'information qui prend place avant le mouvement et celle prenant place durant l'exécution du mouvement suggère la présence de mécanismes de correction du mouvement basés sur le traitement de feedback internes.

Un premier élément en faveur de ce type de contrôle du mouvement provient des données recueillies dans les conditions pour lesquelles la vision de l'effecteur n'était pas disponible durant l'exécution du mouvement. Dans ces conditions (articles 2 et 3), seule l'information visuelle disponible avant l'amorce du mouvement diffère d'une condition à l'autre, alors que l'information proprioceptive disponible pendant l'exécution du mouvement devrait être la même pour toutes les conditions. Conséquemment, les différences au niveau de l'efficacité de la modulation peuvent difficilement être expliquées par une boucle de feedback traitant uniquement l'information afférente puisque les différences notées entre les conditions virtuelles et la condition naturelle proviennent de facteurs prenant place avant l'amorce du mouvement.

Dans notre troisième article, nous avons tenté de généraliser cette hypothèse à une condition pour laquelle la vision de l'effecteur était disponible durant le mouvement. Dans

la condition « cursor-visible », le feedback visuel dynamique était identique pour toutes les conditions, i.e., un curseur. Comme pour les conditions de cible-seulement, seule l'information disponible sur la base de départ, avant l'amorce du mouvement, différait d'une condition à l'autre. Nous avons proposé que la présence de boucles de rétroactions internes basées sur l'information disponible alors que la main est stable sur la base de départ serait démontrée si des différences significatives de modulation du mouvement étaient observées entre la pointe de décélération et la fin du mouvement. Il s'est avéré que l'information disponible sur la base de départ a eu un impact significatif sur l'efficacité de la modulation qui prend place entre la pointe de décélération et la fin du mouvement, même lorsque la vision du curseur était disponible durant l'exécution du mouvement, apportant du même coup du support supplémentaire à la présence de boucles de feedback interne.

D'un point de vue théorique, nous croyons que le modèle en proaction représente le mécanisme idéal pour prendre en compte les effets d'un contexte virtuel sur le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle. Nos données suggèrent une forte influence de l'information sensorielle disponible avant l'amorce du mouvement sur l'efficacité du modèle en proaction. Par exemple, il est possible que celle-ci soit utilisée pour mettre à jour la relation qui unit le curseur et la position réelle de la main, permettant ainsi au modèle d'effectuer une prédiction de l'état du système qui est adaptée au contexte auquel il fait face (tel que dans un contexte virtuel non-aligné). Toutefois, malgré cette adaptation, l'incertitude relative à la position initiale de la main étant plus grande en contexte virtuel (virtuel non-aligné > virtuel aligné > naturel), les prédictions du modèle seront moins fiables, ce qui diminue d'autant les chances de détecter/corriger des erreurs (Desmurget et Grafton 2003).

Section 2. Hypothèse du codage vectoriel : contrôle indépendant de la direction et de l'amplitude du mouvement

L'hypothèse du codage vectoriel suggère que le SNC planifie le mouvement d'atteinte sous la forme d'un vecteur, en spécifiant sa direction et son amplitude, soit la

distance entre la main et la cible à atteindre. Cette hypothèse suggère un rôle important de la position initiale de l'effecteur dans le contrôle du mouvement (Prablanc, Echallier, Jeannerod et Komilis 1979; Prablanc, Echallier, Komilis et Jeannerod 1979; Desmurget et al. 1995; Desmurget, Jordan, Prablanc et Jeannerod 1997; Vindras, Desmurget, Prablanc et Viviani 1998; Bourdin, Bringoux, Gauthier et Vercher 2006) ainsi qu'un contrôle indépendant de la direction et de l'amplitude du mouvement (Bock et Arnold 1993; Gordon, Ghilardi, Cooper et Ghez 1994; Gordon, Ghilardi et Ghez 1994; Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2001, 2005). De fait, nous avons analysé ces deux composantes du mouvement indépendamment l'une de l'autre. Comme la section précédente démontre clairement l'importance de bien définir la position initiale de l'effecteur pour le contrôle du mouvement, nous nous attarderons, dans la prochaine section, aux évidences suggérant un contrôle indépendant de la direction et de l'amplitude du mouvement.

2.1 Évidences de stratégies distinctes pour le contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement d'atteinte manuelle

Dans les trois articles de cette thèse, nous avons observé que la modulation prenant place en fin de mouvement était systématiquement plus grande et plus fréquente (observée autant en vision qu'en non-vision) sur l'amplitude que sur la direction du mouvement (observée principalement en vision). Nous avons aussi rapporté que l'augmentation de la variabilité inter-essai entre la pointe d'accélération et la pointe de décélération était toujours plus importante sur l'amplitude que sur la direction du mouvement (pour des observations similaires voir, Proteau et Isabelle 2002; Bédard et Proteau 2005; Robin, Toussaint, Blandin et Proteau 2005). Finalement, les données de l'analyse des coefficients de corrélation ont montré des corrélations plus élevées sur la direction que sur l'amplitude du mouvement. Toutes ces observations nous ont amenés à suggérer que les deux composantes du mouvement étaient contrôlées en utilisant des stratégies différentes (article 2). Plus précisément, nous avons suggéré que la direction du mouvement faisait l'objet d'un contrôle constant et rigoureux amorcé relativement tôt dans le mouvement, alors que

l'amplitude du mouvement faisait plutôt l'objet d'un contrôle intermittent qui prendrait place entre la pointe de décélération et la fin du mouvement. Cette interprétation est supportée par des études de sauts de cibles et de sauts de curseurs.

