

Stimulations spécifiques pour la rééducation de déficits moteurs : biomécanique et modélisation

Damien Laurent

▶ **To cite this version:**

Damien Laurent. Stimulations spécifiques pour la rééducation de déficits moteurs : biomécanique et modélisation. Médecine humaine et pathologie. Université Claude Bernard - Lyon I, 2011. Français. NNT : 2011LYO10266 . tel-00661466v2

HAL Id: tel-00661466

https://theses.hal.science/tel-00661466v2

Submitted on 6 May 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Claude Bernard Lyon 1

N° attribué par la bibliothèque

THÈSE

en vue de l'obtention du diplôme de

Docteur de l'Université Claude Bernard

Spécialité : **Neurosciences**

préparée au laboratoire **Centre de Recherche en Neuroscience de Lyon**

dans le cadre de l'École Doctorale **Neurosciences et Cognition (ED 476)**

présentée et soutenue publiquement
par

Damien LAURENT

le 19 Décembre 2011

Titre:

Stimulations spécifiques pour la rééducation de déficits moteurs: biomécanique et modélisation

Directeur de thèse: **Claude PRABLANC**
Co-directeur de thèse: **Laurence CHEZE**

Jury

M. Yves ROSSETTI,	Président du jury
M. Jean-Louis VERCHER,	Rapporteur
M. Benoît BARDY,	Rapporteur
M. Jean-Pierre Orliaguet,	Examinateur
Mme. Anne-Emmanuelle PRIOT,	Examinateur
M. Claude PRABLANC,	Directeur de thèse
Mme. Laurence CHEZE,	Co-directeur de thèse

Remerciements

En tout premier lieu, je tiens à remercier Claude PRABLANC, qui est à l'origine de ce projet de recherche, et qui m'a encadré tout au long de ces quatres années. Je remercie également Laurence CHEZE, dont la collaboration m'a été indispensable. Je remercie Olivier SILLAN et Frédéric VOLLAND, qui ont beaucoup participé aux aspects techniques des expérimentations. Merci à Michelle SOULIER et Serge TERRONNES qui m'ont permis de travailler dans de bonnes conditions au sein du laboratoire. Je remercie l'ensemble des personnes de l'équipe ImpAct, et notamment Denis PELISSON pour son soutien. Je remercie Jean-Louis VERCHER et Benoît BARDY pour avoir accepté le travail de rapporteur, ainsi que Jean-Pierre ORLIAGUET, Anne-Emmanuelle PRIOT et Yves ROSSETTI pour leur participation au jury. Enfin, je remercie Camille, pour tout le reste.

Cette thèse a été préparée au sein de l'équipe ImpAct
du Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon.

Equipe ImpAct INSERM U1028
16, avenue du doyen Lépine
69 500 BRON

Résumé

Les paradigmes expérimentaux d'adaptation motrice constituent un vivier d'où émergent parfois de nouvelles idées de thérapies contre les déficits moteurs. Lorsqu'une compétence adaptative du système sensorimoteur est nouvellement mise à jour, on peut espérer que sa contribution pourrait aider à solliciter les compétences d'adaptation rémanentes de patients. Notre travail de thèse s'inscrit dans cette logique, en s'attachant à comprendre les mécanismes mis en jeu par le phénomène d'adaptation décrit par [Magescas 2006a], au moyen d'outils de modélisation biomécanique, et en proposant des protocoles destinés à son étude sur des patients atteints de déficits moteurs. Le premier chapitre, qui a fait l'objet d'une publication ([Laurent 2011a]), visait à montrer que le paradigme de [Magescas 2006a] induisait peu ou pas d'effets sensoriels. Ce point était important pour circonscrire au maximum le paradigme étudié. Ainsi, nous pouvions être sûrs de disposer d'un paradigme n'impliquant que la phase de génération des commandes motrices. Dans le deuxième chapitre, publié également ([Laurent 2011b]), nous nous intéressons au processus exact de généralisation de l'adaptation au niveau d'une seule articulation, celle du coude. En accord avec l'hypothèse d'un codage vectoriel du mouvement dans l'espace articulaire, nos résultats nous permettent d'avancer l'idée que le paradigme étudié induisait une modification spécifique du gain moteur pour le groupe de muscles extenseurs du coude. Cette expérience nous a permis de se donner un modèle de généralisation de l'adaptation, basé sur la modification des gains moteurs de la chaîne articulaire du membre supérieur. Le troisième chapitre présente le développement de méthodes d'enregistrement de la chaîne articulaire du membre supérieur. Partant d'une modélisation complète de cette chaîne articulaire, nous montrons que celle-ci peut être simplifiée, pour obtenir des premiers résultats prometteurs dans le cadre de l'analyse de phénomènes adaptatifs. Cette méthodologie a notamment permis une comparaison précise entre des hypothèses de généralisation de l'adaptation dans l'espace des tâches et dans l'espace articulaire. Dans un quatrième chapitre, suivant une démarche exploratoire, nous avons imaginé deux protocoles de transposition de l'expérience de [Magescas 2006a], afin d'élargir nos possibilités pour une future étude sur des patients ayant un déficit moteur. Le premier protocole consistait à provoquer l'adaptation d'une tâche de saisie à la place d'une tâche de pointage. Le second protocole proposait à la fois une nouvelle tâche, celle de lever un objet, et une nouvelle perturbation, la modification du poids de l'objet. Seule la transposition à une tâche de saisie a donné des résultats probants. A l'issue de ce travail, nous disposons à la fois : de moyens méthodologiques pour l'enregistrement et la modélisation de la chaîne articulaire du membre supérieur ; d'un modèle théorique du fonctionnement de l'adaptation motrice étudiée ; et d'un protocole d'adaptation de la saisie, mieux adapté à la clinique que le protocole d'adaptation du pointage.

mots-clefs : adaptation, motricité, membre supérieur, biomécanique, sensorimoteur

Abstract

Experimental paradigms of motor adaptation constitute an incubator where new ideas of treatments against motor deficits sometimes emerge. When a new adaptive competence of the sensorimotor system is discovered, one can wish it could contribute to sollicitate remanent adaptive capacities of patients. Our work follows this approach, trying to understand the underlying mechanisms of the adaptation process described by [Magescas 2006a], by mean of modeling tools, and suggesting new protocols aimed at testing patients with motor deficits. The first chapter, which has been published ([Laurent 2011a]), aims at giving evidence that the [Magescas 2006a]'s paradigm induced little if any perceptual effects. This was of importance to circumscribe the studied paradigm. Thus, we ensured that our paradigm implicated the only phase of motor commands generation. The second chapter, published as well ([Laurent 2011b]), deals with the generalization process of adaptation at the level of one joint (the elbow). In line with the hypothesis of vectorial coding of movement in joint space, our results allowed to suggest that the studied paradigm induced a focused change of the motor gain of the group of elbow extensor muscles. This experiment gave us a model for the generalization of adaptation, grounded on the modification of motor gains of the articulatory chain of the arm. The third chapter details the development of methods to record the arm joint configuration. Beginning from a complete modeling, we show that it can be simplified to obtain hopeful results for the analysis of adaptation phenomena. Such a methodology has allowed to precisely compared the hypothesis of generalisation of adaptation in task space and in joint space. In chapter 4, following an explorative approach, we have designed two protocols transposing the [Magescas 2006a]'s experiment, in order to widen our ressources for a future research on patients with motor deficit. In the first protocol, a grasping task was substituted for the pointing task. The second protocol changed both the task, which was an object holding task, and the training signal, which was a change in the object's weight. Only the first protocol gave conclusive results. At the end of the present work, we have : methodological means of recording and of modeling the joint chain of the arm ; a theoretical model of the studied motor adaptation ; and a new protocol of adaptation of grasping, which is more convenient than adaptation of pointing for clinical purposes.

keywords : adaptation, motor, arm, biomechanics, sensorimotor

Table des matières

Remerciements . . . iii
Résumé . . . v
Abstract . . . vi
Table des matières . . . vii
Table des figures . . . ix
Liste des tableaux . . . xi

Introduction **1**
1 Voies neuronales . . . 2
2 Adaptation saccadique . . . 4
3 Intérêt de la biomécanique . . . 8
4 Adaptation visuo-motrice . . . 9
5 Programme de la thèse . . . 10

1 Première publication **13**
1 Résumé de l'article . . . 13
2 Reproduction de l'article . . . 14
3 Tâche de reproduction de longueur . . . 27

2 Seconde publication **31**
1 Résumé de l'article . . . 31
2 Reproduction de l'article . . . 32

3 Espace articulaire **45**
1 Modèle complet . . . 45
1.1 Modèle et matériel d'enregistrement . . . 45
1.2 Exemple d'application . . . 52
2 Première simplification . . . 54
2.1 Modèle . . . 54
2.2 Vecteurs d'adaptation . . . 55
3 Seconde simplification . . . 61
4 Espace de l'adaptation . . . 65
4.1 Procédure expérimentale . . . 66
4.2 Résultats . . . 67
4.3 Discussion . . . 70

4 Transpositions pour la clinique **75**
1 Introduction . . . 75
2 Adaptation de la saisie . . . 76

2.1 Dispositif expérimental et protocole 76
2.2 Premiers résultats 78
3 Adaptation du levage d'objets 79
3.1 Principe de la transposition 79
3.2 Dispositif expérimental et protocole 79
3.3 Premiers résultats 81
4 Conclusion 82

Discussion **83**
5 Capacités adaptatives 83
5.1 Des différences irréductibles 83
5.2 La structure informationnelle 85
6 Qu'est-ce que l'adaptation motrice ? 89
6.1 Voies neuronales 90
6.2 Axes d'analyse 92
7 Le gain articulaire 95
7.1 Transformations sensori-motrices 96
7.2 Programme moteur 97
8 Conclusion 99

Bibliographie **101**

Table des figures

1 Schéma des boucles de régulation motrice. 3
2 Vue en coupe du cortex cérébelleux. 4
3 Protocole de [Magescas 2006a] 6
4 Résultats de [Magescas 2006a] 7

1.1 Dispositif expérimental 27
1.2 Exemple de mesure 28

3.1 Schéma du modèle en 13 segments 47
3.2 Trajectoires articulaires lors d'un mouvement de pointage. 53
3.3 Sujet A. Vecteurs d'adaptation dans l'espace cartésien. 56
3.4 Sujet A. Vecteurs d'adaptation dans l'espace θ_3 - θ_6 57
3.5 Sujet B. Vecteurs d'adaptation dans l'espace cartésien. 58
3.6 Sujet B. Vecteurs d'adaptation dans l'espace θ_3 - θ_6 59
3.7 Sujet B. Vecteurs d'adaptation dans l'espace θ_5 - θ_6 60
3.8 Exemples d'abaques 64
3.9 Dispositif expérimental 66
3.10 Trajectoires moyennes 68
3.11 Prédiction des hypothèses 1-5 69
3.12 Prédiction des hypothèses 6-7 70
3.13 Illustrations de transformations géométriques. 71
3.14 Zones de travail dans l'espace articulaire 73

4.1 Dispositif expérimental. 77
4.2 Protocole d'exposition (A) et de test (B) 77
4.3 Résultats de l'adaptation de la saisie. 78
4.4 Dispositif expérimental 80
4.5 Protocole d'exposition (A) et de test (B) 80
4.6 Résultats de l'adaptation du levage d'objets. 81

Liste des tableaux

1.1 Résultat des tests statistiques 29

3.1 Liste des paramètres du modèle 48
3.2 Liste des segments réels et des marqueurs associés. 49
3.3 Paramètres du modèle 54
3.4 Structure du modèle 55
3.5 Erreurs de prédiction 70

4.1 Facteurs expérimentaux 89

Introduction

Notre bras est articulé, c'est-à-dire qu'il est constitué de parties rigides, les os, reliées entre elles par des liaisons, les articulations. Derrière ce constat trivial se cache la question fondamentale de savoir pourquoi cette forme est apparue plutôt qu'une autre. Il est assez troublant de constater qu'elle n'est pas l'apanage des mammifères terrestres, ni même des vertébrés. Elle est aussi utilisée par certaines pieuvres, qui, avec une tentacule, simulent un bras articulé, dont la longueur des segments s'adapte à la distance des aliments à saisir ([Sumbre 2005], [Sumbre 2006]). Loin de prétendre aborder cette question de front, et parce qu'il est courant de répondre à un *pourquoi* par un *comment*, nous nous proposons dans cette thèse de nous intéresser à la façon dont ce membre articulé est commandé par le système nerveux.

A l'heure actuelle, énormément de connaissances ont été accumulées sur les régions impliquées dans le contrôle moteur, et sur les projections neuro-anatomiques entre ces régions. Cependant, la nature et le codage des informations par ces systèmes nerveux sont beaucoup plus difficiles à déterminer, et ont fait l'objet de très nombreuses hypothèses. Le mouvement est-il généré par des systèmes réflexes, comme le suggérait [Sherrington 1910] ? L'idée a été reprise et considérablement enrichie par les défenseurs de la théorie du point d'équilibre et de la commande λ ([Asatryan 1965] ; [Feldman 1966]). Elle a aussi été élargie aux réflexes corticaux ([Wiesendanger 1975]). La commande motrice est-elle pré-programmée sous la forme "d'engrammes" moteurs comme le proposait [Bernstein 1967], que le système nerveux central (SNC) module et combine à l'infini ([Mussa-Ivaldi 2000], [Thoroughman 2000]) ? Le SNC est-il, au contraire ou en plus de cela, une gigantesque machine à calculer, capable de réaliser des asservissements ultra-performants et adaptables, notamment grâce à un modèle des effecteurs ([Shadmehr 1994]) ? Le cortex moteur est-il lui-même capable de générer directement les influx nerveux adressés aux motoneurones ([Todorov 2000]) ? Le système nerveux moteur est-il hiérarchisé, du plus conceptuel au plus proche des commandes motrices, comme le considèrent les théories traditionnelles, ou bien est-il au contraire constitué de régions coopérantes agissant en parallèle sur les sorties motrices ([Graziano 2006]) ? Les réponses à ces questions sont loin d'être connues, et, devant ces incertitudes, nous avançons prudemment que toutes ces hypothèses comportent sans doute une part de vérité. Les thèmes approchés dans le présent travail sont, en tout état de cause, bien loin d'aborder directement ces problèmes. Nous espérons néanmoins qu'en ajoutant leur petite pierre à l'édifice, ils participeront à l'effort général de compréhension de la motricité humaine.

Notre travail s'est focalisé sur le mouvement d'atteinte du membre supérieur, destiné à pointer avec l'index, ou à saisir avec la main, un objet localisé dans le champ visuel. Ce mouvement a depuis longtemps attiré l'attention des chercheurs, qui, dès

la fin du 19ème siècle, se sont intéressés aux effets du port de prismes modifiant la vue (par exemple par décalage ou inversion du champ visuel) sur la capacité de pointage (voir [Kornheiser 1976] pour une revue). On peut comprendre l'engouement pour le mouvement de pointage en mettant en avant trois caractéristiques générales :

- c'est un mouvement segmentaire discret, c'est-à-dire non cyclique ou répétitif, comme la marche par exemple.
- il implique l'intégralité de la chaîne visuo-manuelle, depuis la localisation dans l'espace jusqu'à la génération des commandes motrices.
- il fournit une variable facilement observable et quantifiable, à savoir la distance par rapport à la cible à la fin du pointage.

Notre approche s'est construite à partir de plusieurs éléments : d'abord, le souci d'avancer avec un horizon thérapeutique, présent même s'il est lointain ; ensuite, l'interaction permanente avec l'étude de la motricité oculaire, dont le mode de fonctionnement et les substrats neuronaux sont mieux connus. Ces deux volets s'appuient explicitement sur la culture de l'équipe ImpAct qui a accueilli notre travail. Enfin, et c'est l'originalité de notre travail, nous avons cherché à intégrer des outils de mesure et de modélisation de la biomécanique du membre supérieur, en collaboration avec le Laboratoire de Biomécanique et Mécanique des Chocs. Cette démarche à trois composantes, que nous exposons dans les paragraphes qui suivent, nous a permis de tracer un chemin à partir d'une expérience réalisée par Frédéric Magescas et Claude Prablanc en 2006 au sein de notre laboratoire ([Magescas 2006a]). A travers cette introduction, nous verrons se dessiner plus précisément les contours de notre objet d'étude, grossièrement circonscrit à la génération du programme moteur d'un mouvement de pointage. Nous terminerons notre introduction en détaillant le travail que nous nous proposions de réaliser durant ce doctorat.

1 Un point de vue classique sur les voies neuronales impliquées dans le contrôle moteur de la main

Pour commencer, nous allons rappeler l'architecture générale du système visuo-moteur, telle qu'elle est classiquement décrite (on se référera par exemple à [Kandel 2000], [Shadmehr 2008]). Si l'on se restreint au mouvement d'atteinte, le rôle de ce système est de générer une commande motrice permettant d'amener la main dans une région de l'espace identifiée visuellement. Les voies neuronales impliquées sont donc naturellement inscrites entre les régions recevant les informations visuelles (cortex occipital) et les motoneurones de la moëlle épinière. Elles comprennent des régions du cortex pariétal, qui a pour fonction d'intégrer les informations provenant des différents sens, essentiellement visuel et proprioceptif dans notre cas, pour forger une représentation de la position de la cible à atteindre et de la main dans l'espace. Ensuite, ces positions sont converties en programme moteur complexe dans le cortex prémoteur, puis décomposées en impulsions nerveuses élémentaires dans le cortex moteur primaire, pour aboutir aux motoneurones. Deux grandes boucles de régulation interviennent dans ce processus (figure 1). D'abord, un échange bilatéral entre le cortex prémoteur et les ganglions de la base permet de sélectionner, faciliter ou inhiber des réponses motrices. Ensuite, une seconde boucle met en relation le cortex moteur primaire avec le cervelet, ce dernier étant en charge de la coordination

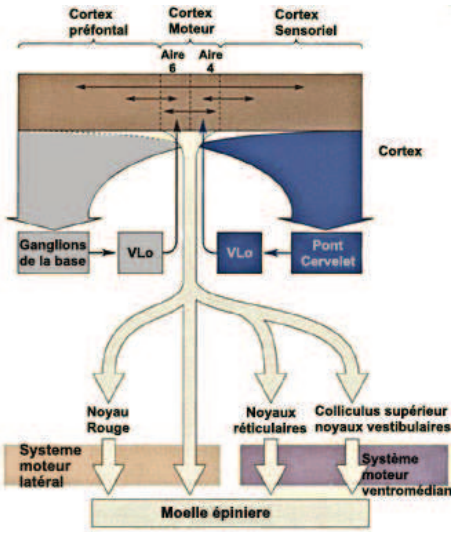


FIGURE 1 – Schéma des boucles de régulation motrice. Reproduit depuis le site internet *Le cerveau à tous les niveaux* (http ://lecerveau.mcgill.ca/). *Copyleft.*

motrice et des apprentissages. Nous allons nous attarder sur le rôle du cervelet, car l'adaptation motrice est au centre de notre problématique de recherche.

Depuis [Brindley 1964], [Marr 1969] et [Albus 1971], on voit dans le cortex cérébelleux un substrat neuronal capable de prendre en charge l'apprentissage de nouvelles habiletés et les processus d'adaptation motrice (pour une revue, voir [Thach 1997]). Un modèle approfondi du fonctionnement neuro-physiologique de ce cortex a été proposé par [Ito 2001] (figure 1). D'après ce modèle, les fibres grimpantes convoient un signal d'apprentissage responsable de l'adaptation, issu d'un signal d'erreur transmis via l'olive inférieure. Par un phénomène de dépression long terme, ce signal réduit le gain des synapses entre les fibres parallèles et les cellules de Purkinje. Cette modification du gain synaptique n'intervient que sur les synapses qui viennent d'être actives. Ainsi, lorsqu'un comportement moteur n'atteint pas son objectif, un signal d'erreur est généré et réduit le gain des réseaux qui ont produit ce comportement. La plasticité du cervelet serait donc basée sur un système de sélection des réponses adéquates en réduisant l'influence des réseaux responsables des commandes erronées. A long terme, l'adaptation permise par la plasticité synaptique du cervelet suit un processus de consolidation, qui consiste au transfert des nouvelles transformations visuomotrices acquises vers le cortex prémoteur ventral ([Kurata 1999], [Kurata 2002]).

L'implication du cervelet dans l'adaptation motrice a trouvé des confirmations expérimentales pour différents apprentissages, parmi lesquels le conditionnement du réflexe de clignement de l'oeil ([McCormick 1984], [Perrett 1993], [Garcia 1998], [Medina 2002]), et l'adaptation des saccades oculaires ([Optican 1980], [Hopp 2004], [Pelisson 2010]). Cette dernière est particulièrement importante pour nous, comme nous le verrons dans la section suivante. Dans le cas précis de l'adaptation du mouvement d'atteinte, des expériences de lésions, réelles ([Baizer 1999]) ou réversibles ([Robertson 1999]), ont montré l'implication du cervelet. En clinique également, le rôle du cervelet dans l'adaptation aux prismes a été clairement établi ([Weiner 1983]). Plus précisement, ce rôle est manifestement plus important dans le cas d'une adap-

tation implicite (lorsqu'une perturbation est introduite graduellement, donc non perçue) que dans le cas d'une adaptation explicite (lorsque la perturbation est introduite d'un seul coup).

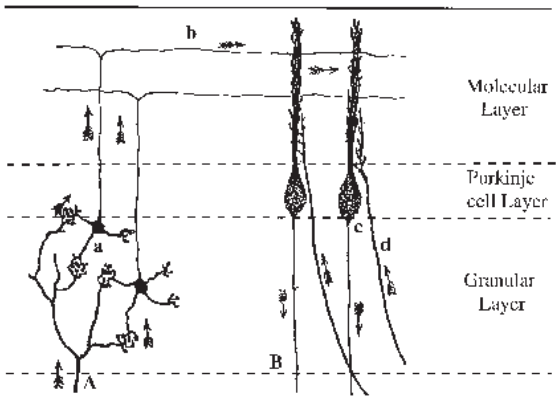


FIGURE 2 – Vue en coupe du cortex cérébelleux. A, Fibres moussues ; B, axone d'une cellule de Purkinje ; a, cellule granulaire ; b, fibre parallèle ; c, cellule de Purkinje ; d, fibre grimpante ; Les flêches indiquent les circulations supposées des signaux. Extrait de [Ito 2001]. *Copyright ©2001, American Physiological Society.*

2 L'adaptation saccadique, un exemple à suivre ?

L'adaptation des saccades oculaires a été beaucoup étudiée, depuis ses bases physiologiques jusqu'au niveau comportemental, grâce au paradigme introduit par [McLaughlin 1967]. On trouvera des revues détaillées dans [Hopp 2004] et [Pelisson 2010]. Les résultats dans ce domaine sont d'un grand intérêt pour la recherche sur l'adaptation visuomanuelle. Malgré des différences anatomiques évidentes, le système saccadique et le système segmentaire présentent de fortes similitudes fonctionnelles, à tel point que [Robinson 1986] pose la question de savoir si le système oculomoteur est une caricature du système segmentaire [1].