Tout d'abord, lorsqu'un saut de cible prend place à l'amorce du mouvement et qu'il nécessite une modification de la direction du mouvement, il a été observé que les corrections qui lui sont associées prennent place durant la phase d'accélération du mouvement (Prablanc et Martin 1992; Turrell, Bard, Fleury, Teasdale et Martin 1998). Les études de sauts de curseurs montrent quant à elles que le temps requis pour implémenter les corrections nécessaires pour ramener le curseur vers la cible est indépendant du moment auquel ce saut prend place durant le mouvement (Saunders et Knill 2003, 2005) ou de la région de la rétine sur laquelle l'information est perçue (vision périphérique vs. centrale (Proteau, Roujoula et Messier 2009). Prises ensembles, nos données et ces observations concordent et suggèrent un contrôle (monitoring) constant de la direction du mouvement (Saunders et Knill 2003; Proteau et al. 2009; Brière et Proteau 2011).

Dans une récente étude de Sarlegna et ses collègues (Sarlegna et al. 2003), les participants devaient effectuer des mouvements de pointage vers une cible visuelle. Hormis les essais contrôlés, deux types de perturbations pouvaient prendre place durant la saccade oculaire dirigée vers la cible (soit avant l'amorce du mouvement) : un saut de cible ou un décalage entre la position réelle de la main et une diode électroluminescente représentant visuellement la position de cette dernière (similaire à un saut de curseur). Ces perturbations avaient pour effet d'allonger ou de réduire l'amplitude du mouvement. Les auteurs ont observé que pour réduire les effets de la perturbation, les participants avaient modulé le temps de mouvement. Plus précisément, lorsque l'amplitude du mouvement était réduite, le temps de mouvement était lui aussi réduit et vice-versa. Contrairement à ce qui est observé pour les sauts de cible et de curseur en direction, la modulation prenait place relativement tard dans le mouvement, soit durant la phase de décélération (Sarlegna et al. 2003). Cette observation concorde avec les nôtres et supporte l'interprétation selon laquelle l'amplitude

du mouvement est sous un contrôle intermittent qui prend place relativement tard dans le mouvement, soit durant la phase de décélération.

Bien que plusieurs types d'évidences supportent l'hypothèse d'un contrôle indépendant de la direction et l'amplitude du mouvement (Georgopoulos, Schwartz et Kettner 1986; Riehle et Requin 1989; Gordon, Ghilardi et Ghez 1994; Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2005), l'hypothèse demeure néanmoins controversée (Sainburg, Lateiner, Latash et Bagesteiro 2003). En effet, des études neurophysiologiques ont montré que l'activité d'une certaine classe de neurones du cortex pré-moteur dorsal était modulée par l'amplitude et la direction du mouvement (Fu, Suarez et Ebner 1993; Fu, Flament, Coltz et Ebner 1995; Messier et Kalaska 2000). Ceci suggère une possible interrelation entre ces deux composantes du mouvement, à tout le moins pour certains niveaux du traitement de l'information. Ces données neurophysiologiques sont supportées par les résultats d'une étude récente de Sarlegna et Blouin (2010). Dans cette étude, les auteurs ont utilisé deux tâches différentes. Pour une tâche de pointage, le participant devait contrôler la direction et l'amplitude de ses mouvements alors que pour une tâche de « balayage », le mouvement devait simplement traverser la cible, sans devoir s'y arrêter; seule un contrôle directionnel était nécessaire. Pour évaluer l'effet du contrôle de l'amplitude sur celui de la direction, les auteurs ont introduit un saut de curseur modifiant la direction du mouvement. Ils ont montré que le fait de contrôler l'amplitude et la direction du mouvement réduisait l'efficacité de la correction pour le saut directionnel du curseur comparativement à la tâche de balayage. Ces données suggèrent une interaction possible entre les processus de contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement. Sur la base de nos données et des observations de Sarlegna et Blouin (2010), nous suggérons la présence de stratégies de contrôle distinctes, mais non-indépendantes pour la direction et l'amplitude du mouvement.

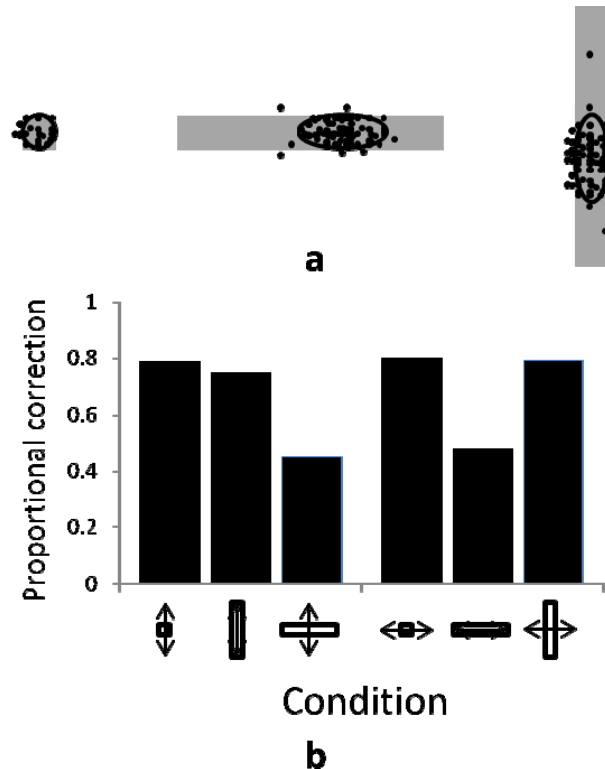


Figure 1. (a) Distributions (2 déviations standard) de la position finale du curseur pour chacune des trois cibles lors des essais non-perturbés (participant représentatif). (b) Grandeur moyenne des corrections de la perturbation de 1cm du curseur pour les trois cibles. Les perturbations parallèles à l'axe défini par la position de départ et la cible sont représentées par les flèches verticales; les perturbations perpendiculaires à cet axe sont représentées par les flèches horizontales (Reproduit de Knill et al. 2011).

La présence de stratégies distinctes reflète la capacité du SNC à s'adapter en fonction des demandes et des caractéristiques de la tâche (Liu et Todorov 2007; Sarlegna et Blouin 2010; Knill, Bondada et Chhabra 2011). De récents modèles d'optimisation du contrôle du mouvement suggèrent que le SNC tend à diminuer la variance sur les dimensions les plus pertinentes à la tâche aux dépens d'une augmentation de la variance sur les dimensions les moins pertinentes (Liu et Todorov 2007). Un bon exemple pour

illustrer ce type de contrôle du mouvement provient d'une récente étude de Knill et al. (2011). Dans cette étude, une cible et un curseur représentant la position de la main étaient présentés aux participants sur à un montage virtuel aligné. Pour le tiers des essais, la position du curseur relative à la main était déplacée de plus ou moins 1 cm dans la direction du mouvement ou perpendiculaire à celle-ci, alors que le curseur se déplaçait derrière un « masque ». De plus, trois différentes cibles pouvaient être présentées aux participants : une cible de forme carrée (1 cm x 1cm) ou une cible rectangulaire verticale ou horizontale (1 cm x 6 cm). La cible rectangulaire verticale était orientée perpendiculairement à l'axe défini par la position de départ et la cible alors que la cible horizontale était orientée avec cet axe. Tel qu'illustré sur la figure 1 (panneau a), la distribution de la position finale des mouvements était alignée avec la portion la plus étroite de la cible. Qui plus est, lorsqu'une perturbation prenait place, l'amplitude de la correction lui étant associée était pratiquement deux fois plus importante lorsque la perturbation prenait place sur la dimension la plus étroite de la cible (panneau b de la figure 1). Prises ensemble, ces deux observations coïncident et suggèrent que le SNC ajuste ses paramètres de contrôles en fonction des demandes de la tâche.

Pourquoi le SNC favoriserait un contrôle plus « rigoureux » de la direction au détriment de l'amplitude du mouvement alors que les deux composantes du mouvement sont importantes pour la tâche utilisée dans nos travaux? Les données recueillies dans la présente thèse ne permettent pas de répondre à cette question. Il est possible que l'économie d'énergie (Flash et Hogan 1985; Uno, Kawato et Suzuki 1989; Lyons, Hansen, Hurdling et Elliott 2006) puisse avoir été l'un des critères utilisé par le SNC pour optimiser le contrôle des deux dimensions du mouvement : un mouvement amorcé dans la mauvaise direction entraîne presque assurément une modification de l'organisation inter-segmentaire des articulations du bras afin d'être corrigé, plus particulièrement si l'erreur a eu le temps de se manifester. Le système doit alors changer les moments de force des différentes articulations afin de réaligner le mouvement dans la bonne direction. Ce genre de modulation est susceptible d'engendrer une dépense énergétique importante comparativement à une simple modulation du temps de mouvement, qui est généralement

rapportée sur l'amplitude du mouvement (Gordon, Ghilardi, Cooper, et al. 1994; Sarlegna et al. 2003; Mackrout et Proteau 2007).

2.2 Différente contribution de la vision et de la proprioception

Une autre observation suggérant des différences importantes au niveau du contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement provient de la comparaison entre les conditions pour lesquelles la vision de l'effecteur était ou n'était pas disponible durant l'exécution du mouvement. Dans nos trois articles, les résultats de cette comparaison ont montré que la vision permettait un contrôle plus précis et moins variable que lorsque la vision n'était pas permise en cours de mouvement (Prablanc, Echallier, Jeannerod, et al. 1979; Zelaznik, Hawkins et Kisselburgh 1983; Hay et Beaubaton 1986; Elliott 1988; Proteau, Marteniuk et Levesque 1992; Proteau et Isabelle 2002; Khan et al. 2003; Proteau 2005). Nous avons aussi observé qu'une modulation prenait place tant sur la direction que sur l'amplitude du mouvement lorsque la vision était disponible en cours de mouvement, alors que dans les conditions de non-vision et de cible-seulement, des évidences de modulation étaient surtout observées sur l'amplitude du mouvement.