Saccades oculaires et pointage ont une fonction similaire : celle de diriger un effecteur (l'oeil dans un cas, l'index dans l'autre), vers ou sur une cible. Souvent, et c'est le cas qui nous intéressera exclusivement, cette cible est initialement identifiée dans le champ visuel périphérique. Voyons comment se déroule une saccade oculaire :

1. La position de la cible est codée en terme d'excentricité sur la rétine (par rapport à la fovea). Ceci permet de connaître la rotation à appliquer au globe oculaire pour centrer le regard sur la cible.
2. La commande est envoyée aux muscles extra-oculaires. Celle-ci est composée d'une bouffée d'impulsions permettant de déplacer l'oeil à grande vitesse, puis d'une valeur tonique continue qui maintient l'oeil dans sa position. Par le phénomène de *suppression saccadique*, l'information visuelle est inhibée durant la saccade ([Matin 1974]). Elle ne contribue donc pas à guider l'oeil vers sa cible. La proprioception extra-oculaire n'est pas non plus mise à contribution pendant le mouvement, bien qu'elle joue un rôle dans la perception statique

1. *Is the oculomotor system a cartoon of the segmental system ?*

([Gauthier 1990]). La commande motrice doit être totalement planifiée. Le mouvement saccadique des globes oculaires, ne recevant aucune information en feedback durant son exécution, est qualifié de *ballistique*.

3. En fin de saccade, la position de la cible sur la rétine correspond à *l'erreur post-saccadique*. La plupart du temps, les saccades sont hypométriques, c'est-à-dire plus courtes que nécessaire ([Becker 1989]). Elles sont complétées par une ou plusieurs saccades dites de *correction*. Celles-ci partagent beaucoup de caractéristiques des saccades primaires, la différence essentielle étant qu'elles sont générées avec un temps de latence beaucoup plus court ([Becker 1969], [Prablanc 1975], [Deubel 1982]).

En comparaison, le mouvement de pointage est beaucoup plus complexe. En premier lieu, cette complexité vient des propriétés biomécaniques du membre supérieur. Celui-ci est en effet constitué d'un nombre de degrés de liberté beaucoup plus grand que l'espace à trois dimensions dans lequel il opère. Nous détaillerons ce point dans la section suivante. En second lieu, la temporalité du système visuo-manuel est très différente de celle du système saccadique. Le bras est un système plus lent que l'oeil. Les réafférences, visuelles et proprioceptives, ont le temps d'être traitées pendant le mouvement lui-même, donnant lieu à des processus de correction en ligne ([Jakobson 1989]). Cependant, malgré ces différences, le parallèlisme entre les phénomènes d'adaptation saccadique et d'adaptation visuomanuelle laisse penser que la comparaison peut être fructueuse. D'ailleurs, il est possible de placer expérimentalement le système segmentaire lors du mouvement de pointage dans des conditions comparables à celles du système saccadique, par au moins deux moyens :

1. Comme équivalent de la suppression saccadique, on peut éteindre éclairage et cible pendant le mouvement, qui se déroulera alors dans le noir complet et sans contrôle visuel en ligne. [2]

2. Pour réduire l'influence des feedbacks proprioceptifs, on peut donner la consigne d'effectuer des mouvements rapides. Ainsi, à cause du temps de transmission, les signaux proprioceptifs n'ont pas le temps d'être totalement traités avant la fin du mouvement.

Ces deux dispositions assurent que le mouvement est pratiquement ballistique, et que, comme dans la saccade, seule la vision de l'erreur en fin de mouvement permet d'évaluer le succès du programme moteur.

En suivant ces principes, [Magescas 2006a] ont réalisé une transposition du protocole d'adaptation saccadique vers l'adaptation du mouvement de pointage. Ces auteurs ont créé autour du système segmentaire un contexte expérimental qui reproduit les conditions du système oculomoteur sur le plan informationnel. Dans les deux cas, les informations sensorielles sont de même nature (cible puis erreur sur la rétine) et sont fournies aux mêmes moments (respectivement juste avant et juste après le mouvement). Le dispositif expérimental de [Magescas 2006a] (figure 2) était constitué d'un plan sur lequel pouvaient apparaître les cibles. Grâce à l'usage d'un miroir semi-réfléchissant, l'allumage des cibles (des LED placées au-dessus du miroir, apparaissant comme si elles étaient sur le plan) et l'éclairage de la main pouvaient être commandés séparément. Le sujet, assis devant le dispositif, posait sa tête sur

2. Même la vision de la cible sans vision de la main peut engendrer des corrections en ligne, comme l'ont montré [Pélisson 1986], [Prablanc 1992]

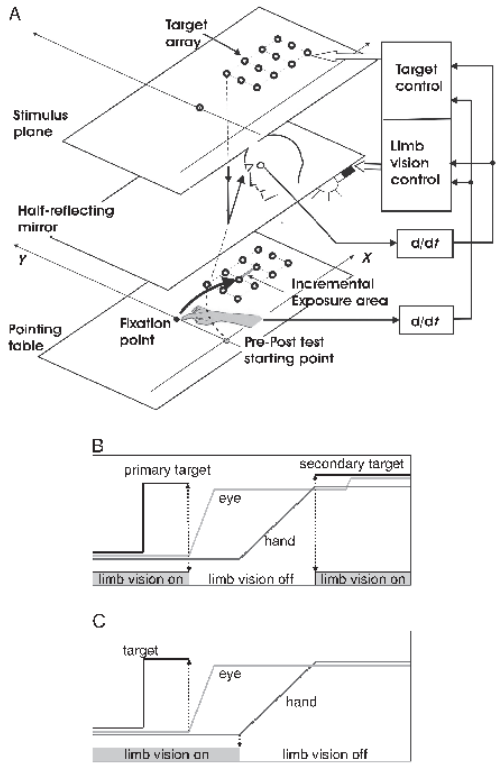


FIGURE 3 – A, dispositif expérimental ; B, protocole d'exposition ; C, protocole de test. Extrait de [Magescas 2006a]. *Copyright ©2006, Massachusetts Institute of Technology.*

une mentonnière et un appui tête, et utilisait son index droit pour les mouvements de pointage. L'expérience comprenait une phase d'exposition, précédée et suivie de tests destinés à évaluer l'effet de l'exposition sur les réponses motrices du sujet. Durant l'exposition, le sujet effectuait des mouvements de pointage depuis un point de départ unique vers une cible unique. En début d'essai, son index était sur le point de départ, et son regard était dirigé vers ce même point. La cible était ensuite allumée en vision périphérique. Le sujet devait regarder et toucher la cible le plus rapidement et le plus précisément possible. Dès l'initiation de la saccade, la cible et l'éclairage ambiant étaient éteints, si bien que le mouvement se déroulait dans le noir complet. Lorsque le doigt touchait la table en fin de mouvement, la cible et l'éclairage étaient allumés à nouveau. Cependant, la cible se rallumait à une position légèrement décalée par rapport à sa position d'origine. Ce saut de cible, d'amplitude comparable à la variabilité naturelle des mouvements de pointage, n'était pas perçu consciemment, et pouvait être considéré comme l'introduction artificielle d'une erreur moyenne de planification motrice. Tous les dix essais, le saut de cible était allongé, jusqu'à atteindre 30% de l'amplitude de départ au bout du 7ème et dernier palier. Durant les pré-test et post-test, le sujet effectuait des pointages vers 12 cibles réparties en trois lignes dans une zone rectangulaire autour de la cible utilisée pendant l'exposition. Le protocole était identique à celui de l'exposition, à ceci près que ni la cible ni l'éclairage n'étaient rallumés à la fin du mouvement. Le sujet n'avait donc aucune information sur son erreur.

Par comparaison des points d'arrivée en pré-test (avant l'exposition) et en post-

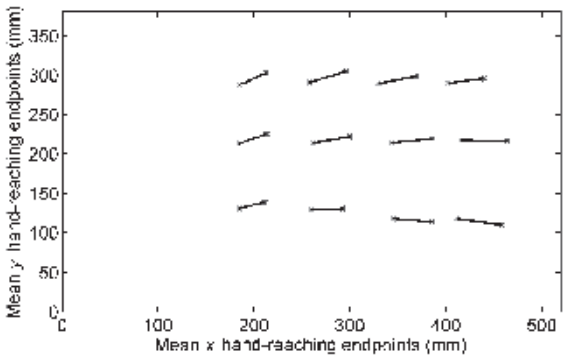


FIGURE 4 – Vecteurs d'adaptation. Les segments relient les points d'arrivée moyens en pré-test (en gris) aux points d'arrivée moyen en post-test (en noir). Pendant l'exposition, le point de départ était en (0, 212), la cible était en (254, 212) et sautait progressivement jusqu'à (331, 212). Pendant les test, le point de départ était (0, 0). Extrait de [Magescas 2006a]. *Copyright ©2006, Massachusetts Institute of Technology.*

test (après l'exposition), les auteurs ont déduit que la phase d'exposition induisait une augmentation de l'amplitude du mouvement, correspondant à environ 20% de l'amplitude du plus grand saut de cible (en fin d'exposition). Ils ont aussi observé une généralisation de l'effet aux douze cibles testées (figure 2), qu'ils ont interprétée comme étant due à une adaptation des gains articulaires impliqués dans le mouvement. D'autre part, comme leur protocole n'introduit aucun décalage entre la vision de la main et sa position ressentie par la proprioception (à la différence des prismes, par exemple), ils ont estimé que l'exposition n'avait induit aucun effet sensoriel. Comme nous allons le voir, ces deux aspects, l'adaptation dans un espace articulaire et l'absence d'effets sensoriels, ont été explorés dans notre travail de thèse.

Ces résultats sont à mettre en regard des autres théories existantes sur l'espace dans lequel sont générées les commandes motrices du membre supérieur, que nous allons à présent brièvement rappeler. Les mouvements de la main sont-ils programmés pour être rectilignes et invariants dans l'espace extrinsèque [3] ? Cette question, posée par [Desmurget 1999], a fait l'objet de nombreuses publications. Elle résume à elle seule une question fondamentale, qui est de savoir dans quel espace de représentation les commandes motrices sont générées. D'après une vision couramment admise (voir par exemple [McIntyre 2000]), les informations sont véhiculées et transformées à travers la chaîne sensori-motrice depuis les organes sensoriels pour aboutir aux commandes musculaires permetttant d'amener la main à l'endroit désiré. Basées sur des observations expérimentales, beaucoup d'hypothèses ont été formulées sur la nature de ces informations. Mis à part les tenants de la théorie du point d'équilibre, qui ont une approche sensiblement différente du reste de la communauté scientifique ([Feldman 2005], [Latash 2008]), il est communément admis que le mouvement de pointage est planifié sous la forme d'un vecteur de déplacement de la main. Ce qui divise les chercheurs est plutôt la question de savoir dans quel système de coordonnées cette planification est réalisée. Dans la littérature, on trouve des arguments en faveur de différentes définitions de ce repère, parmi lesquelles : l'axe

3. *Are Reaching Movements Planned to be Straight and Invariant in the Extrinsic Space ?*

du regard ([Batista 1999], [Blohm 2007]), le centre du segment reliant les globes oculaires ([Vetter 1999]), le corps ([McIntyre 1998]) ou encore la main ([Georgopoulos 1986], [Bock 1992], [Gordon 1994]). D'après [Graziano 2001], ces différents points de vue peuvent être compatibles en supposant que plusieurs représentations coexistent dans le système nerveux. Cette multiplicité des représentations existerait même au sein d'une seule région corticale, comme le suggère [Kakei 1999] pour le cortex moteur primaire.

Les auteurs qui viennent d'être cités partagent le fait d'envisager la planification du mouvement dans un espace extrinsèque, c'est-à-dire représentant l'espace cartésien extérieur au corps, même s'il est centré sur une partie de celui-ci. Une hypothèse alternative, qui est celle que nous venons d'évoquer avec l'expérience de [Magescas 2006a], est de se placer dans un espace intrinsèque, formé par les différents degrés de liberté des articulations ([Mussa-Ivaldi 1988], [Scott 1995], [Martin 1996b], [Malfait 2002], [Baraduc 2002], [Morrow 2007]). C'est cette hypothèse que nous avons sondée durant ce doctorat.

3 Intérêt de la biomécanique dans l'étude du contrôle moteur

Au cours du temps, les problématiques d'étude ont évolué parallèlement aux techniques disponibles. Depuis les premières études sur le pointage manuel, l'observation de la position du point final par rapport à la cible a été une mesure privilégiée. Celle-ci a permis de tester quantités d'hypothèses sur les processus de pointage, à travers différentes analyses. En premier lieu, de nombreuses études exploitent le calcul de la moyenne du point final. On s'est ensuite intéressé à l'évolution de la position de ce point au cours des pointages successifs pendant et après une adaptation, sur des périodes de temps allant de la minute à plusieurs jours ([Hatada 2006]). La variabilité du point d'arrivée a également été un sujet d'étude, depuis [Fitts 1954] jusqu'aux analyses à plusieurs dimensions. L'enregistrement des trajectoires elles-mêmes a amené de nouvelles questions. Bernstein ([Bernstein 1967]) fut sans doute dans les premiers à réaliser de tels enregistrements, à l'époque sur des pellicules millimétrées. Il a ainsi pu décrire l'ensemble des étapes et des instants marquants et récurrents de la marche. Ensuite, le développement de la cybernétique et de la théorie de l'information ont profondément influencé le questionnement sur la génération des commandes motrices, donnant lieu à de nombreuses hypothèses et simulations sur le sujet. Ces développements ont eu lieu en parallèle dans le domaine des neurosciences, et celui de l'animation de robots et d'agents virtuels. Aujourd'hui, des techniques nouvelles permettent d'enregistrer les trajectoires des angles articulaires de la quasi totalité des segments corporels. Ces techniques, très utilisées par l'animation de personnages pour le cinéma, mais aussi à des fins cliniques, ont été peu employées en neurosciences. Or, dans le cas présent, certains résultats ([Malfait 2002], [Magescas 2006a], montrent tout l'intérêt que nous aurions à accéder aux trajectoires articulaires pour analyser les adaptations motrices. C'est sur ce point que réside l'originalité du présent travail, qui s'est attaché à développer des techniques d'enregistrement pour permettre d'observer les angles articulaires pendant une expérience d'adaptation, avec l'espoir d'y découvrir des régularités nous

renseignant sur la nature des processus plastiques à l'oeuvre.

Pour se représenter la complexité des trajectoires articulaires au cours d'un mouvement de pointage, il est utile de poursuivre notre comparaison avec le système saccadique. Celui-ci est comparativement plus simple, ce qui a permis de dégager plus facilement ses propriétés. C'est notamment à l'analyse du fonctionnement des mouvements oculaires que l'on doit les premières mentions de la notion de copie efférente ([Von Holst 1950], [Held 1961]). Le globe oculaire est un système mécanique à trois degrés de liberté. Les muscles droits médial et latéral permettent de déplacer l'axe optique horizontalement. Les muscles droits supérieur et inférieur agissent essentiellement sur la dimension verticale, avec une légère composante de torsion. Les muscles obliques supérieur et inférieur impriment une action de rotation, avec un léger effet sur la composante verticale. Les six muscles extra-oculaires peuvent être modélisés par des ressorts dont le système nerveux commande la dureté. Il faut donc maintenir une activation tonique d'un ou plusieurs muscles extra-oculaires pour obtenir une position stable du globe oculaire (en dehors du repos "droit devant").

Dans le cas de l'oeil, il y a une correspondance quasiment univoque entre les dimensions de la commande musculaire et les mouvements du globe oculaire. Les trois degrés de liberté de rotation *yaw-pitch-roll* peuvent être contrôlés presque indépendamment les uns des autres. Cette correspondance est impossible dans le cas du membre supérieur. D'abord, si l'on se restreint à la position et l'orientation de la main lorsque l'épaule est fixe, on compte six degrés de liberté dans l'espace (trois pour la position, trois pour l'orientation), alors que le squelette en possède sept (trois à l'épaule, deux au coude, et deux au poignet). C'est ce qui a mené au problème classique de la cinématique inverse, qui consiste à reconstruire la configuration de la chaîne articulaire à partir de la position de l'effecteur final (e.g. [Zhao 1994]). Ensuite, pour chaque position du squelette, il y a une infinité de jeux de commandes musculaires possibles, d'une part à cause du grand nombre de muscles (26 muscles pour les trois articulations épaule, coude et poignet), et d'autre part parce qu'il est possible de faire varier le niveau de co-contraction. Enfin, la masse elle-même du membre supérieur (qui, dans le cas de l'oeil, a un effet négligeable devant les forces de frottement) augmente la complexité en introduisant des couples d'interaction lors des mouvements rapides.

4 L'adaptation visuo-motrice, visuelle ou motrice ?

La complexité du membre supérieur n'est pas le seul obstacle à l'analyse de ses principes de commande. Un constat trivial, mais essentiel, est que nous ne pouvons pas séparer le système moteur du système sensori-moteur en général, pour en faire une étude plus facile. La commande motrice est inséparable des fonctions sensorielles qui la guident. Ceci n'est pas seulement vrai sur le plan concret, mais également sur le plan physiologique et fonctionnel. Les fonctions motrices et sensorielles sont intrinsèquement liées l'une à l'autre. Pour bien le sentir, intéressons-nous à l'exemple éclairant de la copie efférente. Cette notion a d'abord été développée dans le cadre de l'étude de la perception visuelle, pour ensuite être généralisée aux autres systèmes moteurs. La question à l'origine est celle de savoir comment le système nerveux se forme une représentation stable de son environnement visuel, alors que l'oeil est perpétuellement mobile, et que l'image formée sur la rétine change brusquement à

chaque saccade. La position du globe oculaire doit être connue très précisément pour pouvoir construire la direction du regard par rapport à la tête ou par rapport au corps. Plus difficile, cette position doit pouvoir être anticipée avec exactitude, pour éviter que chaque mouvement oculaire nécessite un réajustement sensoriel post-saccadique. Pour résoudre ce problème, le système nerveux exploite l'information qui est la plus proche du mouvement oculaire, tout en l'anticipant, et qui n'est rien d'autre que la commande motrice responsable de ce mouvement. Cette réplique de la commande motrice, réinjectée dans le système sensoriel, a connue plusieurs appellations (par exemple *Corollary discharge* chez [Sperry 1950], [McCloskey 1981] et [Sommer 2008]) mais est le plus communément désignée sous le terme de *copie efférente* ([Von Holst 1950], [Angel 1976]). A travers cet exemple, on voit combien les systèmes sensoriels et moteurs sont interdépendants. Pour les mouvements du membre supérieur, la copie efférente est à la base du fonctionnement de modèles internes prédictifs, qui ont fait leur apparition plus récemment dans la littérature (pour une revue, [Wolpert 2000]).

La commande motrice étant immergée dans un système complexe d'interactions avec les systèmes sensoriels, il est difficile d'en faire une étude indépendante et spécifique. Lorsque l'on s'intéresse aux effets adaptatifs, on constate que les modifications motrices vont souvent de pair avec des modifications sensorielles. C'est notamment le cas de tous les protocoles qui utilisent des prismes pour dévier le champ visuel ([Harris 1965]). Dans ce cas de figure, en plus d'une modification du programme moteur, on assiste à des modifications de localisation visuelle, de localisation par la proprioception, et à une réorganisation du rapport entre vision et proprioception ([Wilkinson 1971]). Ces paramètres peuvent prendre une part plus ou moins importante dans l'adaptation globale, et évoluent à des vitesses qui leurs sont propres (Hatada 2006). Des effets équivalents ont été décrits pour d'autres protocoles visuo-moteur adaptatifs, et parmi eux tous ceux qui opèrent une perturbation sur le feedback visuel ([van den Dobbelsteen 2003], [van den Dobbelsteen 2004], [Simani 2007]). Les protocoles qui ne mettent pas en jeu d'incongruence entre l'information visuelle et l'information proprioceptive ne sont pas épargnés par cet entrelacement des effets, comme [Ostry 2010] le montrent pour l'adaptation à un champ de force.

Etant donné notre objectif, qui est de comprendre dans quel espace de représentation a lieu l'adaptation motrice, la présence d'effets adaptatifs sensoriels ne nous facilite pas la tâche, dans la mesure où l'espace de représentation de ces effets constitue une inconnue supplémentaire. Nous avons donc tout intérêt à exploiter un protocole qui n'induirait pas d'effets sensoriels importants. [Magescas 2006a] ont formulé l'hypothèse que c'est le cas dans leur expérience. Nous nous sommes donc attachés à tester cette hypothèse.

5 Programme de la thèse

L'objectif principal de la thèse était de tester l'hypothèse émise par [Magescas 2006a] que l'adaptation motrice décrite pouvait être modélisée de façon adéquate dans l'espace articulaire, plutôt que dans l'espace des tâches, et ceci dans la perspective de réaliser, à long terme, des études cliniques. Cet objectif supposait, dans un premier temps, de clarifier une autre hypothèse de [Magescas 2006a], d'après laquelle le protocole utilisé sollicitait l'adaptation exclusive des circuits neuronaux de génération

de la commande motrice, sans influence sur la composante sensorielle de la chaîne sensori-motrice. C'est ce que nous avons fait et que nous exposons comme première contribution. Ensuite, nous avons abordé le problème dans le cadre d'un modèle général d'adaptation dans l'espace articulaire. Pour pouvoir explorer le plus large panel possible d'hypothèses concernant la généralisation de l'adaptation, nous avons d'abord restreint l'analyse au seul degrès de liberté de flexion-extension du coude. Ceci a permis en outre d'approfondir la comparaison que nous faisons entre le protocole de [Magescas 2006a] et l'adapation saccadique, qui sera développée dans la discussion générale. Dans un troisième temps, nous avons mis en place des outils techniques, incluant des méthodes d'enregistrement et un modèle théorique, afin de permettre l'observation des angles articulaires pendant une expérience d'adaptation. Nous verrons que cette démarche nous a permis de mener une expérience interrogeant directement l'hypothèse d'adaptation dans l'espace articulaire. Enfin, dans une quatrième partie, nous présenterons des protocoles qui constituent des pistes pour transposer l'étude dans le domaine clinique.