Il a préalablement été montré que l'information visuelle relative à la position de l'effecteur sur la base de départ est plus importante que la proprioception pour planifier la direction (Sainburg et al. 2003) et l'amplitude du mouvement (Bagesteiro, Sarlegna et Sainburg 2006). Toutefois, comme dans la présente thèse il a été observé que la proprioception pouvait être utilisée pour moduler l'amplitude du mouvement (Bagesteiro et al. 2006; Reichenbach, Thielscher, Peer, Bulthoff et Bresciani 2009). Sur la base de ces observations, nous avons donc suggéré dans l'article 1 que le SNC peut efficacement passer d'une planification basée en grande partie sur le traitement de l'information visuelle à un contrôle basé sur le traitement de la proprioception/FB interne pour la composante de l'amplitude du mouvement. Cependant, tel ne serait pas le cas pour ce qui est du contrôle de la direction du mouvement.

Dans une récente étude de Lateiner et Sainburg (2003), les participants devaient effectuer des mouvements d'atteinte manuelle dans un contexte virtuel aligné. Pour la plupart des essais, la position du curseur correspondait à la position réelle de la main. Toutefois, pour un petit nombre d'essais, la position visuelle du curseur était déplacée relativement à la position réelle de la main à l'amorce du mouvement. La vision du curseur était retirée à l'initiation du mouvement. Les résultats ont montré que la direction initiale du mouvement variait systématiquement avec le vecteur défini par le curseur et la cible, indiquant par le fait même que l'information visuelle prédominait sur l'information proprioceptive pour définir la direction du mouvement. Qui plus est, comme la direction du mouvement à l'atteinte de la pointe de vitesse expliquait 84 % de la variance observée à la fin du mouvement, ceci suggérait que la proprioception n'avait pas été utilisée pour moduler en ligne la direction du mouvement. L'absence de modulation sur la direction du mouvement rapportée dans les études de la présente thèse et les données de l'étude de Lateiner et Sainburg (2003) suggèrent que pour la direction du mouvement, il est difficile de passer d'une planification basée sur le traitement de l'information visuelle à un contrôle basé sur le traitement de la proprioception/FB interne.

Cette contribution spécifique de la vision et de la proprioception au contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement pourrait refléter la précision de ces sens pour localiser la main dans l'espace. À cet effet, lors d'une tâche de localisation, van Beers et al. (1998) ont montré que la proprioception était moins variable sur l'azimut (ce que nous définissons comme l'amplitude) que sur la direction. van Beers et ses collègues ont aussi rapporté une plus grande précision du sens visuel comparativement au sens proprioceptif pour la localisation de la main (van Beers et al. 1998). Pris ensemble, les résultats de la présente thèse et ceux de van Beers et al. (1998) suggèrent que le sens proprioceptif soit assez précis pour détecter et éventuellement corriger des erreurs sur l'amplitude, mais non sur la direction du mouvement; la vision aurait quant à elle une résolution suffisante pour détecter et corriger les erreurs prenant place sur la direction et l'amplitude du mouvement.

Section 3. Applications pratiques et perspectives relatives aux données recueillies dans la présente thèse

Certes, il est intéressant de mieux comprendre comment le SNC planifie et contrôle les mouvements d'atteinte manuelle dans différents contextes. Toutefois, le lecteur est en droit de se demander quel est l'impact de nos travaux à plus large échelle. Dans cette section, nous nous attarderons donc à l'application de nos observations aux domaines de la recherche en contrôle du mouvement, aux domaines de la chirurgie assistée par vidéo et à la réadaptation physique réalisée en contexte de réalité virtuelle ainsi qu'aux perspectives de recherche qui s'y rattachent.

Les travaux présentés dans cette thèse ont permis de consolider nos connaissances relatives à la planification et au contrôle des mouvements d'atteinte manuelle. Entre autres, ils ont permis de mettre en évidence que ces mécanismes sont fortement influencés par l'orientation de l'écran sur lequel l'information visuelle est représentée. Dans un contexte non-aligné, des transformations sensorimotrices supplémentaires sont présumément nécessaires (Messier et Kalaska 1997; Bédard et Proteau 2005). Nous avons aussi rapporté que dans ce contexte, l'importance accordée au feedback visuel est significativement plus important que dans une condition naturelle. Ces observations suggèrent que le SNC ne traite pas l'information sensorielle de la même manière dans cette condition comparativement à une condition naturelle (voir aussi, Jarvelainen, Schurmann, Avikainen et Hari 2001; Perani et al. 2001). Par conséquent, il est possible que les conclusions tirées d'études utilisant des montages non-alignés (par exemple, Gordon, Ghilardi et Ghez 1994; Mackrout et Proteau 2007) ne puissent pas être généralisées intégralement aux mouvements réalisés en contextes naturels. De plus, bien que les travaux de la présente thèse aient permis de mieux comprendre les effets de l'utilisation d'un contexte virtuel sur les processus de planification et de contrôle du mouvement, il n'en demeure pas moins que plusieurs zones floues restent à explorer.

En particulier, peu d'étude d'imagerie cérébrale d'enregistrements encéphalographiques ou neuronaux (chez le primate) ont été réalisées pour comprendre

l'impact d'une représentation virtuelle sur l'activation des différentes aires corticales. Nous croyons que ce type de recherche constitue une avenue intéressante pour améliorer notre compréhension de la plasticité du SNC face aux différents contextes auxquels il doit faire face à tous les jours. Le paradigme expérimental proposé dans l'article 2, à l'intérieur duquel différents contextes naturels et virtuels sont comparés, pourrait s'avérer un outil fort pertinent pour ce type de recherche.