Chapitre 1

Première publication : Saccadic-like visuomotor adaptation involves little if any perceptual effects

1 Résumé de l'article

Notre travail se focalise sur la composante motrice de l'adaptation visuo-manuelle proposée par [Magescas 2006a]. L'absence d'effets sensoriels de cette adaptation était restée à l'état d'hypothèse, sans faire l'objet de tests spécifiques. Cet aspect étant fondamental pour la pertinence de notre recherche, il nous a paru nécessaire de chercher des preuves expérimentales de l'absence d'effets sensoriels. En conséquence, nous avons imaginé deux expériences permettant d'identifier les effets sensoriels et moteurs de l'adaptation. Le principe était de reprendre la phase d'exposition de [Magescas 2006a], et d'inclure des pré et post-tests spécifiques.

La première expérience comportait des tests de congruence visuo-proprioceptive en l'absence de mouvement. La démarche a été la suivante : nous avons cherché quelle était la configuration dans laquelle il serait le plus raisonnable d'observer une incongruence entre vision et proprioception. Bien que le protocole étudié n'induise pas de conflit visuo-proprioceptif à un instant donné, il provoque un tel conflit de façon différée. En effet, il y a un décalage entre la position de la cible détectée en vision périphérique avant le mouvement, et la position de la main ressentie en fin de mouvement. Nous avons estimé que, si l'adaptation avait des effets inter-sensoriels, ceux-ci seraient les plus flagrants lorsque la main du sujet est dans la région de la cible, et que cette région est dans le champ visuel périphérique, le regard étant dirigé vers le point de départ. En conséquence, nous avons établi un test permettant d'estimer la relation entre position vue et position ressentie dans cette configuration. Ce test consistait à faire coïncider un curseur (affiché à l'aide de diodes) avec la position ressentie en l'absence de vision de la main. Le curseur était déplacé par des boutons actionnés par la main gauche (main inutilisée dans l'expérience d'adaptation). Nous avons observé une très grande variabilité de résultats parmi les sujets, et aucune cohérence générale. Ce test principal était contrasté par un test de contrôle identique, mais où le regard était tourné vers la main (vision fovéale). Ce contraste n'a pas non plus permis de dégager un quelconque effet inter-sensoriel.

La seconde expérience comportait deux tests, dont seul le premier a été retenu

pour figurer dans l'article. Le second est exposé indépendamment dans la section suivante. Le test rapporté dans l'article reposait sur le principe de séparation des effets moteurs et sensoriels en utilisant la tâche d'antipointage. Celle-ci consiste à pointer sur le symétrique de la cible par rapport au point de départ. Ainsi, les effets moteurs de l'adaptation sont visibles sur les mouvements dont la partie motrice est la même (mouvement vers la droite, que ce soit en pointage ou en antipointage), tandis que les effets perceptifs sont observés sur les mouvements dont la partie perceptive est la même (cible à droite, que ce soit en pointage ou en antipointage). Cette démarche a été utilisée avec succès dans le cas de l'adaptation saccadique. Nos conclusions convergent d'ailleurs avec celles de l'adaptation saccadique : seul le côté où le mouvement est réalisé a une influence, mais pas le côté où la cible apparaît.

De ces deux expériences, nous avons tiré la conclusion que les effets perceptifs de l'adaptation que nous étudions sont, soit inexistants, soit suffisamment faibles pour ne pas être détectés par les protocoles que nous avons utilisés, malgré une forte adaptation de la réponse motrice. Pour conclure l'article, nous proposons une relation de cause à effet entre le type de signal d'erreur et l'adaptation induite. Nous pensons que les trois caractéristiques essentielles du protocole que nous utilisons sont : (1) l'absence de conflit inter-sensoriel ; (2) la réalisation de mouvements quasi-ballistiques, c'est-à-dire avec un contrôle en ligne le plus réduit possible (ici uniquement grâce à la proprioception) ; (3) l'introduction d'une perturbation terminale qui n'est pas perçue consciemment, et qui est interprétée comme résultant d'une erreur de planification du mouvement. Nous avançons que, si ces trois conditions sont respectées, on doit obtenir une adaptation limitée à la modification du programme moteur, sans modification inter-sensorielle.

2 Reproduction de l'article

Author's personal copy

Exp Brain Res
DOI 10.1007/s00221-011-2815-8

RESEARCH ARTICLE

Saccadic-like visuomotor adaptation involves little if any perceptual effects

Damien Laurent · Olivier Sillan · Claude Prablanc

Received: 10 May 2011 / Accepted: 24 July 2011
© Springer-Verlag 2011

Abstract Studies on visuomotor adaptation provide crucial clues on the functional properties of the human motor system. The widely studied saccadic adaptation paradigm is a major example of such a fruitful field of investigation. Magescas and Prablanc (J Cogn Neurosci 18(1):75–83, 2006) proposed a transposition of this protocol to arm pointing behavior, by designing an experiment in which the informational context of the upper limb visuomotor system is comparable to that of the saccadic system. Subjects were given terminal only visual feedback in a hand pointing task, assumed to produce a purely terminal visual error signal. Importantly, this paradigm has been shown to induce no saccadic adaptation. Although the saccadic adaptation paradigm is known to induce a predominantly motor adaptation with minor sensory effects, the lack of sensory changes has not been tested in its transposition to pointing. The present study was a partial replication of Magescas and Prablanc's (J Cogn Neurosci 18(1):75–83, 2006) study with additional control tests. A first experiment searched for a possible change in the static visual-to-proprioceptive congruency. A second experiment, based on an anti-pointing task, aimed at separating the sensory and motor effects of the adaptation in a dynamic condition. Consistent with most results on saccadic adaptation, we found a predominant adaptation of the motor components, with little if any involvement of the sensory components. Results are interpreted by proposing a causal relationship between the type of error signal and its adaptive effects.

Keywords Adaptation · Visuomotor · Arm · Saccade · Pointing

D. Laurent (✉) · O. Sillan · C. Prablanc
Lyon Neurosciences Research Center, ImpAct Team,
INSERM, U1028; CNRS, UMR5292, Bron, France
e-mail: damien.laurent@inserm.fr
URL: http://u864.lyon.inserm.fr

O. Sillan
e-mail: olivier.sillant@inserm.fr

C. Prablanc
e-mail: claude.prablanc@inserm.fr

D. Laurent · O. Sillan · C. Prablanc
Université Lyon 1, Villeurbanne, France

O. Sillan
Plateforme Mouvement et Handicap,
Hospices Civils de Lyon—Lyon Neurosciences
Research Center, Lyon, France

Introduction

In our daily life, simple goal-directed movements, such as pressing on a press button or reaching for an object, are generally accurate enough to achieve the task with or without minor final adjustments. However, when systematic perturbations lead to repetitive errors, i.e., when our hand fails to reach the target as expected, the central nervous system (CNS) adapts its commands to maintain the accuracy of visuomotor skills.

In order to investigate the adaptive processes, many experimental paradigms have artificially perturbed the visual guidance of the hand. Two main types have been proposed: those introducing visual perturbations like wearing laterally deviating prisms (see Kornheiser 1976 for a review) or modifying visual feedback through video interfaces (e.g., Prablanc and Jeannerod 1975; Krakauer et al. 2000; Cressman and Henriques 2009) and those deflecting the limb movement by a force field (e.g., Mussa-Ivaldi and Giszter 1992; Lackner and Dizio 1994). In both types, an

Published online: 18 August 2011

Author's personal copy

important issue is whether the subject misestimates the properties of the environment he or she is interacting with (such as learning a new skill) or the properties of his or her own arm (Kluzik et al. 2008). In the present study, we mainly considered conditions in which the subject could self-attribute the errors during the adaptive process (Jakobson and Goodale 1989; Magescas and Prablanc 2006; Michel et al. 2007; Cameron et al. 2010) in order to focus more on the adaptation of natural movements than on skill learning.

The adaptive components of the visuomotor chain

Among the various visuomotor adaptive mechanisms, two major components have been identified, each of them corresponding to a main step of reaching control.

A first component of adaptation involves the planning stage of the motor response. Since Woodworth's (1899) two-stage model, many studies have provided evidence that the control of hand reaching consists of at least two distinct processes (see Elliott et al. 2001 for a review). Prior to the movement, the CNS plans a movement to bring the hand to the vicinity of the target location (correctly identified when the target is foveated or with some uncertainty when the target is seen in peripheral vision) and is followed by a continuous fast online correction (Soechting and Lacquaniti 1983; Spijkers and Spellerberg 1995; Gomi 2008) through visual reafferences (Jakobson and Goodale 1989; Saunders and Knill 2005; Sarlegna et al. 2004; Gritsenko et al. 2009) or without (Goodale et al. 1986; Pélisson et al. 1986; Prablanc and Martin 1992; Bard et al. 1999). An adaptation of the planning component can be elicited by at least two means: based on a final error signal (Harris 1963, *recalibration* of Redding and Wallace 2006; Martin et al. 1996b; Magescas and Prablanc 2006) or based on a sustained discrepancy between the predicted reafferences and the actual ones (Held 1961; Diedrichsen et al. 2005; Tseng et al. 2007). This predictive process has been further formalized with the introduction of the concept of internal models (Miall et al. 1993; Wolpert et al. 1995; Wolpert 1997; Wolpert and Miall 1996; Kawato 1999).

A second component of adaptation involves a perceptual remapping, such as a change in the straight ahead visual perception (Craske 1967) or the proprioception of the exposed limb (Harris 1963; Cressman and Henriques 2009). Either of these perceptual adaptations corresponds to a shift of the normally univocal relationship between the visual map and the proprioceptive map of the body parts. Restoring visuomotor skills after prism adaptation alters the interpretation of some of the actual sensory inputs (Harris 1963; Hatada et al. 2006; Redding and Wallace 2006). Pointing under a modified feedback loop (Ghahramani et al. 1996; Vetter et al. 1999; van den Dobbelsteen et al. 2003) also produces such an effect as a result of the sensory discrepancy between vision and proprioception introduced during the exposure period.

Besides these two highly documented components of adaptation, a third one can be identified, which is the adaptation of the online correction itself (the second stage of Woodworth's model). During the ongoing movement, the motor planning errors are corrected online through visual feedback so that the hand reaches the target with the required accuracy (Keele and Posner 1968; Meyer et al. 1988; Sarlegna et al. 2004; Saunders and Knill 2005; Gomi 2008). To run efficiently, this process involves an accurate correlation between the actual online correction required and the corrective motor commands generated. Wagner and Smith (2008) have shown that the relationship between the correction required and the corrective command can be modified when applying a force field during reaching movements. This suggests an adaptive capability of the online correction mechanisms superimposed upon the planning adaptation.

Focusing on the adaptation of motor planning

In order to separate the above three components, Magescas and Prablanc (2006) proposed a paradigm introducing a hand-to-target retinal error at movement end only, without alteration of the natural visuo-proprioceptive mapping. This procedure involved the first component but excluded the other two. It mimicked the well-studied paradigm of saccadic adaptation, in which the sensorimotor gain of a saccadic eye movement is modified by making the target systematically jump during the eye movement (see Hopp and Fuchs 2004 for a review). For instance, if the systematic target jump occurs inwards, it induces a statistical bias of the saccade reducing the average saccade amplitude exponentially over time, until it becomes oriented toward the displaced target. However, this adaptation does not result in an absolute gain change reducing the amplitude of all retinally driven saccades regardless of their direction. Indeed, a symmetrical target at a 180° opposite location does not show any trace of saccadic adaptation.

In the transposed experiment by Magescas and Prablanc, the hand pointing condition was functionally equivalent to a saccadic eye movement and broadly consisted of three phases: perception of the target location in peripheral vision, execution of a ballistic hand pointing movement in the dark, and detection of the end point retinal error between the displaced target and the fingertip lit together at hand movement end. This adaptation paradigm, which kept subjects unaware of the perturbation, resulted in an important visuomotor aftereffect. In addition, a putative role of saccadic adaptation was discarded as the saccadic gain toward the adapted side remained unchanged before and

Author's personal copy

after the hand pointing visuomotor adaptation. As the authors designed their paradigm in such a way that the foveally seen and felt hands were always coincident, and as they checked the absence of any saccadic adaptation, they assumed their paradigm was devoid of any adaptive sensory components.

However, this last apparently obvious working hypothesis was not tested by the authors. The question is far from simple. Although devoid of intersensory discrepancy, online visual reafferences and saccadic adaptation, the paradigm did not preclude a possible adaptive process taking place in peripheral vision; indeed, the paradigm involved an intra-visual conflict between the pre-saccadic target location in peripheral vision and the target location at hand movement end (despite subjects perceiving the target as being unique). In order to understand such a possibility, it is necessary to consider the phenomenon of saccadic remapping (review in Colby et al. 1995; Quaia et al. 1998; Pisella and Mattingley 2004). Saccadic remapping is the neural process whereby spatial constancy is obtained despite saccadic eye movements and the correlative retinal image shifts. This saccadic remapping is believed to be derived from the efference copy (Von Holst and Mittelstaed 1950).

Some studies have suggested that classical saccadic adaptation paradigms not only modify the saccadic remapping but also the perceived location of a target (Bahcall and Kowler 1999; Awater et al. 2005; Bruno and Morrone 2007; Collins et al. 2007). Therefore, despite the lack of observed saccadic adaptation in Magescas and Prablanc's study (2006), their saccadic-like visuomotor adaptation may have been responsible for a visuospatial mismatch between the target seen under peripheral vision while keeping fixation on a central point and the unseen hand located at the target position.

Additional controls to the "saccadic-like" hand pointing adaptation

The present study aimed to clarify whether the saccadic-like protocol of adaptation of visually elicited pointing was actually devoid of sensory effects. To this end, it was a partial replication of the "saccadic-like" hand pointing adaptation experiment by Magescas and Prablanc (2006), with additional control tests. Both tests searched for intersensory realignment, the first in a static condition and the second in a dynamic task.

The first experiment, performed in a static condition, searched for a putative intersensory mismatch of a target location seen under peripheral vision and of the felt hand at the target location. The putative visual-to-proprioceptive realignment was tested in the condition in which it was most likely to occur, i.e., with the unseen index fingertip at the location of the adapted target and with the target probe seen in peripheral vision. The subject had to align this target probe with his unseen index fingertip. This condition reproduced the configuration of the causal intra-sensory conflict described above.

The second experiment, performed in a dynamic condition, aimed at determining whether the adapted response depended upon the adapted target direction or the adapted hand pointing direction. We used an anti-pointing task derived from the anti-saccade task introduced by Hallett (1978) (see Munoz and Everling 2004 for a review) and still used for the study of saccadic adaptation (Collins et al. 2008; Cotti et al. 2009; Panouillères et al. 2009). The anti-saccade task consists of performing a saccade to the symmetrical point of a target, relative to the starting fixation point. The rationale is that if the adaptation occurs upstream, before the retinal vector is transformed into a saccadic command, an anti-saccade will transfer only when the stimulus is presented on the adapted side. Conversely, if the adaptation occurs downstream, after the retinal vector is transformed into a saccadic command, an anti-saccade will transfer only when the stimulus is presented on the non-adapted side.

We applied the same rationale to hand pointing adaptation as for saccadic adaptation, except that the tests carried out before and after the adaptive exposure period were performed in peripheral vision (without saccade); if the hand pointing adaptation occurred upstream, i.e., before the retinal vector was transformed into a hand pointing response, it would transfer to the anti-pointing when a target was presented on the adapted side. In contrast, if the adaptation occurred downstream, an anti-pointing would transfer only when the stimulus was presented on the non-adapted side, i.e., when the movement was performed toward the adapted side (notice that the anti-pointing protocol has already been developed in quite different contexts: Chua et al. 1992; Maraj and Heath 2010; Gomi 2008; Heath et al. 2009).

Methods

Experiment A

Participants

Eight right-handed subjects participated in the experiment (mean age: 22 years, standard deviation: 1.4). They all had normal or corrected to normal vision and no history of neurological or psychiatric disorders. They all gave their informed consent, and the experiment was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki and with the local ethical rules.

Author's personal copy

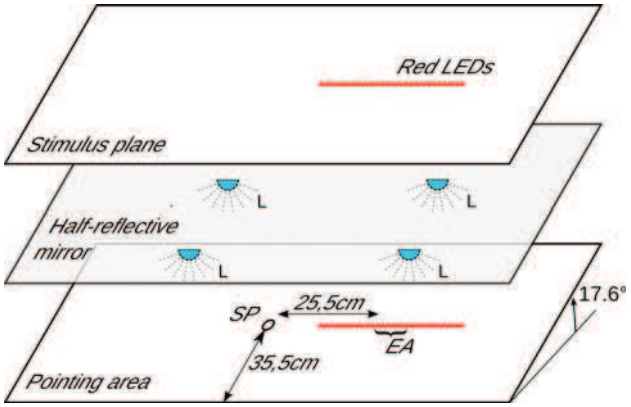


Fig. 1 Exp. A set up: Subjects sat in front of the device. They performed free movements with the right arm above the pointing surface and below the half-reflective mirror. The starting point was an invisible tactile landmark. Targets were images of red LEDs through the half-reflective mirror. An ambient light could be turned-on/off to allow/prevent vision of the hand. Free index fingertip trajectory was recorded with an Optotrak system. DC horizontal eye movements were recorded with EOG electrodes. All devices were driven by a real-time OS. *EA* incremental exposure area, *L* light, *SP* tactile starting point

Apparatus

The apparatus (Fig. 1) was the same as that used by Magescas and Prablanc (2006). See this article for more details. The pointing surface was a black tilted (17.6°) plane without reference frame. An invisible tactile landmark served as a starting point. The subjects sat on a medical chair in front of the pointing surface. Their chin was positioned on a support so that they were not able to move their head. Subjects' eyes were 38 cm above the table. Limb movements were natural and free of mechanical constraint or load.

Target LEDs were only indirectly visible on the pointing table through a half reflecting mirror. This mirror was positioned midway between the two planes and prevented the hand from occluding the target image. Turning on/off the ambient light (with a set of six high-power white LEDs) between the mirror and the pointing table instantaneously turned-on/off vision of the limb. The other parts of the apparatus were out of the subjects' sight. The room was in complete darkness, making it possible to independently control the vision of the target and the vision of the limb.

3-D limb movements were recorded using an OPTOTRAK (3020) camera at a 200 Hz sampling frequency. The OPTOTRAK infrared LED was placed on the subjects' fingertip. Horizontal gaze direction was recorded using a calibrated DC EOG method at a 1,000 Hz sampling rate (Prablanc and Martin 1992; Desmurget et al. 2001). These signals were used to control target LEDs and limb vision in real-time via an AD-WIN (Keithley-Metrabyte) system.

Real-time control

Online detection of saccade onset was determined by an eye velocity threshold, using a two-point central difference algorithm (Bahill and McDonald 1983) with a 10 ms bin width. This threshold was 30°/s and manually adjusted for each subject if it did not allow an accurate detection of the saccades. Online detection of hand pointing movement onset and offset was determined by a fixed 80 mm/s velocity threshold, using the same method as for the eye (10 ms bin width).

Protocol

The experiment consisted of a training session, a pretest, an exposure period, and a posttest. The pre- and posttests were divided into a motor test and a perceptual test. The training block, motor tests, and exposure period shared a common sequence of events but differed in the timing of onset/offset vision of the target and limb (see Fig. 2). For all trials in these blocks, subjects were instructed to position their index finger at a tactile landmark located along the midline on the pointing surface, to look at this starting point when the coincident fixation LED was lit and to look and point at the target as quickly and accurately as possible as soon as it appeared.

All movements were performed with the right arm. The left arm was only used to press on push-buttons in the perceptual test and was kept unseen close to the body throughout the experiment.

Common sequence of events in training session, motor tests, and exposure period Before each trial, subjects had to place their right index finger in the dark on the tactile landmark used as a starting position. This starting point was located along the sagittal plane, approximately 36 cm in front of the subjects' belly. Each trial began after a period of 3 s in the starting position. The ambient light allowing vision of the upper limb was then turned-on as an LED appeared at the fingertip location. Subjects were instructed to look at this LED. For every trial, the EOG signal was offset to zero while the subject fixated the LED. After a pseudo-random delay of 1–2 s, the target was turned-on. This variable duration was introduced to avoid subjects' anticipation. The (peripheral) target always appeared at the same location, at a distance of 25.5 cm to the right of the starting point.

Following this common phase, the trial sequence then differed according to the training session, the motor tests, and the exposure period.

Training The training session consisted of ten trials. Each of them began with the sequence of events just described.

Author's personal copy

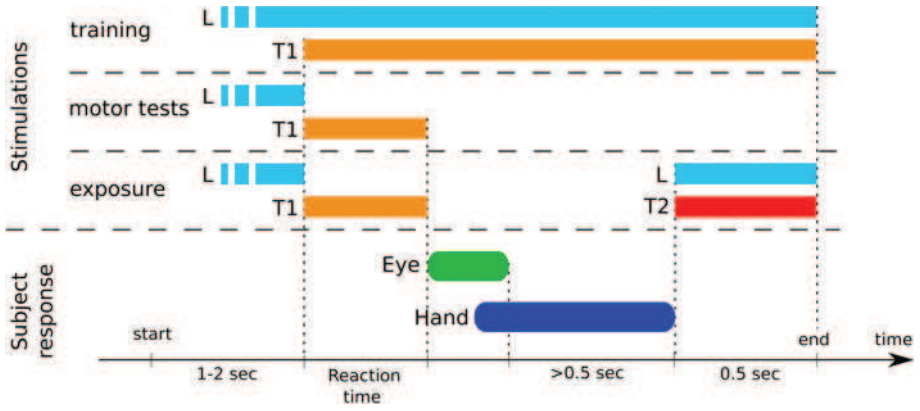


Fig. 2 Exp. A protocol: This figure shows a typical sequence of events of a trial in the training condition (*up*), during the motor test (*middle*), and during the exposure period (*bottom*). Subjects were asked to look and point to a primary target as quickly and accurately as possible. In the training condition, the target was always present and the arm was visible. In the motor tests, the target and the ambient light were turned-off, so that the movement occurred without any feedback. During the exposure period, vision of the hand and of a (secondary) target was simultaneously given at the end of the movement to provide an end point error signal. *L* lighting, *T1* primary target, *T2* secondary target, *Eye* movement of the eye, *Hand* movement of the hand

The starting position LED was turned-off at target onset. Subjects performed a saccade and a pointing movement toward this target, with full vision of their limb and of the target.

Motor test The motor test consisted of ten trials. At the end of the common sequence of events described above, the light and the starting position LED were turned-off at target onset. The target was then turned-off at the first detection of either a saccade toward the target or (exceptionally) of the finger when it started before the saccade (Fig. 2 shows a typical response when the saccade is triggered before the start of the movement). Subjects performed a saccade and a pointing movement in the dark toward the target briefly seen in peripheral vision during the saccadic reaction time.

The motor test was performed just before and just after the exposure period, in order to evaluate the amount of adaptation induced. The order of the perceptual and the motor tests was consequently reversed between the pretest and the posttest. The perceptual test was performed before the motor test in the pretest and after the motor test in the posttest.

Exposure period Trials were very similar to those of the motor test. The only difference was that the final target (named secondary target to differentiate it from the initial peripheral target named primary target) and the light were turned-on again at the end of the hand movement for half a second (see Fig. 2) allowing subjects to see the distance between the movement end point and the secondary target (the error signal). They were instructed to observe their error, without making a hand correction toward the target.

During the first ten trials, the secondary target was at the same location as the primary target. It was then shifted by 1.27 cm (0.5 inches) increments to the right every ten trials, up to a distance of 7.62 cm (3 inches) on the sixth step. The whole exposure period thus consisted of 70 trials. The increment was chosen to be within the natural landing zone of the finger so that subjects could naturally self-attribute the error.

In the few cases when the hand movement lasted less than 500 ms after the end of the saccade, the lighting and the onset of the secondary target were delayed to 500 ms after the end of the saccade in order to prevent any saccadic adaptation. Indeed, Fujita et al. (2002) have shown that the introduction of a large post-saccadic delay (500 ms) between the primary saccade and the onset of the post-saccadic secondary target disrupted saccadic adaptation during a double-step saccadic adaptation paradigm.

Perceptual test Subjects actively placed their right index finger on a tactile mark at the location of the fourth secondary target (i.e., in the middle of the incremental area, 3.81 cm to the right of the primary target). Between each trial, in order to refresh their proprioceptive sense and prevent any drift (Wann and Ibrahim 1992), they were instructed to smoothly move their elbow up while keeping still their index fingertip, whose position was checked online. Subjects were in complete darkness, so that they could not see their arm.

In each trial, an LED target was turned-on to the right or left of the index at a random distance of between 14 and 19 cm. By clicking on the left and right push-buttons with their left hand, subjects were instructed to displace the LED target from left to right until they perceived it as aligned

Author's personal copy

with their felt right index finger. Each push-button increment moved the LED 1.27 cm to the right or left.

This test was carried out in two block conditions, one where the subject fixated an LED at the starting point (*peripheral vision* condition) and the other where the subject looked toward his or her unseen fingertip (*foveal vision* condition).The whole perceptual test consisted of 20 trials under one condition (peripheral or foveal vision) followed by 20 trials under the other condition. The order of the two conditions was counterbalanced among subjects.

Experiment B

Participants

Eleven right-handed subjects participated in the experiment (mean age: 20.5 years, standard deviation: 1.6). They all had normal or corrected to normal vision and no history of neurological or psychiatric disorders. They all gave their informed consent, and the experiment was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki and with the local ethical rules.

Apparatus

Figure 3 gives a schematic view of the apparatus. It consisted of a horizontal white surface (140 × 78 cm) covering a set of red LEDs. The LEDs were invisible when turned-off and diffused over a disk of approximately 1 cm in diameter when turned-on. The subjects sat on a constraining chair to prevent trunk movement, but with free movement of the shoulder and no chin support. A tactile starting point lay in the sagittal plane in front of the subject, at approximately 34 cm from his or her body. A fixation point lay in the sagittal plane at 44 cm from the body of the subject. A set of six white power LEDs was placed above the experimental device to control the vision of the hand online.

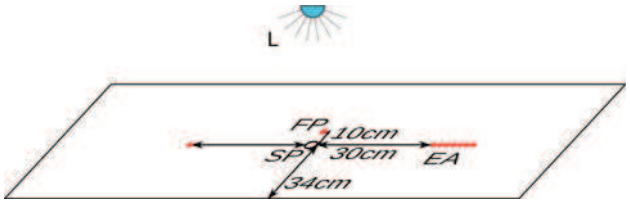


Fig. 3 Exp. B set up: Subjects sat in front of the device. They performed free movements with the right arm above the pointing surface. The starting point was an invisible tactile landmark. Targets were red LEDs under a homogeneous translucent screen. An ambient light could be turned-on/off to allow/prevent vision of the hand. Free index fingertip trajectory was recorded with an Optotrak system. DC horizontal eye movements were recorded with EOG electrodes. All devices were driven by a real-time OS. *EA* incremental exposure area, *FP* fixation point, *L* light, *SP* tactile starting point

The same recording methods and real-time experiment piloting as in Exp A were used.

Protocol

Experiment B included a pretest, an exposure period, and a posttest. The test order was identical in pre- and posttests for one subject and counterbalanced between subjects.

Exposure The sequence of events in the exposure trials was similar to experiment A (see Fig. 2). There were only minor differences.

The movements began at the starting point (see Fig. 3) and were directed toward a primary target at a distance of 30 cm to the right. The shift increment of the secondary target was 1 cm (instead of 1.27 cm in experiment A). There were 20 trials per secondary target shift increment (140 trials in total instead of 70). The starting LED was a few cm farther away than the finger starting point in order to avoid visual masking by the finger at the starting position. It was, however, close enough to allow an accurate visual perception of the hand at the starting position. When the secondary target was exactly hit, the finger partially hid it.

Pre- and posttests The pre- and posttests consisted of pointing and anti-pointing tasks. Pointing movements started from starting point 1 and were directed toward one of two possible targets, either 30 cm to the left of the starting point or 30 cm to the right (same target as the primary target of the exposure period). In the anti-pointing condition, subjects were instructed to point to the symmetrical position of the target relative to the starting point.

The sequence of events was similar to the motor test in experiment A, with the exception that subjects had to keep fixation on the permanently lit fixation point (the starting point of the exposure period) throughout the whole trial. The target was extinguished systematically at hand movement onset. Trials were canceled if subjects made any saccade away from the fixation point.

There were twelve trials in each of the four conditions (pointing rightward, pointing leftward, anti-pointing with movement to the right, anti-pointing with movement to the left), with a total of 48 trials. Trials occurred in a pseudo-random order and the task (pointing or anti-pointing) were communicated to subjects before each trial by a verbal cue.

Results

Experiment A

Despite the interindividual response variability, there was no systematic bias in the training session and the motor

Author's personal copy

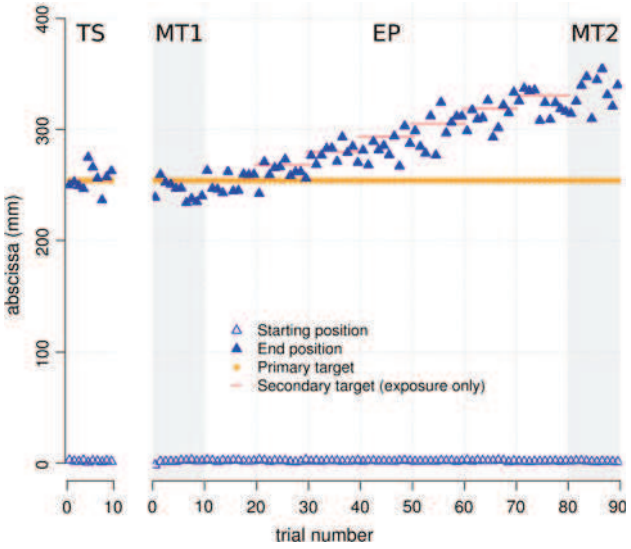


Fig. 4 Single-subject response during exposure (Exp. A) This figure shows the left–right position at the beginning (*empty triangles*) and at the end (*filled triangles*) of each trial. The primary target (*dots*), which elicited the movement, remained at a single position during the exposure, whereas the secondary target (*lines*), which gave the end point error feedback, was shifted in 1 cm steps every 10 trials. The subject gradually adapted his or her movement amplitude to point directly to the secondary target. Movement amplitude in the movement posttest was significantly higher than in pretest. *TS* training session, *MT1* movement pretest, *EP* exposure period, *MT2* movement posttest

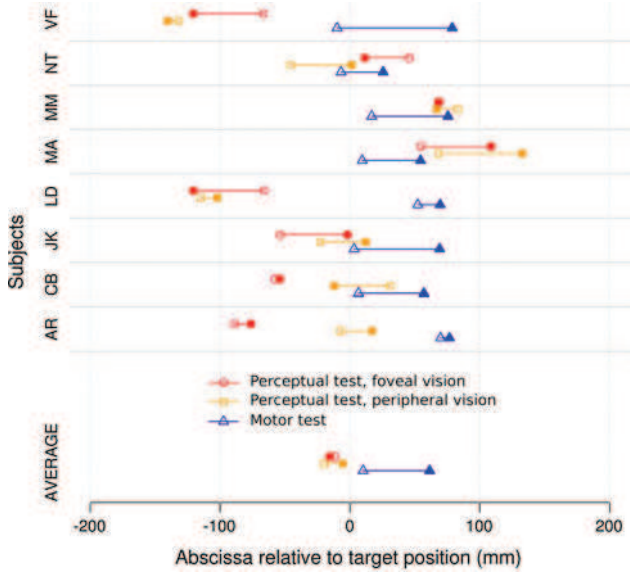


Fig. 5 Exp. A overview results: This figure shows the pre–post differences in the perceptive tests and in the motor test, for each subject. For perceptive tests, the abscissa gives the average visual estimate of the index finger tip position, in the foveal vision condition (*circles*), and in the peripheral vision condition (*squares*). For motor test, the end point abscissa is represented (*triangles*). *Empty symbols* represent the mean values in pretest, whereas *filled symbols* represent the mean values in posttest

pretest. This was confirmed by a *t* test computed on average end points relative to the target in the pretest (−1.5 mm, $t = 1.76$, $df = 7$, $P = 0.12$). During the exposure period, subjects gradually adapted their movement length to that required by the secondary target. We observed a significant motor effect of adaptation on the end point abscissa of the group of subjects (paired *t* test: mean shift = 46 mm, diff std err = 9.4, $t = 4.86$, $df = 7$, P value = 0.0018). An example of one subject's data is given in Fig. 4.

Figure 5 gives an overview of our results. It shows the pre–post difference in movement end point (adaptation vector) and in the visual estimate of index position in the two tested conditions for each subject.

Results are summed up in Table 1. There was no significant global difference in the visual estimate of index position in either the foveal vision condition (paired *t* test: mean shift = −2.7 mm, diff std err = 15, $t = -0.18$, $df = 7$, P value = 0.87) or the peripheral vision condition (paired *t* test: mean shift = 15 mm, diff std err = 13, $t = 1.16$, $df = 7$, P value = 0.29). Besides, we did not find any significant relationship between the perceptual and the motor effects of adaptation. In the peripheral vision condition, the Pearson coefficient of the linear regression between the perceptual shift and the motor shift was −0.3 ($t = -0.7$, $df = 5$, P value = 0.51); in the foveal vision condition, it was 0.14 ($t = 0.32$, $df = 5$, P value = 0.76).

Table 1 Exp. A test results showing the average pre-post amplitude difference in each condition, together with a paired *t* test on this difference

Condition	Pre–post mean difference (mm)	SE (mm)	*t*	*df*	*P* value
Motor test	45	9.7	4.7	7	0.0023
Foveal vision	−2.7	15	−0.18	7	0.87
Peripheral vision	15	13	1.2	7	0.29

This conclusion was corroborated by an unpublished, almost identical, preliminary experiment, except for the method used to determine the correspondence between vision and proprioception. Whereas in the present experiment, subjects had to align a target with their unseen index finger, they had to give a verbal dichotomous response as to the relative location of target and hand in the unpublished experiment and a logit regression was computed to determine the visual estimate of the position of the finger. The two methods converged as both gave similar constant errors.

Experiment B

An overview of data is given in Fig. 6, which shows the pre–post difference in movement end point for each subject in the four conditions tested.

We computed the mean amplitude of movement in each condition for each subject and then performed a paired

Author's personal copy

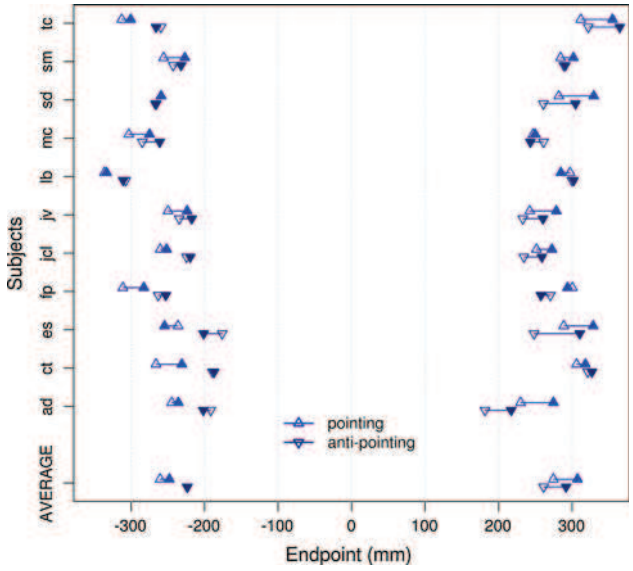


Fig. 6 Exp. B overview results: This figure shows the pre–post differences for each subject. The end point abscissa is represented in the case of pointing (*triangles point-up*) and of anti-pointing (*triangles point-down*). *Empty symbols* represent the mean values in pretest, whereas *filled symbols* represent the mean values in posttest

Table 2 Exp. B test results showing the average pre-post amplitude difference in each condition, together with a paired *t* test on this difference

Stimulation direction	Movement direction	Pre–post mean difference (mm)	SE (mm)	t	*df*	*P* value
Right	Right	22	6.5	3.45	10	0.0062
Left	Right	20	7.7	2.54	10	0.029
Left	Left	15	4.9	2.97	10	0.014
Right	Left	2.2	4.1	0.55	10	0.60

t test analysis in each condition to compare the movement amplitude before and after the exposure period. The results for each condition are given in Table 2. Results revealed a significant adaptation of the pointing movement to the right (condition of the exposure), which was a prerequisite for the subsequent analysis.

To remember our hypotheses, motor effects should be reflected by an increase in rightward movement's amplitude, whatever be the side of the stimulation, whereas perceptual effects should be reflected by an increase in movement's amplitude when the stimulation is on the right, whatever the direction of the movement.

Clearly, results revealed a significant motor effect, as rightward movement's amplitude was significantly higher in posttest, in the two conditions of stimulation (pointing and anti-pointing). On the contrary, as no significant aftereffect was observable on leftward movements with stimulation on the right, we concluded that adaptation had no significant perceptual effects as predicted by our hypotheses.

However, a significant motor shift was unexpectedly observed on pointing movement on the left. Up to now, we have no explanation for this effect. If it was a motor effect, it would logically impact the leftward anti-pointing movements as well. If it was a perceptual effect, it is not clear why it should affect leftward pointing and not leftward anti-pointing (which involved the exposed stimulation). This puzzling but interesting issue would be worth further investigation investigated. Nevertheless, it did not prevent us from answering the question asked in the introduction.

Discussion

Summary of the experiments

The present work was partly a replication of Magescas and Prablanc's (2006) experiment, which assumed that the "saccadic-like" type of protocol used in this experiment was devoid of sensory adaptation. Magescas and Prablanc's assumption was based upon the absence of any visual-to-proprioceptive discrepancy before and after the completion of the goal-directed movement, as well as the absence of any vision during the movement itself. It was also based upon the observed lack of any induced saccadic adaptation following the experimental protocol. However, they did not check the absence of adaptation in the opposite direction to the adapted side. The additional control tests performed here showed that the visuomotor adaptation observed by these authors was devoid of any sensory components as they assumed. These control tests also showed that the adaptation was unilateral and did not result from a gain change in the movement amplitude irrespective of its direction.

The first experiment (A) was a direct test of the coherence between vision and proprioception, which is supposed to be altered if there is any perceptual adaptation. We tested this coherence in two static conditions: the first one involved an assessment of the visual-to-proprioceptive matching under peripheral vision, which was the most likely to reveal a mismatch if there was any. The second condition was a control in which we did not expect any sensory adaptation-related changes. In both conditions, no significant changes appeared between pre- and posttests. This result was a first piece of evidence showing that a visuomotor adaptation can act only on the motor component of the visuomotor system.

The critical point was provided by the second experiment (B). We transposed the anti-saccades test of Collins et al. (2008) aimed at determining whether the locus of saccadic adaptation took place before or after the

Author's personal copy

transformation of visual coordinates into motor commands. In the pre- and posttests, subjects had to point to a target (pointing task) or to the opposite of the target relative to the starting point (anti-pointing task). All movements that were performed in the same direction as the exposed movement (pointing and anti-pointing rightward) were of a similar amplitude and significantly larger after the adaptation exposure (see Table 1). On the contrary, no significant difference was observed for the anti-pointing movement associated with the exposed target. Had a perceptual adaptation been involved, we would have expected an adaptation of the anti-pointing with a target on the right and movement on the left, because the altered perception of the position of the target on the right would have influenced the computation of the arm end point (on the left). Conversely, we would have expected little or no adaptation of anti-pointing rightward, because the target on the left would have been correctly located before the spatial transformation from the visual input to the motor output.

A "pure" motor adaptation

Our results bring additional evidence that the adaptation protocol proposed by Magescas and Prablanc (2006) involves little if any sensory components. Indeed, the adaptation failed to reveal an effect occurring at another level than the motor planning. This corresponds to a remapping of spatially coded movement commands or "*recalibration*" proposed by Redding and Wallace (2006) to account for visuomotor prism adaptation.

To our knowledge, this kind of "pure" motor adaptation is not documented in the literature of prism adaptation. The sensory components have been highlighted from early studies to recent ones (Redding and Wallace 2006) with the notion of "*realignment*," a static process bringing the origins of visual and somatosensory coordinate systems into correspondence.

Prism adaptation artificially induces a visuo-proprioceptive discrepancy. Thus, a sensory adaptation occurs correlatively to a motor adaptation. It involves an adaptation of the felt position of the limb relative to the body (Harris 1963; Riley and Black 2003) as well as a change of the apparent visual direction (Craske 1967; Welch et al. 1974; Vetter et al. 1999).

The same applies to those protocols based on a rotation of the visual feedback from the moving hand (e.g., Cressman and Henriques 2009, 2010; Wong and Henriques 2009; Hegele and Heuer 2010) where the sensory effects of such paradigms have been investigated. Non-negligible effects were observed by Cressman and Henriques (2009) representing one-third of the visuomotor adaptation. The same team (Cressman and Henriques 2010) exposed subjects either actively or passively to misaligned sensory inputs without retinal error available and found a kinesthetic adaptation representing about one-fifth of the adaptation. Hegele and Heuer (2010) in a differential study between young and elderly with augmented information used a visual feedback rotation and found proprioceptive shifts of about 2–3°. However, Wong and Henriques (2009) found that visuomotor adaptation does recalibrate kinesthetic sense of felt hand path. Bernier et al. (2006) exposed a deafferented patient to the same rotated visual feedback and suggested that the observed adaptation was likely mediated by a comparison between the expected visual feedback as predicted by a forward model and the actual visual feedback from the movement.

As regards the adaptation to force field, a recent study by Ostry et al. (2010) provided evidence of a significant effect on the felt position of the limb. The alleged origin of this effect involves a discrepancy between the predicted reafferences and the actual ones.

To sum up, it appears that among the three major protocols classically used in hand reaching adaptation a sensory adaptation may occur when sensory inputs are in conflict.

Why does "saccadic-like" hand pointing adaptation not induce sensory adaptation?

The preceding statement raises the question of the specificity of our paradigm. We present putative criteria for conducting a motor adaptation without sensory change.

First, the exposure should not involve any intersensory discrepancy, which seems quite obvious when considering the literature on prism adaptation and adaptation to distorted visual feedback from the hand. In the present protocol, the hand was seen at its actual location before and after the movement.

Second, the movement should be ballistic, i.e., there should be no online control. The final error should be the only consequence of the initial motor planning. Such a constraint prevents the online comparison between predicted and actual reafference, which is believed to be critical for adaptation (Tseng et al. 2007; Ostry et al. 2010).

Under such conditions, there is a good agreement between results from saccadic and upper limb reaching adaptive behaviors. In particular, our conclusions from the anti-pointing task are very close to those of Cotti et al. (2009), who conducted a saccadic adaptation experiment during which they tested the anti-saccade behavior.

A last and important characteristic of our paradigm should be highlighted; it did not induce any saccadic adaptation. This was a priori expected in Magescas and Prablanc's experiment (2006) as Fujita et al. (2002) showed that when a double-step experiment involved the onset of the second target more than 500 ms after the saccade to the first step, the reiteration of trials did not induce any

Author's personal copy

saccadic adaptation, due to the temporal de-correlation between the two steps. In prism adaptation, it is worth mentioning that delaying the terminal error feedback beyond 500 ms suppresses the adaptation in monkeys (Kitazawa and Yin 2002). The two observations from Fujita and Kitazawa and Yin emphasize the synchrony of reafferent signals and movement end in developing adaptation. Magescas and Prablanc's experiment involved pointing movements whose duration was around 500 ms and the measured saccadic gain was uninfluenced by the adaptation procedure as expected, while the visual feedback from the hand and target was delivered at the exact hand movement end. This point is crucial as previous studies (Bekkering et al. 1995; Bock et al. 2008) on hand–eye coordination have found a transfer of the saccadic adaptation to the hand reaching and suggested that the two oculomotor and upper limb control systems may use a common signal to specify eye and arm localization. Other studies have found little or no transfer to the hand (Kröller et al. 1999) when the saccade was not associated with the hand pointing.

The above analysis of our data obtained with the "saccadic-like" visuomotor adaptation brings new insight into the literature. In particular, the protocol of Martin et al. (1996b) satisfies the proposed criteria to elicit a pure motor adaptation. Although it was based on a visual perturbation by means of prisms, it did not include the classical characteristics of a prismatic adaptation; the hand was not in sight, which means that the intersensory discrepancy was absent. In addition, movements were ballistic as the task consisted of throwing a ball of clay and thus no online correction was possible. Although the comparison between Martin et al's paradigm and ours is not straightforward, it has the key features to induce a motor adaptation free of sensory changes.

On the notion of error signal

The above discussion is informative when considered in terms of error signals. The error signal notion has been extensively used to describe variables of a very different nature. In the literature, it refers to neural information coming from either an intersensory conflict, online corrections based upon a visual observation of the hand trajectory error with respect to the target, a discrepancy between predicted and actual reafferences (Held 1961; Diedrichsen et al. 2005; Tseng et al. 2007), or from a terminal visual error between the end point effector and the target.

Apparently, each of these signals can, on its own, elicit a visuomotor adaptation. In the present study, the only error signal involved was a static retinal difference between the index fingertip and the target at movement end, and the only adaptive response was motor. The analogy with the saccadic adaptation has to be highlighted as the saccadic error is the retinal eccentricity of the target at saccade end, i.e., at movement end. Our results fully agree with Wallman and Fuchs (1998), who demonstrated that saccadic adaptation involves an error signal that is visual, not motor, but that the adaptation itself is primarily motor. In addition, the anti-pointing task in exp 2 is another indication that the adaptation takes place at the motor level.