Aussi, les mécanismes d'adaptation prenant place en contexte virtuel sont mal connus. Deux études se sont penchées sur la question grâce à un protocole de perturbation prismatique. Une première est l'étude de Clower et Boussaoud (2000). Dans cette étude, les participants devaient effectuer des mouvements d'atteinte manuelle alors qu'un prisme déplaçait le champ visuel de 10 degrés sur la droite. Les participants étaient divisés en 2 groupes : un groupe avec feedback actuel dans lequel le curseur était vu sur le bout du doigt (similaire à notre condition naturelle) et un groupe de feedback virtuel pour qui seul le curseur était visible. Les participants des deux groupes ont réussi à corriger leur mouvement pour le déplacement causé par le prisme durant la phase d'exposition. Toutefois, lors du retrait de la perturbation visuelle, des effets consécutifs (pointage dans la direction opposée à la perturbation, i.e., aftereffects) étaient observés uniquement pour la condition actuelle. Les auteurs ont conclu qu'un mécanisme de recalibration perceptuelle prenait place en condition actuelle alors qu'un mécanisme d'acquisition d'habiletés visuomotrices était mis en place durant la tâche virtuelle. Des résultats similaires ont aussi été observés par Norris et al. (2001). Toutefois, plutôt que d'expliquer la différence de résultats entre la tâche naturelle et les tâches virtuelles par la présence de mécanismes distincts, les auteurs ont plutôt suggéré qu'un seul mécanisme était mis en place. Différents niveaux d'effets consécutifs étaient notés parce que l'importance accordée à l'information visuelle était plus grande dans une condition naturelle que dans une condition virtuelle. Or, nos résultats montrent clairement que c'est plutôt l'inverse qui se produit, ce qui jette un doute quant à la validité de l'interprétation de Norris et al. (2001). Une perspective de recherche intéressante serait de réconcilier les conclusions de ces deux études. Un pas dans cette direction a déjà été fait, puisque nous avons récemment fait une expérience à ce sujet.

Une meilleure compréhension des processus de planification, de contrôle et d'adaptation du mouvement impliqués en contexte virtuel est cruciale pour guider les cliniciens et thérapeutes qui font usage de cette technologie à titre d'outils de réadaptation. Par exemple, les données des travaux de Norris et al. (2001) suggèrent que les apprentissages faits en contexte virtuel transfèrent peu au contexte réel, alors que les apprentissages faits en contexte réel transfèrent de manière importante au contexte virtuel. Ces données suggèrent donc un rôle important du contexte sur le transfert des acquis. Étant donné la démocratisation de l'accès aux environnements virtuels et semi-virtuels (e.g. la microsoft kinect®, Nintendo Wii), un certain engouement s'est développé quant à leur utilisation pour la réadaptation physique (Deutsch, Borbely, Filler, Huhn et Guarrera-Bowlby 2008; Leder et al. 2008; Gil-Gomez, Lozano, Alcañiz et Perez 2009). Les futurs travaux de recherche devront répondre, entre autres, aux questions suivantes : est-ce que les apprentissages faits dans un contexte virtuel peuvent se généraliser au contexte de la vie quotidienne? Est-ce qu'ils sont maintenus aussi longtemps que les apprentissages faits en contexte naturel? Un des aspects de l'étude de Norris et al. (2001) permet de croire qu'il soit possible d'optimiser les apprentissages et favoriser leur transfert au contexte réel. En effet, Norris et al. (2001) ont montré que la grandeur des effets consécutifs, prenant place suite au retrait de la perturbation, et le transfert de ces effets d'une condition à l'autre étaient fonction du degré de « réalisme » du contexte. En effet, les effets consécutifs et leur transfert à d'autres contextes était maximal dans le contexte naturel, intermédiaires dans un contexte virtuel pour lequel une image vidéo de la main en mouvement était représentée sur l'écran d'ordinateur et finalement, minimaux dans un contexte virtuel pour lequel un curseur représentait la main à l'écran d'ordinateur. Dans le même ordre d'idée, les données de l'article 2 suggèrent que plus le degré de réalisme d'un contexte virtuel est élevé (aligné v. non-aligné), plus les processus de traitement de l'information se rapproche de ce qui est généralement observé en contexte naturel. Dans un environnement virtuel pour lequel le degré de réalisme est augmenté (vs. un simple curseur), il semble que certains apprentissages puissent être maintenus et généralisables (Merians, Poizner, Boian, Burdea

et Adamovich 2006) bien que des résultats contradictoires aient été rapportés (Edmans et al. 2006).