Thus, the key contribution of the present study is to establish a clear causal relationship between the retinal static error signal at movement end and the adaptation of the only motor plan, in an implicit context, subjects being unaware of the artificial nature of the error signal.

Other studies have focused on the interaction between strategic and implicit processes allowing an appropriate visuomotor behavior under altered visual feedback. Taylor et al. (2010) investigated in either healthy subjects or cerebellar patients in an adaptation to a rotated visual feedback. They explored the hypothesis of an independence between implicit corrective processes and explicit cognitive strategies through a task putting the explicit and implicit mechanisms in conflict. As predicted, they observed an interference in healthy subjects and none in cerebellar patients, indirectly showing that implicit adaptive processes involved cerebellar functions. If Baizer and Glickstein (1974), Baizer et al. (1999), Weiner et al. (1983) were among the first to show that prism adaptation involved the cerebellar functions, Thach's team (Martin et al. 1996a) found that, when adapting to balls throwing through prisms, the most impaired cerebellar patients were those whose olivo-cerebellar pathway was disrupted. In addition, in normal subjects (Martin et al. 1996b), they observed a lack of transfer from the adapted hand to the non-adapted hand showing that the adaptation did not involve any visual component. They suggested it involved a given type of synergies, as an adapted overhand throwing did not transfer to underhand throwing. Despite the difference between our paradigm and theirs, both were characterized by a terminal feedback error without intersensory conflict (as the hand was nearly hidden during throwing). Thus, it would seem that all paradigms involving a final error processing without intersensory conflict rely on a type of cerebellar process similar to saccadic adaptation. However, another type of error processing is the conflict between expected visual feedback derived from the output of an internal model and the actual visual feedback. This source of error processing is known to be a major source of adaptation (Held 1961), involving cerebellar functions together with PPC (Diedrichsen et al. 2005; Tseng et al. 2007), although terminal error feedback and error derived from prediction have not been totally disentangled in fMRI studies. Within the oculomotor system, it has been suggested that the vestibulo-ocular reflex depends upon an error signal conveyed through the inferior olive (Ito 2002). Patients with Wallenberg syndrome, with a likely disruption of olivo-cerebellar

Author's personal copy

pathways, no longer exhibit saccadic adaptation (Waespe and Baumgartner 1992). Similarly, throwing adaptation under prism-displaced vision is impaired in patients with focal olivo-cerebellar lesions (Martin et al. 1996a). If "saccadic-like" visuomotor adaptation in such patients turned out to exhibit the same type of impairment, it would suggest a similar adaptive processing of end point errors in both the oculomotor and skeletal motor systems despite their many differences, as proposed by Robinson (1986) more than two decades ago. Whereas the role of the cerebellum in motor learning has been shown to be task-dependent Bloedel (2004), the putative cerebellar contribution might be very likely effector-specific in the present study, as the adaptive process developed in a complete unawareness, precluding strategic behavior.

Acknowledgments The experiments were performed in the "Plateforme Mouvement et Handicap" HCL-Lyon Neuroscience Research Center, providing the software and electronics development. The authors thank Frédéric Volland for building the set up. This research was supported by a grant of Cluster 11 of Région Rhône-Alpes.

References

Awater H, Burr D, Lappe M, Morrone MC, Goldberg ME (2005) Effect of saccadic adaptation on localization of visual targets. J Neurophysiol 93(6):3605–3614

Bahcall DO, Kowler E (1999) Illusory shifts in visual direction accompany adaptation of saccadic eye movements. Nature 400(6747):864–866

Bahill AT, McDonald JD (1983) Frequency limitations and optimal step size for the two-point central difference derivative algorithm with applications to human eye movement data. IEEE Trans Biomed Eng 30(3):191–194

Baizer JS, Glickstein M (1974) Role of cerebellum in prism adaptation. J Physiol 236(1):34P–35P

Baizer JS, Kralj-Hans I, Glickstein M (1999) Cerebellar lesions and prism adaptation in macaque monkeys. J Neurophysiol 81(4):1960–1965

Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O (1999) Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations. Exp Brain Res 125(4):410–416

Bekkering H, Adam JJ, van den Aarssen A, Kingma H, Whiting HT (1995) Interference between saccadic eye and goal-directed hand movements. Exp Brain Res 106(3):475–484

Bernier PM, Chua R, Bard C, Franks IM (2006) Updating of an internal model without proprioception: a deafferentation study. Neuroreport 17(13):1421–1425

Bloedel JR (2004) Task-dependent role of the cerebellum in motor learning. Prog Brain Res 143:319–329

Bock O, Schmitz G, Grigorova V (2008) Transfer of adaptation between ocular saccades and arm movements. Hum Mov Sci 27(3):383–395

Bruno A, Morrone MC (2007) Influence of saccadic adaptation on spatial localization: comparison of verbal and pointing reports. J Vis 7(5):16.1–16.13

Cameron BD, Franks IM, Inglis JT, Chua R (2010) Reach adaptation to explicit vs. implicit target error. Exp Brain Res 203(2):367–380

Chua R, Carson RG, Goodman D, Elliott D (1992) Asymmetries in the spatial localization of transformed targets. Brain Cogn 20:227–235

Colby CL, Duhamel JR, Goldberg ME (1995) Oculocentric spatial representation in parietal cortex. Cereb Cortex 5(5):470–481

Collins T, Doré-Mazars K, Lappe M (2007) Motor space structures perceptual space: evidence from human saccadic adaptation. Brain Res 1172:32–39

Collins T, Vergilino-Perez D, Delisle D, Doré-Mazars K (2008) Visual versus motor vector inversion in the antisaccade task: a behavioral investigation with saccadic adaptation. J Neurophysiol 99:2708–2718

Cotti J, Panouillères M, Munoz DP, Vercher J-L, Pélisson D, Guillaume A (2009) Adaptation of reactive and voluntary saccades: different patterns of adaptation revealed in the antisaccade task. J Physiol 587(1):127–138

Craske B (1967) Adaptation to prisms: change in internally registered eye-position. Br J Psychol 58(3):329–335

Cressman EK, Henriques DY (2009) Sensory recalibration of hand position following visuomotor adaptation. J Neurophysiol 102(6):3505–3518

Cressman EK, Henriques DY (2010) Reach adaptation and proprioceptive recalibration following exposure to misaligned sensory input. J Neurophysiol 103(4):1888–1895

Desmurget M, Gréa H, Grethe JS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (2001) Functional anatomy of nonvisual feedback loops during reaching: a positron emission tomography study. J Neurosci 21(8):2919–2928

Diedrichsen J, Hashambhoy Y, Rane T, Shadmehr R (2005) Neural correlates of reach errors. J Neurosci 25(43):9919–9931

Elliott D, Helsen W, Chua R (2001) A century later: Woodworth's (1899) two-component model of goal-directed aiming. Psychol bull 127(3)

Fujita M, Amagai A, Minakawa F, Aoki M (2002) Selective and delay adaptation of human saccades. Brain Res Cogn Brain Res 13(1):41–52

Ghahramani Z, Wolpert DM, Jordan MI (1996) Generalization to local remappings of the visuomotor coordinate transformation. J Neurosc 16(21):7086–7096

Gomi H (2008) Implicit online corrections of reaching movements. Curr Opin Neurobiol 18(6):558–564

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

Gritsenko V, Yakovenko S, Kalaska JF (2009) Integration of predictive feedforward and sensory feedback signals for online control of visually guided movement. J Neurophysiol 102(2):914–930

Hallett PE (1978) Primary and secondary saccades to goals defined by instructions. Vis Res 18(10):1279–1296

Harris CS (1963) Adaptation to displaced vision: visual, motor, or proprioceptive change? Science 140:812–813

Hatada Y, Rossetti Y, Miall RC (2006) Long-lasting aftereffect of a single prism adaptation: shifts in vision and proprioception are independent. Exp Brain Res 173(3):415–424

Heath M, Maraj A, Gradkowski A, Binsted G (2009) Anti-pointing is mediated by a perceptual bias of target location in left and right visual space. Exp Brain Res 192:275–286

Hegele M, Heuer H (2010) The impact of augmented information on visuo-motor adaptation in younger and older adults. PLoS One 5(8):e12071

Held R (1961) Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination. J Nerv Ment Dis 132:26–32

Hopp JJ, Fuchs AF (2004) The characteristics and neuronal substrate of saccadic eye movement plasticity. Prog Neurobiol 72(1):27–53

Ito M (2002) The molecular organization of cerebellar long-term depression. Nat Rev Neurosci 3(11):896–902

Jakobson LS, Goodale MA (1989) Trajectories of reaches to prismatically-displaced targets: evidence for "automatic" visuomotor recalibration. Exp Brain Res 78(3):575–587

Author's personal copy

Kawato M (1999) Internal models for motor control and trajectory planning. Curr Opin Neurobiol 9(6):718–727
Keele SW, Posner MI (1968) Processing of visual feedback in rapid movements. J Exp Psychol 77(1):155–158
Kitazawa S, Yin PB (2002) Prism adaptation with delayed visual error signals in the monkey. Exp Brain Res 144(2):258–261
Kluzik J, Diedrichsen J, Shadmehr R, Bastian AJ (2008) Reach adaptation: what determines whether we learn an internal model of the tool or adapt the model of our arm? J Neurophysiol 100:1455–1464
Kornheiser AS (1976) Adaptation to laterally displaced vision: a review. Psychol Bull 83(5):783–816
Krakauer JW, Pine ZM, Ghilardi MF, Ghez C (2000) Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. J Neurosci 20(23):8916–8924
Kröller J, De Graaf JB, Prablanc C, Pélisson D (1999) Effects of short-term adaptation of saccadic gaze amplitude on hand-pointing movements. Exp Brain Res 124(3):351–362
Lackner JR, Dizio P (1994) Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. J Neurophysiol 72(1):299–313
Magescas F, Prablanc C (2006) Automatic drive of limb motor plasticity. J Cogn Neurosc 18(1):75–83
Maraj A, Heath M (2010) Antipointing: perception based visual information renders an offline mode of control. Exp Brain Res 202(1):55–64
Martin TA, Keating JG, Goodkin HP, Bastian AJ, Thach WT (1996a) Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. Brain 119(4):1183–1198
Martin TA, Keating JG, Goodkin HP, Bastian AJ, Thach WT (1996b) Throwing while looking through prisms. II. Specificity and storage of multiple gaze-throw calibrations. Brain 119(4):1199–1211
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
Miall RC, Weir DJ, Wolpert DM, Stein JF (1993) Is the cerebellum a smith predictor? J Mot Behav 25(3):203–216
Michel C, Pisella L, Prablanc C, Rode G, Rossetti Y (2007) Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prims. J Cog Neurosc 19(2):341–350
Munoz DP, Everling S (2004) Look away: the anti-saccade task and the voluntary control of eye movement. Nature 5:218–228
Mussa-Ivaldi FA, Giszter SF (1992) Vector field approximation: a computational paradigm for motor control and learning. Biol Cybern 67(6):491–500
Ostry DJ, Darainy M, Mattar AA, Wong J, Gribble PL (2010) Somatosensory plasticity and motor learning. J Neurosci 30(15):5384–5393
Panouillères M, Weiss T, Urquizar C, Salemme R, Munoz DP, Pélisson D (2009) Behavioral evidence of separate adaptation mechanisms controlling saccade amplitude lengthening and shortening. J Neurophysiol 101(3):1550–1559
Pélisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M (1986) Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. Exp Brain Res 62(2):303–311
Pisella L, Mattingley JB (2004) The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect. Neurosci Biobehav Rev 28(2):181–200
Prablanc C, Jeannerod M (1975) Corrective saccades: dependence on retinal reafferent signals. Vision Res 15(4):465–469
Prablanc C, Martin O (1992) Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. J Neurophysiol 67(2):455–469
Quaia C, Optican LM, Goldberg ME (1998) The maintenance of spatial accuracy by the perisaccadic remapping of visual receptive fields. Neural Netw 11(7–8):1229–1240
Redding GM, Wallace B (2006) Generalization of prism adaptation. J Exp Psychol 32(4):1006–1022
Riley MA, Black DP (2003) Prism exposure affects the proprioceptive frames of reference for interlimb rhythmic coordination. Mot Control 7(1):57–70
Robinson DA (1986) Is the oculomotor system a cartoon of motor control? Prog Brain Res 64:411–417
Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM (2004) On-line control of the direction of rapid reaching movements. Exp Brain Res 157(4):468–471
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
Soechting JF, Lacquaniti F (1983) Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location. J Neurophysiol 49(2):548–564
Spijkers W, Spellerberg S (1995) On-line visual control of aiming movements. Acta Psychol (Amst) 90(1–3):333–348
Taylor JA, Klemfuss NM, Ivry RB (2010) An explicit strategy prevails when the cerebellum fails to compute movement errors. Cerebellum 9(4):580–586
Tseng Y, Diedrichsen J, Krakauer JW, Shadmehr R, Bastian AJ (2007) Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation reaching. J Neurophysiol 98:54–62
van den Dobbelsteen JJ, Brenner E, Smeets JB (2003) Adaptation of movement endpoints to perturbations of visual feedback. Exp Brain Res 148:471–481
Vetter P, Goodbody SJ, Wolpert DM (1999) Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. J Neurophysiol 81:935–939
Von Holst E, Mittelstaed H (1950) Das reafferenzprinzip. Wechelwirkung Zwischen Zentralnerven system und peripherie. Naturwis 37:464–476
Waespe W, Baumgartner R (1992) Enduring dysmetria and impaired gain adaptivity of saccadic eye movements in Wallenberg's lateral medullary syndrome. Brain 115:1123–1146
Wagner MA, Smith MJ (2008) Shared internal models for feedforward and feedback control. J Neurosc 28(42):10663–10673
Wallman J, Fuchs AF (1998) Saccadic gain modification: visual error drives motor adaptation. J Neurophysiol 80(5):2405–2416
Wann JP, Ibrahim SF (1992) Does limb proprioception drift? Exp Brain Res 91:162–166
Weiner MJ, Hallett M, Funkenstein HH (1983) Adaptation to lateral displacement of vision in patients with lesions of the central nervous system. Neurology 33(6):766–772
Welch RB, Choe CS, Heinrich DR (1974) Evidence for a three-component model of prism adaptation. J Exp Psychol 103(4):700–705
Wolpert DM (1997) Computational approaches to motor control. Trends Cogn Sci (Regul Ed) 1(6):209–216
Wolpert DM, Miall RC (1996) Forward models for physiological motor control. Neural Netw 9(8):1265–1279
Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI (1995) An internal model for sensorimotor integration. Science 269(5232):1880–1882
Wong T, Henriques D (2009) Visuomotor adaptation does not recalibrate kinesthetic sense of felt hand path. J Neurophysiol 101(2):614–623
Woodworth RS (1899) The accuracy of voluntary movement. Psychol Rev 3(3 Suppl 13):1–119

3 Transfert de l'adaptation à une tâche de reproduction de longueur

L'expérience B décrite dans l'article incluait des tests et des sessions qui n'ont pas été publiés. Il s'agissait, d'une part, d'un pré-test et d'un post-test portant sur une tâche de reproduction de longueur, et, d'autre part, d'une session de contrôle complète. La tâche de reproduction de longueur avait pour objectif d'étudier le transfert de l'adaptation à une tâche nettement différente du pointage, mais qui mettait en jeu un mouvement similaire. Ainsi, nous isolions la composante de la chaîne visuo-motrice qui se situe au plus proche des commandes motrices. Ceci permettait de savoir si l'adaptation avait lieu sur cette composante, ou sur une composante amont. Cette tâche s'effectuait en deux temps. D'abord, nous présentions une règle rouge de 30cm de longueur, à 17cm au-dessus du plan de pointage, et dont les extrêmités coïncidaient en x et y avec le point de départ et le point d'arrivée du mouvement adapté (voir figure 1.1). Le sujet devait mémoriser la position de la règle sans effectuer de mouvement. Son index était placé sur un point de départ secondaire. La règle était présentée pendant 4 secondes. Ensuite, la lumière s'éteignait, la règle était enlevée par un système mécanique, et, au signal de départ, le sujet devait effectuer pendant 3 secondes des mouvements de va-et-vient comme si son index suivait le bord de la règle d'une extrêmité à l'autre. Pour analyser les résultats, nous avons pris en compte le premier mouvement de va-et-vient. Nous avons comparé l'amplitude du déplacement vers la droite à celle du déplacement vers la gauche. La figure 1.2 illustre le principe de récupération de ces valeurs. Afin d'augmenter nos chances de discriminer les effets de l'adaptation sur le différentiel droite-gauche des mouvements de va-et-vient, nous avons contrasté nos analyses avec celles d'une session contrôle. Celle-ci comportait exactement les mêmes blocs que la session normale, à la différence près que, durant le bloc d'exposition, aucun saut de cible n'était introduit. L'ordre de passage entre expérience et contrôle a été contrebalancé entre les sujets, et le temps minimum entre les deux sessions était d'une semaine.

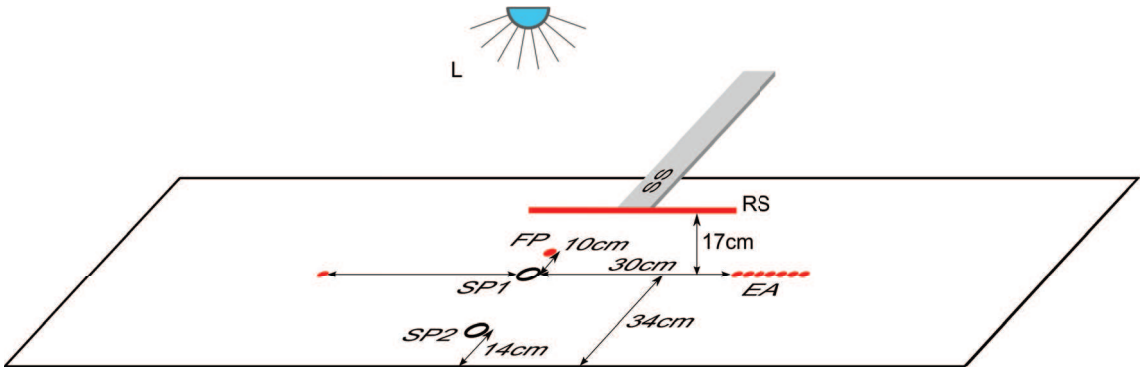


FIGURE 1.1 – Dispositif expérimental

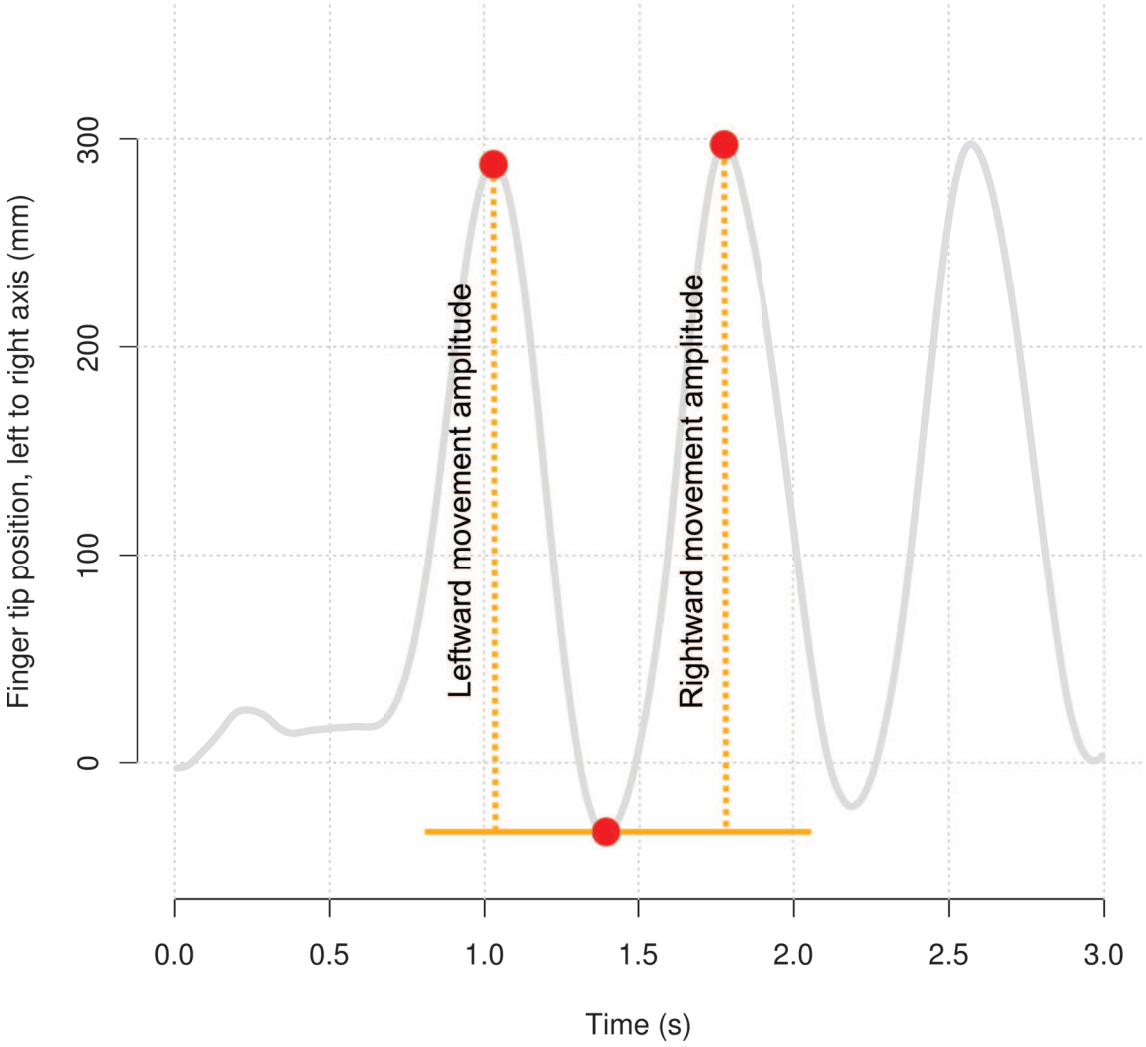


FIGURE 1.2 – Exemple de mesure

Le tableau 1.1 résume les tests statistiques. Nous avons procédé à une série de différences : la différence entre l'amplitude du mouvement vers la droite et l'amplitude du mouvement vers la gauche, puis la différence entre pré-test et post-test, et enfin la différence entre session normale et session de contrôle. Une analyse par t-test a montré que l'adaptation avait une influence significative sur le différentiel des amplitudes droite-gauche. Cela signifie que l'adaptation augmente l'amplitude des mouvements vers la droite comparativement aux mouvements vers la gauche. Ceci constitue un résultat très intéressant, car cela montre que l'adaptation a un effet sur une tâche qui ne partage avec le mouvement adapté que ses caractéristiques spatiales. Ceci conforte l'idée que l'adaptation porte sur une composante essentiellement motrice de la chaîne visuo-manuelle.

TABLE 1.1 – Résultat des tests statistiques

Parameter	**Pre-test mean**	**Post-test mean**	**Pre-post mean difference**	**t**	**df**	**p-value**
Rightward movement amplitude	313 mm	348 mm	35 mm	2.60	7	0.035
Leftward movement amplitude	316 mm	343 mm	27 mm	2.25	7	0.059
Difference (rightward - leftward)	-3 mm	5 mm	**8 mm**	2.54	7	**0.038**

Chapitre 2

Seconde publication : Generalization properties of a "saccadic-like" hand reaching adaptation along a single degree of freedom

1 Résumé de l'article

A travers le chapitre précédent, nous avons vu que les facteurs sensoriels sont, sinon absents, du moins très réduits dans l'adaptation que nous étudions. Cette adaptation a donc lieu au niveau de la production des programmes moteurs. Mais comment ces programmes sont-ils modifiés exactement ? [Magescas 2006a] proposent que l'adaptation opère sur les gains moteurs au niveau articulaire, de façon spécifique sur les groupes agonistes et antagonistes au mouvement. Pour en venir à cette idée, ils remarquent que la généralisation obtenue est incompatible avec l'hypothèse d'un codage vectoriel du mouvement dans l'espace des tâches, et serait mieux décrite par une généralisation dans l'espace articulaire. Cependant, en raison de la grande complexité de la relation entre les actions individuelles des muscles et les mouvements articulaires produits, une analyse des mouvements libres semble hors de portée. Nous avons préféré simplifier la situation, en restreignant les mouvements à un seul degré de liberté, celui de flexion/extension du coude. Ainsi, les mouvements sont reliés de façon univoque au différentiel de contraction entre les muscles fléchisseurs et les muscles extenseurs, le degré de co-contraction restant malgré tout inconnu. Dans cette situation, l'espace des tâches est confondu avec l'espace articulaire. Etant établi par [Magescas 2006a] que la généralisation n'avait pas lieu dans l'espace des tâches, nous avons considéré que ce que l'on observait provenait d'une généralisation dans l'espace articulaire. L'idée était de dégager les règles de généralisation à ce niveau élémentaire, pour proposer plus tard un modèle de la généralisation en mouvements libres. Nous avons utilisé quatre pré et post-test destinés à explorer le plus grand nombre d'hypothèses de généralisation possible. Le premier a permis de montrer que l'adaptation se transférait intégralement aux mouvements de même amplitude mais dont le point de départ était décalé. Le deuxième a montré que le mouvement inversant les points de départ et d'arrivée n'était pas affecté. Le troisième test a révélé la modification du gain entre la distance de la cible et l'amplitude du mou-

vement. Le quatrième a permis d'exclure l'hypothèse d'une généralisation dans le cadre de la théorie du point d'équilibre. Ainsi, nous avons dégagé les "règles" de généralisation suivantes : l'adaptation consiste en une modification du gain moteur dans la direction exposée uniquement ; elle se généralise indépendamment du point de départ et du point d'arrivée. Ces observations sont compatibles avec l'hypothèse d'un codage vectoriel du mouvement dans l'espace articulaire. Elles sont également équivalentes à ce qui a été décrit pour l'adaptation saccadique.

2 Reproduction de l'article

Author's personal copy

Exp Brain Res
DOI 10.1007/s00221-011-2965-8

RESEARCH ARTICLE

Generalization properties of a "saccadic-like" hand-reaching adaptation along a single degree of freedom

Damien Laurent · Olivier Sillan · Claude Prablanc

Received: 9 July 2011 / Accepted: 20 November 2011
© Springer-Verlag 2011

Abstract Visuomotor-adaptation experiments devoted to the study of plasticity are also used to indirectly test hypotheses about how the brain encodes the spatio-temporal characteristics of arm movement directed at a visual target. A current major theory, the vectorial coding hypothesis, postulates that arm movements are processed differentially for direction and amplitude. This approach, at first developed in an extrinsic Cartesian frame of references, has been also adopted in an intrinsic joint space. In the present paper, we report an experiment that corroborates this last point of view. Subjects performed pointing movements in a one degree of freedom condition, while systematic self-attributed endpoint errors were introduced. Through an observation of motor behavior in a battery of pre- and post-tests, we suggested that adaptation consisted in an increase in the motor gain in the adapted direction, with a perfect transfer to all starting points in the experimental reaching space. We explained the results by the absence of intersensory conflict and of correlative sensory adaptive component. As this paradigm was adapted from the saccadic adaptation paradigm, we eventually compared the two paradigms and highlighted that both induced mostly motor effects.

Keywords Adaptation · Visuomotor · Arm · Saccade · Pointing

D. Laurent (✉) · O. Sillan · C. Prablanc
ImpAct Team, INSERM, U1028, CNRS, UMR5292,
Lyon Neurosciences Research Center, Bron, France
e-mail: dlaurent0@gmail.com
URL: http://u864.lyon.inserm.fr

O. Sillan
e-mail: olivier.sillant@inserm.fr

C. Prablanc
e-mail: claude.prablanc@inserm.fr

D. Laurent · O. Sillan · C. Prablanc
Université Lyon 1, Villeurbanne, France

O. Sillan
Plateforme Mouvement et Handicap, Hospices Civils de Lyon,
Lyon Neurosciences Research Center, Lyon, France

Introduction

In the domain of visuomotor adaptation, the emphasis is usually put on how the goal, the state of the effectors, and the trajectory of the endpoint effector are represented in space by the CNS. This is well illustrated by the example of the adaptation of pointing behavior while viewing through prisms that have been extensively studied for decades (see Kornheiser 1976 for a review). Such an experiment involves simultaneous modifications occurring at many levels: at the visual level with the change of the perception of the environment with respect to the body, correlative to a reinterpretation of the neutral position of the eye and of the straight ahead; at the multisensory level since a new mapping between visual and proprioceptive information is necessary; and at the motor planning level as pointing error decreases trials after trials.

Because of the complexity of the relationship between muscle forces and body parts' movement, our knowledge of the actual links between a global visuomanual adaptation and the different axial and proximal muscles' innervations is limited. Within much simpler visuomotor systems such as the oculomotor system, the horizontal eye movements are controlled exclusively by two agonist–antagonist muscles. The adaptation of horizontal saccades in the double-step paradigm (originally introduced by McLaughlin 1967; for a

Published online: 06 December 2011

Author's personal copy

review see Hopp and Fuchs 2004; Pélisson et al. 2010) results schematically in a change of the gain of the response along the direction of the adapted saccade, with an unchanged gain in the opposite direction. It shows that the adaptation is essentially specific of the agonist muscle or group of muscles and involves little contribution of sensory changes. In the highly complex motor system of upper limb, there is no clear correspondence between the muscles' contractions and the effectors movements. However, the paradigm of Martin et al. (1996) addressed the question of the effects on muscles innervation for the first time. In their experiment, subjects had to throw little balls of clay to a target under prism altered vision. Importantly, the arm was not in sight during the throw, so that there was no intersensory conflict. Overhand throwing transferred neither to the underhand throwing nor to the unadapted arm. At elbow level, overhand throwing implied extension, whereas underhand throwing implied flexion. This indicates that adaptation implicated the only elbow extensor muscles of the adapted hand.

Roughly, the presence of sensory modifications at the peripheral or central level interferes with the analysis of the modifications occurring in the motor program itself. Rather, it favors the analysis of the phenomena in terms of space coding adaptation, whether it is in Cartesian or polar coordinates in the task space, or in joint space. There are few examples of a pure visual adaptation where the behavioral after-effect can be accounted for by the visual after-effect (Craske 1967). Generally, the dissociation of the sensory and motor components of the after-effects is particularly difficult, as the planning is based upon a representation of the sensori-to-motor transformations (the inverse model) and the motor execution itself upon a representation of the expected reafferences (the forward model).

On the contrary, when a visuomotor adaptation is devoid of sensory effects, one can more easily focus on the way the motor program itself is affected. Such a "pure" motor adaptation has been proposed by Magescas and Prablanc (2006a), in the same vein as studies on the oculomotor saccadic adaptation (Wallman and Fuchs 1998). In brief, their protocol elicited an unconscious adaptation of pointing movement to a single target, by introducing an artificial endpoint error that was interpreted by the CNS as a self-motor planning and execution error. In pre-test and post-test, the effects of the exposure period was assessed on pointing movement from a different starting point to different targets. The authors assumed that an adaptive potential sensory effect was impossible, as the vision of the hand was kept unaltered when available (i.e., before and after each exposure trial). In a recent work (Laurent et al. 2011), we have conducted additional experiments to discard the existence of a sensory component possibly induced by their protocol.

In their conclusions, Magescas and Prablanc (2006a) suggested that the adaptation likely consisted in an increase of motor gain mostly at shoulder and elbow levels for both extensions involved in the exposure. Since their subjects performed free movements of the arm in 3D space with a noticeable contribution of at least 5 degrees of freedom, it seems unrealistic to determine the change in muscle contractions responsible for the observed effects. To figure out how complex it would be, one should consider that each muscle may act on one or two joints, implying multiple degrees of freedom of the arm in a proper way. Hence, testing the hypothesis of the authors needs a transposition of their protocol to a context allowing a clear correspondence between movement and muscle forces. In the present work, we purposively applied this adaptation protocol while restraining movements to the only degree of freedom of flexion/extension of the elbow. This way, elbow flexion resulted from global innervations of the group of flexor muscles, whereas extension was driven by the group of extensor muscles. Our aim was to observe the effect of adaptation on the command of these two groups of muscles. If Magescas and Prablanc (2006a) hypothesis was correct, a single joint adaptation should exhibit a larger after-effect for a larger amplitude than the exposed one and a smaller after-effect for a smaller amplitude. If the adaptation depended on the movement vector rather than on the absolute position of the starting point and the endpoint, the adaptation vector in angular coordinates should be the same whatever the starting point of the movement, provided the movement direction was the same (elbow extension in the present experiment 1). Moreover, if the adaptation was a linear gain scaling, without decay above or below the adapted extent, the bias of the fitting line between the after-effect and movement extent should not be significantly different from zero.

According to a common approach (Bedford 1989; Vetter et al. 1999; Mon-Williams and Bingham 2007), we designed test blocks including movements from several starting points to several targets in order to determine the structure of the generalization of adaptation within the experimental reaching space. The elicited starting point/target pairs were inspired from the studies on saccadic adaptation introduced by McLaughlin (1967). This was justified by the analogy between the saccadic adaptation paradigm and ours (see discussion for details). Because we aimed at testing a variety of movement, we had to distribute the tests among two experiments. In experiment A, our tests included (1) movements of same amplitude as the exposed one, but starting from different locations (*vector test*), and (2) movement starting from the endpoint of the exposed movement and targeting the starting point of the exposed movement (*reverse-movement test*). In experiment B, our tests included: (3) movements of different amplitudes with

Author's personal copy

the same starting point (*forward-gain test*); (4) movements of different amplitudes but aimed at the same target (*end-point test*).

Methods

Participants

Experiment A involved 12 subjects (mean age: 23.3 years; standard deviation: 5.7 years; 8 women, 4 men). Experiment B involved 11 subjects (mean age: 22.4 years; standard deviation: 3.8; 7 women, 4 men). All subjects were right-handed. They all had normal or corrected-to-normal vision and no history of neurological or psychiatric disorders. They all gave their informed consent, and the experiments were conducted in accordance with the Declaration of Helsinki and under the terms of local legislation.

Apparatus and recording

Figure 1 provides a schematic view of the apparatus. Subjects sat on a medical chair in front of the apparatus. Their right forearm was tied to a horizontal lever at the height of their shoulder. The rotation axis of the elbow was vertical and coincided with the rotation axis of the lever (h). This device allowed the subjects to make a frictionless movement of flexion–extension of the elbow, while preventing them from making other types of arm movements. Their hand held a handle that let them point with the index finger to a horizontal shield positioned 55 mm below the lever (a). The position of the lever was tracked with an angle encoder (d, step size = 0.09°). A pressure sensor was positioned on the index finger tip to detect contact with a white, translucent, and isotropic pointing surface (the shield) (c).

The stimuli (starting point and target) were presented on an arc circle by two red laser light-emitting diodes (LEDs) placed under an opaque shield (g). The laser spots appeared as small disks (about 1 cm in diameter) when seen through the shield (f). The laser LEDs were mounted on stepper motors, which rotated around the same axis as the elbow and the lever. The inclination of the lasers was adjusted so that the distance from the rotation axis to the stimuli fitted the length of the forearm-hand-finger segment.

Horizontal ocular saccades were detected with a Direct Current Electro-Oculogram (DC EOG) system (Mangoni) with electrodes on the outer canthi (b). Movement of the eye was determined by an eye velocity threshold, using a two-point central difference algorithm (Bahill and McDonald 1983) with a 10 ms bin-width. This threshold was individually adjusted at one-third of the maximum eye velocity observed during the calibration of saccadic eye movements.

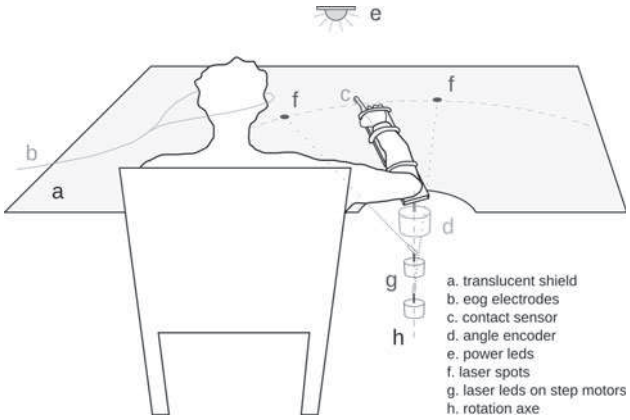


Fig. 1 Apparatus subjects sat in front of a *horizontal* translucent shield (*a*). Their *right* arm, which they used to point to a target, was tied to a lever that only allowed flexion or extension of the elbow. Targets (*f*) were presented on the arc that subjects could reach with their index finger. They were generated by laser LEDs placed under the shield (*g*). An ambient light (*e*) allowed switching instantaneously from darkness to light and inversely. The angle formed by the elbow was recorded using an angle encoder (*d*). *Horizontal* eye movements were recorded using EOG electrodes (*b*) connected to an amplifier. The contact of the index finger tip with the shield was detected using a pressure sensor (*c*). All devices were connected to a real-time AD-WIN system

The onset and offset of the hand movements were detected using a finger-pressure threshold.

A lighting device with a white power LED (e) made it possible to switch instantaneously between light and complete darkness.

All recording and stimulation devices were controlled in real-time by an AD-WIN system (Keithley-Metrabyte, Cleveland, OH, USA).

Procedure

Subjects were installed on a medical chair in front of the apparatus. The pressure sensor was placed under and tied to the subject's right index finger pulp using surgical tape. The subject's arm was secured to the lever. The height of the chair was adjusted so that the subject's shoulder and elbow were at the same height. The inclinations of the laser LEDs were set so that the spots were on an arc that was reachable by the index finger. Laser spots were turned on at the two extremities of the reaching arc, and subjects were encouraged to check that they could easily press upon the shield along the whole length of the arc. The encoder's value at 90° of elbow flexion was recorded, and subsequently used to determine the actual elbow angle during the experiment.

Before the experiment started, subjects practiced the task used in the exposure protocol (described below) until they could effortlessly follow the trial sequence. This took less than five trials for all subjects.

Author's personal copy

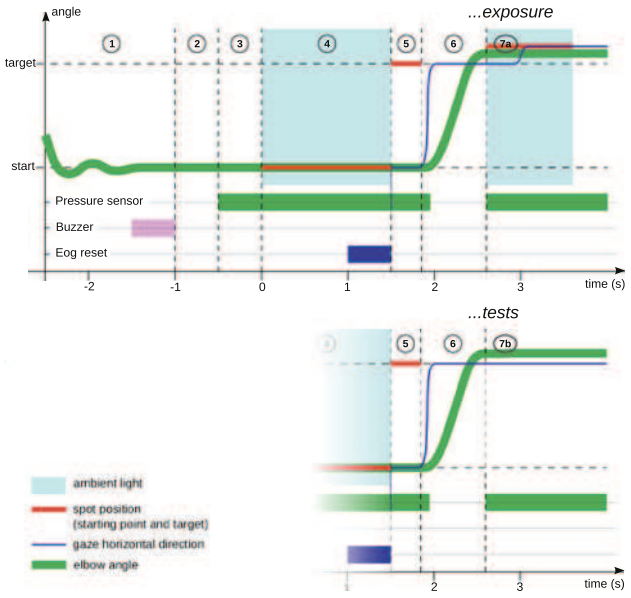


Fig. 2 Protocol for exposure trials (*top*) and test trials (*bottom*). *1* Subjects had to find the starting point in the *dark*. A buzzer was used to inform them of whether their finger was at the correct position ±0.5°. They then had to keep the position for 400 ms for the trial to begin. They were not supposed to move before the target appeared. *2* Subjects had to press the shield with the index finger while not moving the arm. *3* A delay of 500 ms began at the contact of the finger on the shield, detected by the pressure sensor. *4* The ambient light and the starting point were turned on. Subjects were supposed to look at the starting point (the location of which coincided with their finger tip). This phase had a random duration ranging from 1 to 2 s. During the last 500 ms, while subjects were looking at the starting point, the EOG was reset. *5* The ambient light and the starting point were turned off, while the primary target (T1) appeared. *6* T1 disappeared at the saccade onset. The arm and eye movements were executed in darkness. *7a* For exposure trials, the ambient light and a secondary target (T2) were turned on again at movement end. During the first block of 12 trials, T2 was coincident with T1: thus, subjects experienced their natural planning error. At the end of each successive block of 12 trials, the T2 was displaced by small increments from its position in the previous block of trials. All throughout the exposure, subjects were not supposed to move to correct the error, but they had to look and notice the error. *7b* During test trials, no feedback was provided after the end of the movement

Protocol

Each experiment involved three successive phases: pre-test, exposure, and post-test. In each phase, the subject performed a pointing task without online visual feedback, with some variations between the exposure phase and the pre- and post-tests. Experiments A and B differed with respect to the positions of the targets and of the starting points. An example of the sequence of events during a trial is given in Fig. 2.

Trial sequence

The trial sequence differed between the exposure period, which was designed to elicit the visuomotor adaptation, and the pre and post-test blocks, which were aimed at assessing the differences in motor response resulting from adaptation. The exposure and test sequences were identical until the start of the oculomotor and motor responses. We first describe the common sequence and then differentiate between the two types of exposure or test trials.

At the beginning of each trial, the subject had to find the starting point in the dark. The subject heard a "beep" when her or his forearm was within a "tolerance space" of ±0.5° around the starting point. This auditory feedback indicated to the subject that he or she had to press his or her finger on the shield. Four hundred ms after the start of a steady finger pressure, the ambient light and fixation point were turned on for a duration of 1.5 s; this allowed the subject to see the position of her or his forearm on the shield during this time period. During the last 500 ms before the light and fixation point were turned off, the EOG signal was reset. The moment the light and fixation point were turned off, a peripheral primary target (T1) located 30° clockwise from the fixation point was lit, and the subject was instructed to simultaneously look at T1 and quickly move her or his hand toward it. At movement end, the subject had to press his or her finger on T1. At saccade onset, T1 was turned off. Consequently, both the eye saccade and the hand movement were performed in the dark. The onset of the saccade had to occur before the onset of the hand movement. When this sequence was not observed, the trial was canceled. For both the exposure sequence and the test sequence, the duration from T1 onset to trial end was 3 s. Exposure and test sequences began to diverge, starting at the end of the hand movement, as illustrated in Fig. 2.

During the exposure period, the pressure exerted by the finger at the end of movement instantaneously triggered the apparition of the ambient light and of a secondary target (T2). During the first 12-trial block, the location of T2 was the same as that of T1, and the subject could see his or her natural motor error. During each of the six subsequent blocks of 12 trials, T2 was displaced away from the primary target in very small increments (1.44°) across blocks. This increment size was chosen below the natural endpoint variability, in order to prevent a subject's consciousness about the shift. By the end of the exposure period (i.e., after the seven consecutive blocks), the shift between T1 and T2 was equal to 8.64°, as illustrated in Fig. 3. This resulted in a final required gain of the visuomotor response of 1.29 (ratio between required movement amplitude and seen eccentricity of T1).

During the pre- and post-tests, T2 did not appear at the end of the movement, and the pressure finger did not trigger the light, so that the hand remaining in the dark until the end of the trial.

Author's personal copy

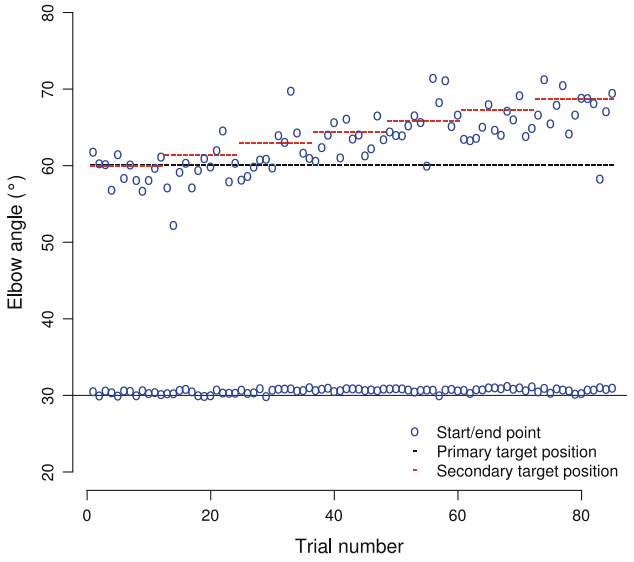


Fig. 3 Values in degrees of the start and end positions of subject's arm during the exposure period for one subject. The numbers in abscissa indicate the number of the trial. The *thin dark horizontal line* represents the required start position. The *dark dotted line* represents the position of the primary target (T1). The *red dotted lines* represent the position of the secondary target (T2). T2 was displaced away from T1 by small increments of 1.44° every block of 12 trials

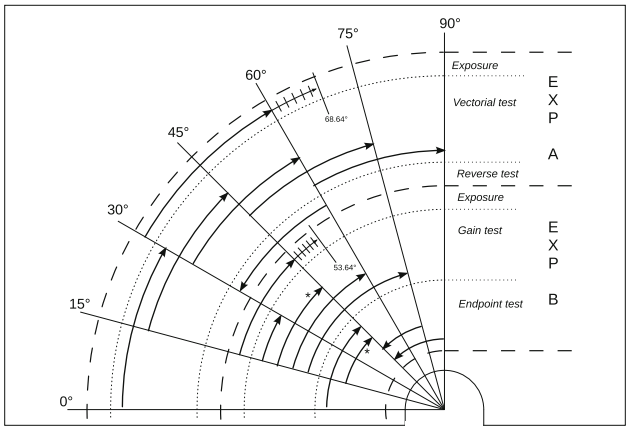


Fig. 4 Summary of the trials, each *arrow* indicates the position of the starting point and of the target for one trial type. Note that the radii of the arcs have no special meaning, since every target was presented at the same distance from the elbow axis. The exposure *arrows* show the primary target and the seven positions of the secondary target. Each trial (indicated by an *arrow*) was run 10 times, except for the exposed movement, where each incremented trial was run 12 times. The two "Asterisk" *arrows* represent the same trials and were distinguished for the only purpose of illustration. These trials concerned the trained movement. Trials were presented in pseudorandom order

Starting points and targets

Figure 4 summarizes the positions of the starting points and of the target positions for experiments A and B. In both experiments, the exposure consisted of an initial 30° pointing movement extent. The exposure starting point was different in experiment A (30°) and in experiment B (15°); this was done to better explore the reaching range during the tests.