Finalement, un autre champ d'application des présentes données est le domaine de la chirurgie assistée par vidéo. Les « scopies » (laparo, endo, ...) ont pour avantage d'être minimalement invasives, ce qui réduit la durée de la chirurgie, les risques d'infection et le temps de rémission du patient. Toutefois, comme nous l'avons vu dans le présent ouvrage, la présentation de l'information visuelle sur un plan différent du plan de travail impose au SNC des limitations qui sont difficiles à outrepasser. En effet, nous avons montré qu'une grande quantité de pratique (plus de 288 essais dirigés vers une seule cible), et plus important encore que la présence d'information visuelle dynamique ne permettait pas d'éliminer les effets néfastes du montage virtuel sur la performance des participants (pour une tâche somme toute assez simple si on compare à une chirurgie). Ces données impliquent que l'optimisation de la performance passe par une meilleure organisation du montage vidéo plutôt que par la pratique prolongée de la tâche. À cet effet, plusieurs groupes de recherche s'intéressent aux effets de l'orientation de l'écran sur la performance des chirurgiens (MacKenzie, Graham, Cao et Lomax 1999; Payandeh, Lomax, Dill, Mackenzie et Cao 2002; Matern, Faist, Kehl, Giebmeyer et Buess 2005; Omar, Wade, Brown et Cuschieri 2005). À cet effet, une récente étude de Zeng et al. (2003) corrobore nos observations et suggère qu'un montage aligné tel qu'utilisé dans la présente thèse constitue une approche plus appropriée qu'un écran vertical pour optimiser la performance des chirurgiens. Des résultats similaires ont été rapportés pour des études s'intéressant à l'orientation de la caméra (distincte de l'orientation de l'écran) (Haveran et al. 2007). Finalement, il est important de garder en tête les facteurs d'ergonomie. En effet, les travaux menés dans ce domaine évaluent fréquemment les effets de la fatigue musculaire sur la performance des chirurgiens (Uhrich, Underwood, Standeven, Soper et Engsberg 2002; pour une revue voir van Det, Meijerink, Hoff, Totté et Pierie 2009). Toutefois, nous n'avons pas répertorié d'étude mettant en relation les effets de l'orientation de l'écran sur le SNC et sur la fatigue musculaire. Par conséquent, nous croyons que des études mettant en relation les facteurs d'ergonomie, d'orientation de l'écran et d'orientation de la caméra

constitueraient une avenue intéressante pour la recherche en contrôle du mouvement. Ces études devraient aussi tenter de mettre plus clairement en évidence les effets de la pratique sur la performance du chirurgien. Ces études sont nécessaires afin d'optimiser les montages chirurgicaux dans le but de réduire la durée des chirurgies ainsi que les coûts engendrés par des erreurs médicales et une plus longue convalescence du patient.

Conclusions

Nous avons vu dans la présente thèse que l'utilisation de contextes virtuels (aligné ou non) introduisait des erreurs non-négligeables dans la performance des participants. Nous avons aussi montré que le traitement de l'information s'effectuait de manière différente selon que le montage est aligné ou non, ou encore naturel. Entre autres, le montage non-aligné impose des transformations sensorimotrices supplémentaires et accroît le poids accordé à la vision pour le contrôle et la planification du mouvement. Ces différences sont susceptibles d'avoir des implications importantes dans plusieurs domaines, tels que la réadaptation physique ou encore les chirurgies assistées par vidéo.

Nous avons aussi souligné l'interrelation qui existe entre les processus de planification et de contrôle du mouvement. Entre autres, nous avons montré que l'information disponible avant l'amorce du mouvement déterminait largement l'efficacité des processus de contrôle en ligne des mouvements de pointage. Nous avons suggéré que nos résultats reflétaient l'implication de boucles de feedback internes (le modèle en proaction) qui prennent en compte tant l'information efférente (la copie de la commande motrice par exemple) que l'information sensorielle afférente (vision et proprioception) pour le contrôle en ligne des mouvements d'atteinte manuelle.

Finalement, nous avons rapporté des différences systématiques en ce qui à trait au contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement d'atteinte manuelle, supportant du même coup l'idée que le mouvement est planifié et contrôlé sous la forme d'un vecteur. Plus spécifiquement, nous avons suggéré la présence de stratégies distinctes pour le contrôle de la direction et de l'amplitude du mouvement : un contrôle constant et rigoureux de la direction et un contrôle intermittent de l'amplitude du mouvement. Cependant, dans le contexte théorique actuel, nous suggérons que bien que distinctes, ces stratégies soient néanmoins inter-reliées.

Bibliographie

- Bagesteiro LB, Sarlegna FR, Sainburg RL. (2006). Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res*, 171(3), 358-370.
- Bédard P, Proteau L. (2001). On the role of static and dynamic visual afferent information in goal-directed aiming movements. *Exp Brain Res*, 138(4), 419-431.
- Bédard P, Proteau L. (2005). Movement planning of video and of manual aiming movements. *Spat Vis*, 18(3), 275-296.
- Bo J, Contreras-Vidal JL, Kagerer FA, Clark JE. (2006). Effects of increased complexity of visuo-motor transformations on children's arm movements. *Hum Mov Sci*, 25(4-5), 553-567.
- Bock O, Arnold K. (1993). Error accumulation and error correction in sequential pointing movements. *Exp Brain Res*, 95(1), 111-117.
- Bourdin C, Bringoux L, Gauthier GM, Vercher JL. (2006). Vision of the hand prior to movement onset allows full motor adaptation to a multi-force environment. *Brain Res Bull*, 71(1-3), 101-110.
- Brière J, Proteau L. (2011). Automatic movement error detection and correction processes in reaching movements. *Exp Brain Res*, 208(1), 39-50.
- Clower DM, Boussaoud D. (2000). Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *J Neurophysiol*, 84(5), 2703-2708.
- Desmurget M, Grafton ST. (2003). Feedback or feedforward control: End of a dichotomy. In S. H. Johnson-Frey (Ed.), *Taking action: Cognitive neuroscience perspectives on intentional acts* (pp. 289-338). Cambridge: MIT press.
- Desmurget M, Jordan M, Prablanc C, Jeannerod M. (1997). Constrained and unconstrained movements involve different control strategies. *J Neurophysiol*, 77(3), 1644-1650.
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C. (1997). Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res*, 115(1), 180-186.

- Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod M. (1995). Representation of hand position prior to movement and motor variability. *Can J Physiol Pharmacol*, 73(2), 262-272.
- Deutsch JE, Borbely M, Filler J, Huhn K, Guarrera-Bowlby P. (2008). Use of a low-cost, commercially available gaming console (Wii) for rehabilitation of an adolescent with cerebral palsy. *Physical Therapy*, 88(10), 1196.
- Edmans JA, Gladman JR, Cobb S, Sunderland A, Pridmore T, Hilton D, . (2006). Validity of a virtual environment for stroke rehabilitation. *Stroke; a journal of cerebral circulation*, 37(11), 2770-2775.
- Elliott D. (1988). The influence of visual target and limb information on manual aiming. [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *Can J Psychol*, 42(1), 57-68.
- Fitts PM. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol*, 47(6), 381-391.
- Flash T, Hogan N. (1985). The coordination of arm movements: an experimentally confirmed mathematical model. *J Neurosci*, 5(7), 1688.
- Fu QG, Flament D, Coltz JD, Ebner TJ. (1995). Temporal encoding of movement kinematics in the discharge of primate primary motor and premotor neurons. *J Neurophysiol*, 73(2), 836.
- Fu QG, Suarez JI, Ebner TJ. (1993). Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys. *J Neurophysiol*, 70(5), 2097.
- Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE. (1986). Neuronal population coding of movement direction. *Science (New York, N.Y.)*, 233(4771), 1416.
- Gil-Gomez JA, Lozano JA, Alcañiz M, Perez SA. (2009). *Nintendo Wii Balance board for balance disorders*.
- Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, Ghez C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res*, 99(1), 112-130.

- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res*, 99(1), 97-111.
- Graham ED, MacKenzie CL. (1996). *Physical versus virtual pointing*. Paper presented at the Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems: common ground.
- Graziano MS, Cooke DF, Taylor CS. (2000). Coding the location of the arm by sight. *Science (New York, N.Y)*, 290(5497), 1782-1786.
- Haveran LA, Novitsky YW, Czerniach DR, Kaban GK, Taylor M, Gallagher-Dorval K, . (2007). Optimizing laparoscopic task efficiency: the role of camera and monitor positions. *Surgical Endoscopy*, 21(6), 980-984.
- Hay L, Beaubaton D. (1986). Visual correction of a rapid goal-directed response. *Percept Mot Skills*, 62(1), 51-57.
- Jarvelainen J, Schurmann M, Avikainen S, Hari R. (2001). Stronger reactivity of the human primary motor cortex during observation of live rather than video motor acts. *Neuroreport*, 12(16), 3493-3495.
- Khan MA, Lawrence GP, Fourkas A, Franks IM, Elliott D, Pembroke S. (2003). Online versus offline processing of visual feedback in the control of movement amplitude. *Acta Psychol*, 113(1), 83-97.
- Knill DC, Bondada A, Chhabra M. (2011). Flexible, task-dependent use of sensory feedback to control hand movements. *J Neurosci*, 31(4), 1219-1237.
- Lateiner JE, Sainburg RL. (2003). Differential contributions of vision and proprioception to movement accuracy. *Exp Brain Res*, 151(4), 446-454.
- Leder RS, Azcarate G, Savage R, Savage S, Sucar LE, Reinkensmeyer D, . (2008). *Nintendo Wii remote for computer simulated arm and wrist therapy in stroke survivors with upper extremity hemiparesis*.
- Lhuisset L, Proteau L. (2004). Planning and control of straight-ahead and angled planar movements in adults and young children. *Can J Exp Psychol*, 58(4), 245-258.
- Liu D, Todorov E. (2007). Evidence for the flexible sensorimotor strategies predicted by optimal feedback control. *J Neurosci*, 27(35), 9354-9368.

- Lyons J, Hansen S, Hurding S, Elliott D. (2006). Optimizing rapid aiming behaviour: Movement kinematics depend on the cost of corrective modifications. *Exp Brain Res*, 174(1), 95-100.
- MacKenzie CL, Graham ED, Cao CG, Lomax AJ. (1999). Virtual hand laboratory meets endoscopic surgery. *Stud Health Technol Inform*, 62, 212-218.
- Mackrout I, Proteau L. (2007). Specificity of practice results from differences in movement planning strategies. *Exp Brain Res*, 183(2), 181-193.
- Mandryk R, MacKenzie C. (1999). *Superimposing display space on workspace in the context of endoscopic surgery*. Paper presented at the Conference on Human Factors in Computing Systems, Pittsburgh, Pennsylvania
- Matern U, Faist M, Kehl K, Giebmeier C, Buess G. (2005). Monitor position in laparoscopic surgery. *Surg Endosc*, 19(3), 436-440.
- Merians AS, Poizner H, Boian R, Burdea G, Adamovich S. (2006). Sensorimotor training in a virtual reality environment: does it improve functional recovery poststroke? *Neurorehabilitation and neural repair*, 20(2), 252-267.
- Messier J, Kalaska JF. (1997). Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements. *Exp Brain Res*, 115(3), 469-478.
- Messier J, Kalaska JF. (2000). Covariation of primate dorsal premotor cell activity with direction and amplitude during a memorized-delay reaching task. *J Neurophysiol*, 84(1), 152.
- Norris SA, Greger BE, Martin TA, Thach WT. (2001). Prism adaptation of reaching is dependent on the type of visual feedback of hand and target position. *Brain Res*, 905(1-2), 207-219.
- Omar AM, Wade NJ, Brown SI, Cuschieri A. (2005). Assessing the benefits of “gaze-down” display location in complex tasks. *Surg Endosc*, 19(1), 105-108.
- Payandeh S, Lomax AJ, Dill J, Mackenzie CL, Cao CG. (2002). On defining metrics for assessing laparoscopic surgical skills in a virtual training environment. *Stud Health Technol Inform*, 85, 334-340.

- Perani D, Fazio F, Borghese NA, Tettamanti M, Ferrari S, Decety J, . (2001). Different brain correlates for watching real and virtual hand actions. *Neuroimage*, 14(3), 749-758.
- Prablanc C, Echallier JE, Jeannerod M, Komilis E. (1979). 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*, 35(3), 183-187.
- Prablanc C, Echallier JF, Komilis E, Jeannerod M. (1979). 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*, 35(2), 113-124.
- Prablanc C, Martin O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol*, 67(2), 455-469.
- Proteau L. (2005). Visual afferent information dominates other sources of afferent information during mixed practice of a video-aiming task. *Exp Brain Res*, 161(4), 441-456.
- Proteau L, Isabelle G. (2002). On the role of visual afferent information for the control of aiming movements toward targets of different sizes. *J Motor Behav*, 34(4), 367-384.
- Proteau L, Marteniuk RG, Levesque L. (1992). A sensorimotor basis for motor learning: evidence indicating specificity of practice. *Q J Exp Psychol A*, 44(3), 557-575.
- Proteau L, Roujoula A, Messier J. (2009). Evidence for continuous processing of visual information in a manual video-aiming task. *J Motor Behav*, 41(3), 219-231.
- Reichenbach A, Thielscher A, Peer A, Bulthoff HH, Bresciani JP. (2009). Seeing the hand while reaching speeds up on-line responses to a sudden change in target position. *J Physiol*, 587(Pt 19), 4605-4616.
- Riehle A, Requin J. (1989). Monkey primary motor and premotor cortex: single-cell activity related to prior information about direction and extent of an intended movement. *J Neurophysiol*, 61(3), 534.

- Robin C, Toussaint L, Blandin Y, Proteau L. (2005). Specificity of learning in a video-aiming task: modifying the salience of dynamic visual cues. *J Motor Behav*, 37(5), 367-376.
- Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C. (1995). Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *Journal of Neurophysiology*, 74(1), 457-463.
- Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB. (2003). Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol*, 89(1), 401-415.
- Sarlegna FR, Blouin J. (2010). Visual guidance of arm reaching: online adjustments of movement direction are impaired by amplitude control. *J Vis*, 10(5), 24.
- Sarlegna FR, 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(4), 524-535.
- Saunders JA, Knill DC. (2003). Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Exp Brain Res*, 152(3), 341-352.
- 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(4), 458-473.
- Schmidt RA, Zelaznik HZ, Hawkins B, Frank JS, Quinn JT. (1979). Motor-output variability: a theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol Rev*, 47(5), 415-451.
- Sober SJ, Sabes PN. (2003). Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci*, 23(18), 6982-6992.
- Sober SJ, Sabes PN. (2005). Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci*, 8(4), 490-497.
- Trempe M, Proteau L. (2008). Straight ahead acts as a reference for visuomotor adaptation. *Exp Brain Res*, 189(1), 11-21.
- Turrell Y, Bard C, Fleury M, Teasdale N, Martin O. (1998). Corrective loops involved in fast aiming movements: effect of task and environment. *Experimental Brain Research*, 120(1), 41-51.

- Uhrich M, Underwood R, Standeven J, Soper N, Engsberg J. (2002). Assessment of fatigue, monitor placement, and surgical experience during simulated laparoscopic surgery. *Surg Endosc*, 16(4), 635-639.
- Uno Y, Kawato M, Suzuki R. (1989). Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. Minimum torque-change model. *Biol Cybern*, 61(2), 89-101.
- van Beers RJ, Sittig AC, van der Gon JJD. (1998). The precision of proprioceptive position sense. *Exp Brain Res*, 122(4), 367-377.
- van Det M, Meijerink W, Hoff C, Totté E, Pierie J. (2009). Optimal ergonomics for laparoscopic surgery in minimally invasive surgery suites: a review and guidelines. *Surg Endosc*, 23(6), 1279-1285.
- Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, Viviani P. (1998). Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. *J Neurophysiol*, 79(6), 3290-3294.
- Zelaznik HZ, Hawkins B, Kisselburgh L. (1983). Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J Mot Behav*, 15(3), 217-236.
- Zheng B, Janmohamed Z, MacKenzie CL. (2003). Reaction times and the decision-making process in endoscopic surgery. *Surg Endosc*, 17(9), 1475-1480.