In the test phase of experiment A, tests were performed on movements of the same amplitude (30°) starting at different locations (0°, 15°, 30°, 45°, or 60°, "vector test"), as well as on a movement reverse to the exposed one, i.e., that started from the endpoint of the exposed movement, and target was the starting point of the exposed movement ("reverse-movement test").

In experiment B, tests were performed on movements of different amplitudes with the same starting point (amplitude of 15°, 30°, 45°, or 60° forward, "forward-gain test"), or the same location of the target (amplitude of 30° and 45° starting points from both sides of the 45° target, "endpoint test").

For both experiments A and B, the exposure phase involved 7 blocks of 12 trials, and, during the pre- and post-tests, each type of movement was recorded 10 times in pseudo-random order. The order was different for each subject, but identical for the pre- and post-tests within a given subject. Ten additional test trials were added, five at the beginning and five at the end of each pre- and post-test. These trials, which were identical to the test trials, consisted of movements with the same starting and endpoint as the exposed movement. It consequently increased up to 20 the total number of trials testing the trained movement.

The null angle was a fixed position on the apparatus. It was defined as the position of the lever parallel to the front edge of the table, directed leftward. The positive angle direction was defined clockwise. The null angle corresponded to different elbow angles (from 49.1° to 78.6°), depending on the subject's morphology.

Evaluation of subject awareness

Just after the experiment end, a short questionnaire was orally administered to subjects. It aimed at evaluating their awareness of the positional difference between T1 and T2. It involved three questions, from the more general to the more focused. These questions were as follows: "Did you note something strange during the experiment?"; "Did you feel pointing accurately along the experiment?"; "During the second part of the experiment, did you notice that the target did not reappear at the place it disappeared?"

All subjects reported they had a tendency to point on the left of the target during the second part of the experiment (the exposure period). However, only one subject (in experiment A) expressed his doubts about the equality of position of the two targets. As he was still uncertain about it, we decided not to exclude his data.

Author's personal copy

Results

All statistical analyses were computed with R software (R Development Core Team 2010).

Analysis on the exposed movement

Pre-analysis

The data were pre-analyzed to identify subjects who displayed significant adaptation during the exposure period. The presence of a significant adaptation effect was a prerequisite for characterizing the pattern of generalization of the adaptation—and thus, for testing the hypothesis. For each subject, exposed-movement amplitudes measured on the pre- and post-tests were compared using an unpaired two-sample *t* test. We included the 20 test trials involving the exposed movement. Subjects who did not show a significant difference (at a $P = 0.05$ level) were not included in subsequent analyses. This reduced the sample sizes from 12 to 10 subjects for experiment A and from 11 to 9 subjects in experiment B. All following analyses were performed on the samples of pre-selected subjects. One subject of experiment B was identified as an outlier, given that, in each condition of the gain test, his response was distant from the mean more than twice than the standard deviation. His data were excluded before the analyses, reducing the sample size to 8 subjects in experiment B.

Comparison between experiment A and experiment B

Figure 3 shows a typical example of response during the exposure period. For this subject, the average movement amplitude increased as a function of the increment of the distance between T1 and T2. To estimate the effects of adaptation, we calculated the mean movement amplitude in pre- and post-test for each subject. This calculation included the 20 test trials involving the exposed movement. Similar average increases in movement amplitude were observed for the two experiments: 6.1° for experiment A and 5.11° for experiment B. This corresponds approximately to a 20% increase in movement amplitude and to 71% of the largest distance from T1 to T2. Standard errors were also similar between the two experiments (experiment A, pre-test: 0.94, post-test: 1.02; experiment B, pre-test: 0.67, post-test: 1.18).

Retention of adaptation

We extracted all trials testing the trained movement in post-test. This gave a total of 20 trials per subject. We then fitted an exponential regression as a function of trial number for all subjects. There were two factors: subject and trial number (continuous factor). In both experiments, we observed a

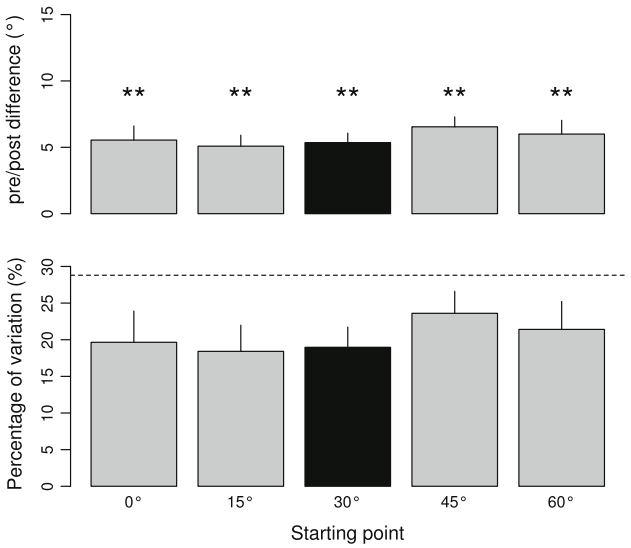


Fig. 5 Mean amplitude change (*top*) and mean percentage of amplitude change (*bottom*) between pre-test and post-test, across all subjects of experiment A ($n = 10$), for trials corresponding to the vector test (10 movements per block). The *error bars* show +1 standard error of the mean. The *black bar* highlights the trained movement. *Top*: *stars* are used to indicate statistically significant differences between pre- and posttest, as follows: *<0.0033; **<0.00067; ***<0.000067. *Bottom*: the *horizontal dashed line* marks the value of perfect transfer

significant main effect of subject (exp. A: $P < 10^{-4}$; exp. B: $P < 10^{-4}$), a significant main effect of trial number (exp. A: $P = 0.043$; exp. B: $P = 0.011$), and a significant effect of the interaction (exp. A: $P < 10^{-4}$; exp. B: $P < 10^{-4}$). We concluded that the trial number had an effect on the adaptation level, but could not be averaged between subjects. We then calculated the time constant of decay (for each subject) and extracted the lowest time constant in each experiment. This lowest constant was 235 trials (69 min) in experiment A and 328 trials (61 min) in experiment B.

As proposed by Smith et al. (2006) in their two time-scales model, the time constant of the strongest effect is usually short, whereas the long time constants are associated with weak effects. By contrast, in the present experiment, we observed a strong effect with a long time constant. The difference between the model of Smith et al. (2006) and our experiment likely lies in two characteristics of the post-test procedure. Firstly, whereas Smith et al. (2006) considered deadaptation with a visual feedback that served as teaching signal, there was no feedback at all in our procedure. Secondly, Smith et al. (2006) introduced the perturbation abruptly, whereas we did it gradually, which had a beneficial influence on the adaptation retention according to Michel et al. (2007).

Analysis for each test trial type

For both experiments, we performed an analysis for each test trial type. In experiment A, there were five trial types

Author's personal copy

in the vector test (corresponding to the five possible starting points) and one trial type in the reverse-movement test. In experiment B, there were four trial types in the forward-gain test (four possible endpoints) and four trial types in the endpoint test (four possible starting points). For each trial type, the difference in movement amplitude between pre- and post-test was tested by a repeated measure ANOVA. To maintain a global significance level at $P = 0.05$, despite the number of tests (15), we used a Bonferroni correction that defined the individual significance level at $P = 0.0033$. The results are detailed in Table 1. Results from this table are illustrated in Figs. 5, 6, 7 and commented in the following paragraphs. Whereas analyses were performed on actual differences in degrees between pre-test and post-test, data were represented both in actual differences in degrees and in percentage of change between pre-test and post-test in the figures. This percentage was calculated for each subject by dividing the absolute difference in degree by the value in pre-test. It was done to facilitate the interpretation of the results, since a constant percentage of change corresponds to an effect proportional to the amplitude in pre-test.

Experiment A: vectorial test

Figure 5 shows the percentage of amplitude change between pre-test and post-test in experiment A, for different starting points (0°, 15°, 30°, 45°, and 60°). Note that this

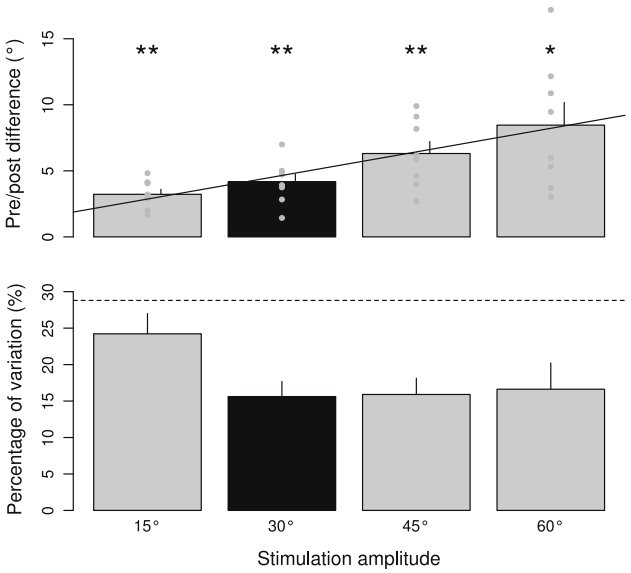


Fig. 6 Mean amplitude change (*top*) and mean percentage of amplitude change (*bottom*) between pre-test and post-test, across all subjects of experiment B ($n = 8$), for trials corresponding to the forward-gain test (10 movements per block). The *error bars* show +1 standard error of the mean. The *black bar* highlights the trained movement. *Top*: individual data are represented as *gray bullets*. The regression line is plotted. The slope was significantly different from 0 (value = 0.12; std. err. = 0.030; $t = 3.4$; $P = 0.0004$), whereas the intercept was not (value = 1.08; std. err. = 1.2; $t = 0.878$; $P = 0.387$). *Stars* are used to indicate statistically significant differences between pre- and post-test, as follows: *<0.0033; **<0.00067; ***<0.000067. *Bottom*: the *horizontal dashed line* marks the value of perfect transfer

Table 1 Statistical analysis of the effect of the exposure period on movement amplitude

Exp	Test	Starting pt. (°)	Target (°)	Pre/post-amp. mean diff.		numDF/denDF	*F*	*P*
A	Exposed movement	30	60	6.08°	21%	1/9	80.4	<0.0001**
A	Vector test	0	30	5.55°	19%	1/9	27.2	0.0006**
A	Vector test	15	45	5.09°	18%	1/9	38.0	0.0002**
A	Vector test	30	60	5.35°	18%	1/9	55.0	<0.0001**
A	Vector test	45	75	6.54°	23%	1/9	76.0	<0.0001**
A	Vector test	60	90	6.00°	21%	1/9	33.4	0.0003**
A	Reverse movement	60	30	1.55°	4.7%	1/9	2.79	0.13
B	Exposed movement	15	45	5.11°	19%	1/7	56.2	<0.0001**
B	Forward-gain test	15	30	3.22°	24%	1/7	71.1	<0.0001**
B	Forward-gain test[a]	15	45	4.17°	16%	1/7	51.7	0.0002**
B	Forward-gain test	15	60	6.31°	16%	1/7	48.4	0.0002**
B	Forward-gain test	15	75	8.46°	16%	1/7	24.3	0.0017*
B	Endpoint test	0	45	5.38°	13%	1/7	34.4	0.0006**
B	Endpoint test[a]	15	45	4.17°	16%	1/7	51.7	<0.0001**
B	Endpoint test	75	45	1.29°	4%	1/7	1.57	0.25
B	Endpoint test	90	45	<0.1°	<0.1%	1/7	1e−4	0.99

Pre-to-post differences in movement amplitude were evaluated using a repeated measure ANOVA, separately for each condition and experiment. Each trial type was repeated 10 times in pre and post test for each subject, except the test on the exposed movement that was repeated 20 times

The Bonferroni correction defined the significance levels as follows: * <0.0033; ** <0.00067; *** <0.000067

[a] Same data

Author's personal copy

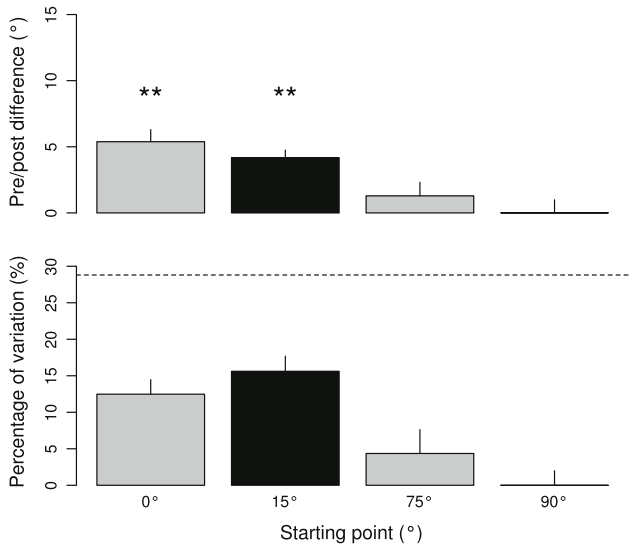


Fig. 7 Mean amplitude change (*top*) and mean percentage of amplitude change (*bottom*) between pre-test and post-test, across all subjects of experiment B ($n = 8$), for trials corresponding to the endpoint test (10 movements per block). The *error bars* show +1 standard error of the mean. The *black bar* highlights the trained movement. *Top*: *stars* are used to indicate statistically significant differences between pre- and posttest, as follows: *<0.0033; **<0.00067; ***<0.000067. *Bottom*: the *horizontal dashed line* mark the value of perfect transfer

figure corresponds to movements of the same amplitude (30°) as in the pre-test. Amounts of adaptation were very similar across the different starting points (numDF/denDF = 4/36, $F = 0.82$, $P = 0.52$). The average adaptation across the five starting positions was equal to 5.6°. This result indicates complete (or "perfect") transfer of adaptation from the exposed movement to movements of the same amplitude, regardless of the starting point.

Experiment A: Reverse test

No significant effect of adaptation was observed on the amplitude of the reverse movement (Table 1).

Experiment B: Forward-gain test

Figure 6 shows the percentage of amplitude change between pre-test and post-test in experiment B, for different target distances (15°, 30°, 45°, and 60°) with the same starting point (15°). One can see that, for three target distances out of four (30°, 45°, and 60°), the percentage of change seems to be constant. It was corroborated by an ANOVA analysis on the percentage of change with target distance as a three-level factor, that is, 30°, 45°, and 60° (numDF/denDF = 2/14, $F = 0.098$, $P = 0.91$). This suggests a proportional relationship between after-effect and target distance. Consequently, we performed a linear regression on pre/post-differences once subtracted the random-effects for each participant ($R^2 = 0.32$; $F = 15.8$; $P = 0.0004$). The slope was significantly different from 0 (value = 0.12; std. err. = 0.030; $t = 3.4$; $P = 0.0004$), whereas the intercept was not (value = 1.08; std. err. = 1.2; $t = 0.878$; $P = 0.387$). This indicates that this type of adaptation increased the visuomotor gain in the adapted direction and that it did not alter the coherence between vision and proprioception after the adaptive exposure as previously shown by Laurent et al. (2011).

Experiment B: Endpoint test

Figure 7 shows the percentage of amplitude change between pre-test and post-test in experiment B using the same target location (45°), but different starting points relative to the target (0°, 15°, 75°, 90°). There was no adaptation for leftward movements, that is, movements in the direction opposite to the adapted direction. By contrast, adaptation was observed for the two rightward movements, that is, movements in the same direction as the adapted direction.

Discussion

In this paper, we describe an experiment of visuomanual unconscious adaptation in a one degree of freedom condition with a full and naturalistic view of the limb before and after movement. Subjects performed pointing movements, while their arm was restrained to the only degree of freedom of flexion/extension of the elbow in a horizontal plane at shoulder's height. No visual information, neither of the arm nor of the target, was given during arm movement. An artificial systematic error was introduced at movement end, eliciting a new relationship between target distance and movement amplitude. The size of this artificial systematic error was incremented at the end of each block of 10 trials, in such a way that subjects were unable to report an error the cause of which was external. As they observed a final positional error that was within their natural planning error, they self-attributed it. By comparing subjects motor response to a variety of targets before and after an exposure period, we aimed at determining the structure of the generalization pattern along the experimental reaching space and at interpreting it in terms of a tuning of the control of the group of agonist and the group of antagonist muscles. To sum up, we observed the following: (1) *Vectorial test*. The adaptation fully generalized to movements of the same amplitude and direction (which is equivalent to its sign as it involved only a flexion/extension of the elbow) with different starting points; (2) *Reverse test*. The adaptive after-effect did not transfer to the reverse movement (inversion of the starting and endpoints); (3) *Forward-gain test*. The

Author's personal copy

adaptive after-effect was proportional to the amplitude of the movement with a zero bias, that is, the after-effect could be reduced to a pure motor gain change along the direction of adaptation; and (4) *Endpoint test*. Movements directed to the exposed target were affected according to the previous observations, that is, the endpoint position had no incidence on the aftereffects.

All together, these results suggest an adaptive process reduced to a nearly constant increase of the motor gain for movements performed in the same direction as the trained movement, but no modification of movement directed to the opposite direction. This after-effect was independent of the starting point or of the endpoint. From a muscle point of view, an interpretation of these results is that the additional command to the group of extensor muscles is increased proportionally to the required movement.

About movement coding

According to a long-accepted hypothesis, movement is encoded by the CNS by a vector displacement in the task (extrinsic) space, generated by a neuronal population specifying its direction and amplitude (Georgopoulos 1986, 1995; Georgopoulos et al. 1988; Gordon et al. 1994; Bock and Burghoff 1997; Krakauer et al. 2000; Vindras and Viviani 2002), with little influence of absolute position in space (Caminiti et al. 1991). However, it has been shown that the population cells properties may be accounted for better by a vector displacement in the joint space than in the task space (Mussa-Ivaldi 1988; Scott et al. 2001; Scott and Kalaska 1995; Morrow et al. 2007). Our result of the vectorial test confirmed that the adapted movement reflected a vector displacement. Our result of the forward-gain test indicated a modulation of motor gain compatible with the vectorial coding hypothesis.

These observations could appear contradictory with the conclusions of Magescas and Prablanc (2006a) when they wrote that "none of the results presented in the previous section fit with the vectorial coding hypothesis" (p. 79). When trying to reject the vectorial coding hypothesis, Magescas and Prablanc analyzed their adaptation vectors (the 2D after-effect vector) in the extrinsic task space. The contradiction disappears when considering that in our experiments, the extrinsic and intrinsic task spaces were coincident. In addition, our results reach conclusions similar to behavioral studies, which showed that simple reaching movements (Rosenbaum et al. 1995; Magescas and Prablanc 2006b), or their after-effects following a force-field adaptation task (Malfait et al. 2002), were more likely coded in a joint (intrinsic) space rather than in a task (extrinsic) space. Then, they appear in accordance with the Magescas and Prablanc's (2006a) hypothesis of a "gain change of the motor command in a joint-centered coordinate system, possibly at the level of selective muscular groups."

The previous remark is relevant to the generalization of gain change to untrained directions. On this point, our results of the reverse test and of the endpoint test differ from classical results such as those from Bock (1992) or Krakauer et al. (2000) who found a global generalization of a gain change to all directions, including the opposite of the trained direction. In our case, no transfer was observed in the opposite direction (the only other direction tested). This difference might be explained by a difference in the frame of reference in which the adaptation occurs. In the case of Bock (1992) and Krakauer et al. (2000), visual feedback of the hand was given through a manipulated screen cursor, favoring a representation of the task in the extrinsic space. On the contrary, in the present experiment, as the genuine hand is seen at its actual position, a representation in the intrinsic joint space should be favored, as in the force-field study of Malfait et al. (2002). In this study, the authors exposed a part of extrinsic workspace and found a transfer in the opposite part of extrinsic workspace only when the movement involved the same intrinsic space as in the exposure. The influence of sensory component in adaptation is farther discussed below.

The effects of sensory versus motor component in adaptation

In a recent paper, we gave evidence that the protocol used in the present work "involves little if any perceptual effects" (Laurent et al. 2011). This seems to be a critical point, when comparing our experiment with others including a modified positional feedback of the hand, by the use of prisms (Bedford 1989), of displaced haptic feedback (Mon-Williams and Bingham 2007), or of artificial modified visual feedback (Bock 1992; Krakauer et al. 2000). To make a valid comparison, we selected the experiments in which the feedback was given only for one target, as it is the case here.

Bedford (1989) had subjects perform pointing movements in the horizontal plane involving almost exclusively one degree of freedom of the shoulder. She introduced a discrepancy between seen and felt position by mean of a wedge prism deviating the sight by 11.3°. Inherently, her protocol induced a new mapping between vision and upper limb proprioception. Interestingly, when adaptation was elicited by one exposed target only, a condition comparable to ours, it resulted in a global shift of the motor response relative to targets, with no effect of the visuomotor gain. Similarly, Mon-Williams and Bingham (2007) exposed subjects to distorted visuoproprioceptive pairs in a one spatial degree of freedom condition. Movements were not restrained, but were always directed from a proximal starting

Author's personal copy

point to several distal targets aligned with the starting point and the subject's body. The target was presented visually by means of a mirror, whereas the feedback was haptic, visual, or both. In a condition when subjects grasped only one target during the training, with a manipulated visuoproprioceptive pair along the movement axis, the authors reported an adaptation of the visuomotor bias for all distance and no modification of the visuomotor gain.

We suggest that, in the two above studies, the adaptation of bias is related to the introduction of an inter-sensory conflict that builds a new relationship between two spaces of representation, whereas in our experiment, the change in gain is related to an adaptation at the motor command generation level. One may hypothesize that the level of representation (extrinsic vs. intrinsic) determines the level of adaptation. This now accepted view is derived from the observation that both intrinsic and extrinsic representations of the movement do exist, at a behavioral level (Desmurget et al. 1997) and at a neuronal level within the primary motor cortex (Kakei et al. 1999).

Analogy with the saccadic adaptation paradigm

At last, we would like to emphasize the analogy between the present paradigm and the classical saccadic adaptation paradigm. Magescas and Prablanc (2006a) presented their paradigm as a transposition of the saccadic adaptation paradigm to arm pointing movements. They designed their experiment following the main features of saccadic adaptation: (a) Subjects were only given visual feedback before and after the hand movements, which were, thus, forced to be visually "open-loop" (i.e., without visual feedback about the effectors position), as are saccadic eye movements (McLaughlin 1967; Matin 1974; Campbell and Wurtz 1978; Thilo et al. 2004). However, one cannot exclude the influence of limb proprioception on online control (Smeets et al. 2006), despite the instructions to perform movement as quick and accurate as possible, by contrast with extra-ocular proprioception that does not play any role in online control of saccadic movements (Lewis et al. 2001). The average movement duration, all trials included, was 519 ms. (b) Similar to the saccadic system, where the error is determined by the retinal error between the target position and the actual gaze position at saccade end, the reach error was perceived as the retinal difference between the target and the index finger tip at the end of the movement. (c) The target jump was increased by small increments from zero to the largest target jump. This way, subjects remained unaware of the jump as in saccadic adaptation and "self-attributed" the observed errors.

Importantly, the protocol of Magescas and Prablanc (2006a) induced a substantial adaptation of pointing behavior, but no saccadic adaptation at all. This was due to the delay between the end of the saccade and the appearance of the training target. According to the experimental results of Fujita et al. (2002), the amplitude of after-effects decreases when increasing this delay. In Magescas and Prablanc's experiment, this delay was superior to 500 ms, which is too long to induce saccadic adaptation. In the current experiment, this delay was controlled in real-time, such as the target could not reappear before 500 ms after the saccade. In their experiment, Magescas and Prablanc also checked experimentally that subjects did not exhibit saccadic adaptation.

By restricting arm movement to a flexion/extension degree of freedom, the present protocol came even closer to the adaptation of horizontal saccades. The action of extensor and flexor muscles of the elbow can be compared to the action of the extra-ocular muscles responsible for abduction and adduction (lateral and medial recti).

Beside this analogy between the two paradigms, the observed generalization phenomena are qualitatively identical. The major difference lies in the presence of an "adaptation field" in saccadic adaptation that we did not observe in our experiment (see Pélisson et al. 2010, for details on the saccadic adaptation). This point is, however, ambiguous, since the observation of an adaptation field depends on the extent of the tested space. We can at least assume that in hand pointing adaptation, the adaptation field is larger than in saccadic adaptation.

The parallel in the paradigm and in results between the present arm pointing adaptation and the saccadic adaptation corroborates our hypothesis of an adaptation at a motor level. It has been shown from studies on the anti-saccade task that saccadic adaptation induced motor effects, but no effect at the level of target representation (Collins et al. 2008; Cotti et al. 2009; Panouillères et al. 2009). It seems that in both the oculomotor and the segmental systems, the same experimental conditions of adaptation produce the same type of effects.

Conclusion

Our results revealed an exclusive gain change in the forward direction of the adapted movement, that is, in the command to the group of extensor muscles of the elbow. They agree with Magescas and Prablanc's (2006a) results and hypothesis suggesting that the adaptation occurred at joint level as well as the subsequent study of Laurent et al. (2011) showing that its was nearly devoid of perceptual adaptation. An important feature of such an adaptive process is that it could be reduced to a pure and constant motor gain change along the adapted direction (irrespective of the starting point and of the movement extent). These properties seem to be connected with the absence of inter-sensory

Author's personal copy

conflict and the lack of conscious perception of the error signals that drive the adaptation, which are also the main characteristics of the saccadic adaptation paradigm.

Acknowledgments The experiments were performed in the "Plateforme Mouvement et Handicap" HCL-Lyon Neuroscience Research Center. The authors thank Frédéric Volland for building the setup. This research was supported by a grant from the Direction Générale des Armées (DGA-REI 2008.34.0044).

References

Bahill AT, McDonald JD (1983) Frequency limitations and optimal step size for the two-point central difference derivative algorithm with applications to human eye movement data. IEEE Trans Biomed Eng 30(3):191–194

Bedford F (1989) Constraints on learning new mappings between perceptual dimensions. J Exp Psychol 15(2):232–248

Bock O (1992) Adaptation of aimed arm movements to sensorimotor discordance: evidence for direction-independent gain control. Behav Brain Res 51(1):41–50

Bock O, Burghoff M (1997) Visuo-motor adaptation: evidence for a distributed amplitude control system. Behav Brain Res 89(1–2):267–273

Caminiti R, Johnson PB, Galli C, Ferraina S, Burnod Y (1991) Making arm movements within different parts of space: the premotor and motor cortical representation of a coordinate system for reaching to visual targets. J Neurosci 11(5):1182–1197

Campbell FW, Wurtz RH (1978) Saccadic omission: why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. Vis Res 18(10):1297–1303

Collins T, Vergilino-Perez D, Delisle L, Doré-Mazars K (2008) Visual versus motor vector inversions in the antisaccade task: a behavioral investigation with saccadic adaptation. J Neurophysiol 99(5):2708–2718

Cotti J, Panouilleres M, Munoz DP, Vercher JL, Pélisson D, Guillaume A (2009) Adaptation of reactive and voluntary saccades: different patterns of adaptation revealed in the antisaccade task. J Physiol (Lond) 587(Pt 1):127–138

Craske B (1967) Adaptation to prisms: change in internally registered eye-position. Br J Psychol 58(3):329–335

Desmurget M, Jordan M, Prablanc C, Jeannerod M (1997) Constrained and unconstrained movements involve different control strategies. J Neurophysiol 77(3):1644–1650

Fujita M, Amagai A, Minakawa F, Aoki M (2002) Selective and delay adaptation of human saccades. Brain Res Cogn Brain Res 13(1):41–52

Georgopoulos AP (1986) On reaching. Annu Rev Neurosci 9:147–170

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):2928–2937

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

Hopp JJ, Fuchs AF (2004) The characteristics and neuronal substrate of saccadic eye movement plasticity. Prog Neurobiol 72(1):27–53

Kakei S, Hoffman DS, Strick PL (1999) Muscle and movement representations in the primary motor cortex. Science 285(5436):2136–2139

Kornheiser AS (1976) Adaptation to laterally displaced vision: a review. Psychol Bull 83(5):783–816

Krakauer JW, Pine ZM, Ghilardi MF, Ghez C (2000) Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. J Neurosci 20(23):8916–8924

Laurent D, Sillan O, Prablanc C (2011) Saccadic-like visuomotor adaptation involves little if any perceptual effects. Exp Brain Res 214(2):163–174

Lewis RF, Zee DS, Hayman MR, Tamargo RJ (2001) Oculomotor function in the rhesus monkey after deafferentation of the extraocular muscles. Exp Brain Res 141(3):349–358

Magescas F, Prablanc C (2006a) Automatic drive of limb motor plasticity. J Cogn Neurosc 18(1):75–83

Magescas F, Prablanc C (2006b) A joint-centred model accounts for movement curvature and spatial variability. Neurosci Lett 403(1–2):114–118

Malfait N, Shiller DM, Ostry DJ (2002) Transfer of motor learning across arm configurations. J Neurosci 22(22):9656–9660

Martin TA, Keating JG, Goodkin HP, Bastian AJ, Thach WT (1996) Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. Brain 119(Pt 4):1183–1198

Matin E (1974) Saccadic suppression: a review and an analysis. Psychol Bull 81(12):899–917

McLaughlin S (1967) Parametric adjustment in saccadic eye movements. Percept Psychophys 2:359–362

Michel C, Pisella L, Prablanc C, Rode G, Rossetti Y (2007) Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prims. J Cog Neurosc 19(2):341–350

Mon-Williams M, Bingham GP (2007) Calibrating reach distance to visual targets. J Exp Psychol Hum Percept Perform 33(3):645–656

Morrow MM, Jordan LR, Miller LE (2007) Direct comparison of the task-dependent discharge of M1 in hand space and muscle space. J Neurophysiol 97(2):1786–1798

Mussa-Ivaldi FA (1988) Do neurons in the motor cortex encode movement direction? An alternative hypothesis. Neurosci Lett 91(1):106–111

Panouillères M, Weiss T, Urquizar C, Salemme R, Munoz DP, Pélisson D (2009) Behavioral evidence of separate adaptation mechanisms controlling saccade amplitude lengthening and shortening. J Neurophysiol 101(3):1550–1559

Pélisson D, Alahyane N, Panouillères M, Tilikete C (2010) Sensorimotor adaptation of saccadic eye movements. Neurosci Biobehav Rev 34(8):1103–1120

R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria ISBN 3-900051-07-0. http://www.R-project.org

Rosenbaum DA, Meulenbroek RG, Vaughan J, Engelbrecht SE (1995) Planning reaches by evaluating stored postures. Psychol Rev 102:28–67

Scott SH, Kalaska JF (1995) Changes in motor cortex activity during reaching movements with similar hand paths but different arm postures. J Neurophysiol 73(6):2563–2567

Scott SH, Gribble PL, Graham KM, Cabel DW (2001) Dissociation between hand motion and population vectors from neural activity in motor cortex. Nature 413(6852):161–165

Smeets JB, van den Dobbelsteen JJ, de Grave DD, van Beers RJ, Brenner E (2006) Sensory integration does not lead to sensory calibration. Proc Natl Acad Sci USA 103(49):18781–18786

Smith MA, Ghazizadeh A, Shadmehr R (2006) Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning. PLoS Biol 4(6):e179

Thilo KV, Santoro L, Walsh V, Blakemore C (2004) The site of saccadic suppression. Nat Neurosci 7(1):13–14

Author's personal copy

Vetter P, Goodbody S, Wolpert D (1999) Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. J Neurophysiol 81:935–939

Vindras P, Viviani P (2002) Altering the visuomotor gain. Evidence that motor plans deal with vector quantities. Exp Brain Res 147(3):280–295

Wallman J, Fuchs AF (1998) Saccadic gain modification: visual error drives motor adaptation. J Neurophysiol 80(5):2405–2416

Chapitre 3

Observations dans l'espace articulaire

Les deux études qui précèdent ont permis, d'abord, de confirmer que l'adaptation étudiée ne sollicitait pas de modification sensorielle, et ensuite, de dégager des principes de généralisation motrice. A ce stade, cependant, l'espace de représentation dans lequel opère cette généralisation est encore inconnu, puisque, dans l'expérience que nous avons menée sur des mouvements monoarticulaires, l'espace articulaire était confondu avec l'espace des tâches. Pour aller plus loin, nous devions disposer de moyens permettant de différencier ces deux espaces. Nous avons donc développé des outils de mesure et de modélisation, afin de les mettre en oeuvre lors d'une expérience d'adaptation. Les trois premières sections de ce chapitre décrivent l'ensemble des outils que nous avons envisagés. La quatrième section exploite le modèle simplifié de la section 2 avec notre protocole d'adaptation.

1 Modèle complet pour l'enregistrement de la chaîne articulaire du membre supérieur

Nous avons commencé par développer un dispositif expérimental destiné à l'enregistrement en temps réel des angles articulaires pendant l'expérience d'adaptation visuomotrice à laquelle nous nous intéressons. Ce dispositif s'appuyait sur un modèle de la chaîne articulaire complète. Dans cette section, nous allons d'abord présenter le modèle et le matériel d'enregistrement, puis un exemple d'application.

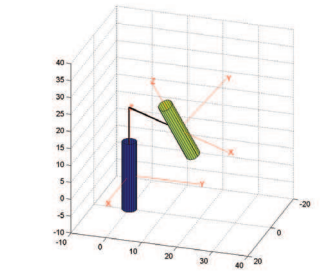
1.1 Modèle et matériel d'enregistrement

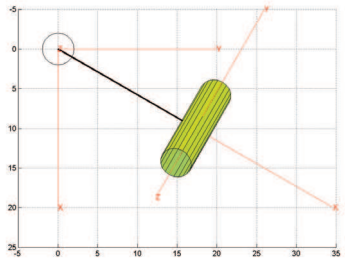
Nous avons exprimé le modèle dans la convention Denavit-Hartenberg (voir encadré page 46). Il était constitué de 13 segments, allant du thorax (point origine sur le sternum) jusqu'à la phalange distale de l'index, et incluait 13 degrés de liberté (ou angles articulaires), notés de θ_1 à θ_{13}. Les différents aspects du modèle sont rapportés dans les tableaux et les figures qui suivent :

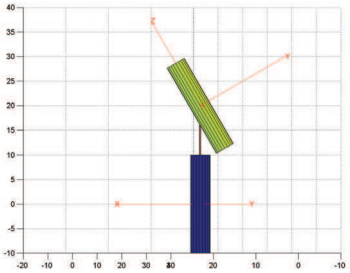
- Le tableau 3.1 résume les valeurs choisies pour les paramètres constants de chaque liaison.
- Le tableau 3.2 indique les relations entre les segments du modèle et les segments réels, ainsi que les marqueurs associés.
- La figure 1.1 donne un aperçu du modèle dans sa position de référence et pendant un mouvement.

- La séquence de calibration, permettant de déterminer les valeurs des paramètres constants spécifiques au sujet, est décrite dans l'encadré page 50.
- Le matériel spécifique utilisé est présenté dans l'encadré page 51.

La convention Denavit-Hartenberg







La convention Denavit-Hartenberg est un moyen simple et efficace pour modéliser une chaîne cinématique constituée de segments, les os, et de liaisons, les articulations ([Korein 1982]). Le principe de base est de n'avoir que des liaisons à un seul degré de liberté. Ceci amène à créer des segments "fictifs". Par exemple, une liaison réelle à trois degrés de liberté (l'articulation de l'épaule) est modélisée par une chaîne comprenant quatre segments : le segment amont (la scapula), deux segments fictifs intermédiaires, et le segment aval (l'humérus). Chaque liaison correspond à un degré de liberté : entre le segment amont et le premier segment intermédiaire (flexion/extension), entre les deux segments intermédiaires (adduction/abduction), et entre le second segment intermédiaire et l'humérus (rotation interne/externe). Dans la convention Denavit-Hartenberg, la liaison entre le segment $i-1$ et le segment i comprend les quatre paramètres d_i, θ_i, a_i et α_i (voir figure ci-jointe). Seul un paramètre, d_i ou θ_i, est une variable, constituant le degré de liberté de la liaison. d_i est la variable dans le cas d'une liaison prismatique. θ_i est la variable dans le cas d'une liaison rotoïde, ce qui est toujours le cas dans notre modèle.

Chaque segment numéroté i est modélisé par un repère orthonormal noté R_i. L'opérateur homogène élémentaire, noté ${}^{i-1}_{i}T$, permet de calculer les coordonnées d'un point M donné, connu dans le repère R_i, dans le repère R_{i-1} par une seule opération matricielle. Pour cela, on ajoute une quatrième composante au vecteur O_iM_i avec la valeur 1, puis on réalise le produit avec ${}^{i-1}_{i}T$, et le résultat, sans sa quatrième composante, donne $O_{i-1}M_{i-1}$.

$$\begin{pmatrix} x_{O_{i-1}M_{i-1}} \\ y_{O_{i-1}M_{i-1}} \\ z_{O_{i-1}M_{i-1}} \\ 1 \end{pmatrix} = {}^{i-1}_{i}T * \begin{pmatrix} x_{O_iM_i} \\ y_{O_iM_i} \\ z_{O_iM_i} \\ 1 \end{pmatrix}$$

$${}^{i-1}_{i}T = \begin{pmatrix} cos(\theta_i) & -sin(\theta_i)cos(\alpha_i) & sin(\theta_i)sin(\alpha_i) & a_icos(\theta_i) \\ sin(\theta_i) & cos(\theta_i)cos(\alpha_i) & -cos(\theta_i)sin(\alpha_i) & a_isin(\theta_i) \\ 0 & sin(\alpha_i) & cos(\alpha_i) & d_i \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

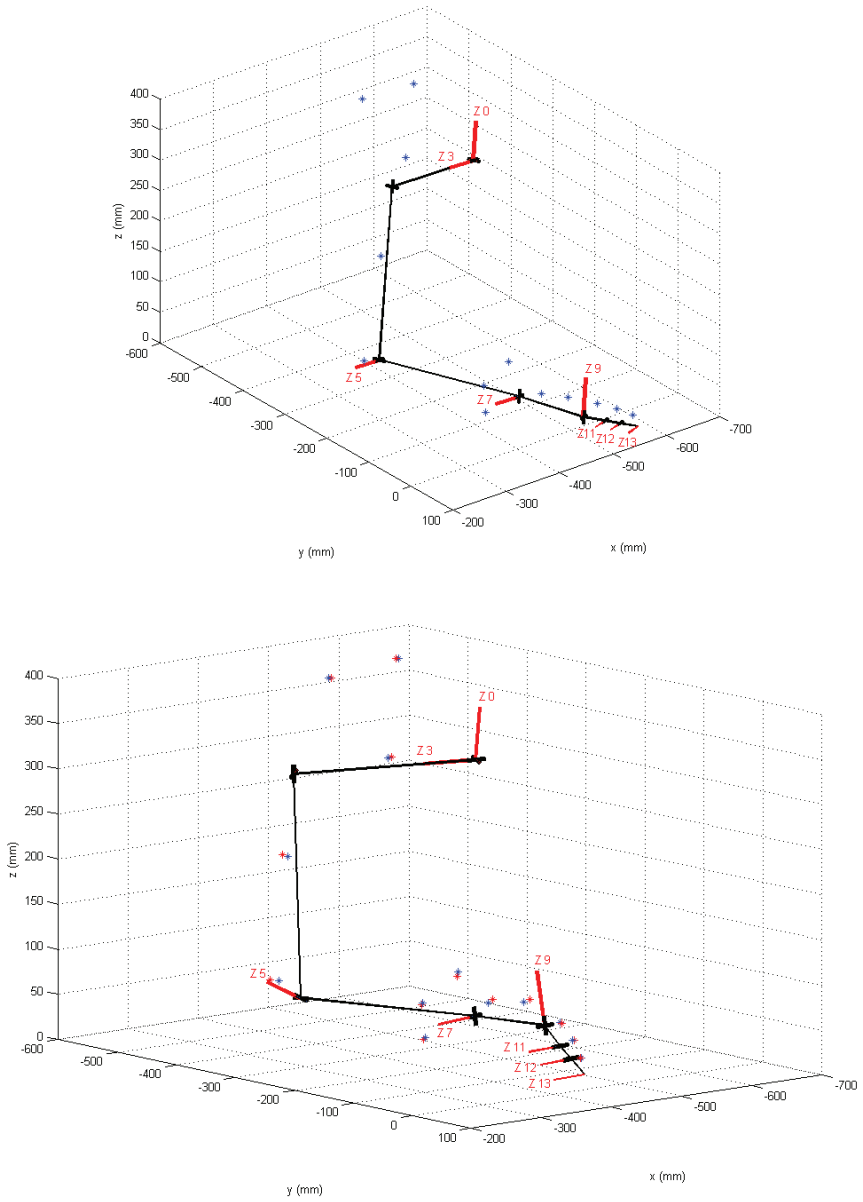


FIGURE 3.1 – Schéma du modèle en 13 segments dans sa configuration de référence (en haut) et pendant un mouvement (en bas). Les axes **Z** des repères associés à des segments réels sont représentés en rouge. Les marqueurs associés au modèle sont représentés en bleu. Les marqueurs réels sont représentés en rouge.

TABLE 3.1 – Liste des paramètres du modèle

Segments		**Liaisons**				
Solide réel	**n°**	$\mathbf{d_i}$	$\boldsymbol{\theta_i}$	$\mathbf{a_i}$	$\boldsymbol{\alpha_i}$	**Articulation**
Thorax	0					
	1	d_1 par.	θ_1 var.	0	-90^o	Antéversion/rétroversion clavicule
Clavicule	2	d_2 par.	θ_2 var.	0	-90^o	Abduction/adduction clavicule
	3	d_3 par.	θ_3 var.	0	90^o	Flexion/extension épaule
	4	0	θ_4 var.	0	90^o	Abduction/adduction épaule
Bras	5	d_5 par.	θ_5 var.	0	90^o	Rotation interne/externe épaule
	6	0	θ_6 var.	0	-90^o	Flexion/extension coude
Avant-bras	7	d_7 par.	θ_7 var.	0	90^o	Pronation/supination coude
	8	0	θ_8 var.	0	-90^o	Flexion/extention poignet
Main	9	d_9 par.	θ_9 var.	a_9 par.	0	Abduction/adduction poignet
	10	0	θ_{10} var.	0	90^o	Abduction/adduction métacarpophalangienne
Première phalange	11	0	θ_{11} var.	a_{11} par.	0	Flexion/extension métacarpophalangienne
Deuxième phalange	12	0	θ_{12} var.	a_{12} par.	0	Flexion/extension interphalangienne proximale
Troisième phalange	13	0	θ_{13} var.	a_{13} par.	0	Flexion/extension interphalangienne distale
		par. = paramètre				var. = variable

TABLE 3.2 – Liste des segments réels et des marqueurs associés.

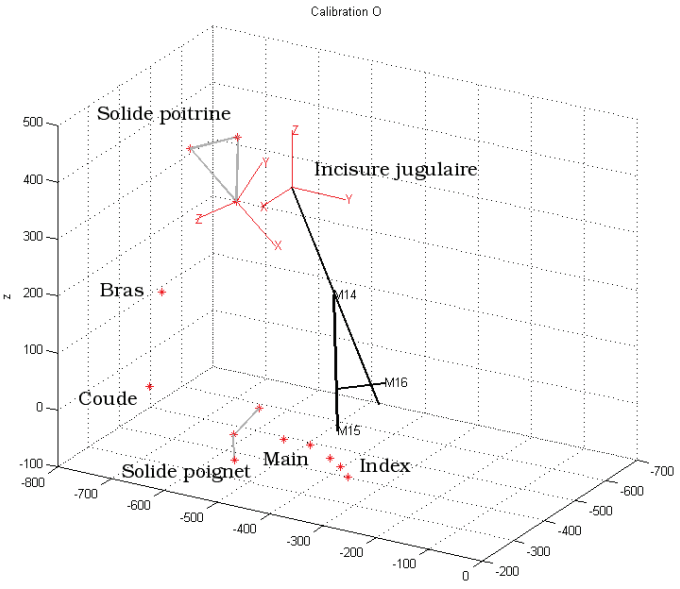
Segment	**Origine du repère O_i**	**X_i**	**Y_i**	**Z_i**	**Eléments de construction**
S_0 thorax	incisure jugulaire	axe horizontal avant-arrière	axe horizontal gauche-droite	axe vertical	marqueur 10 marqueur 11 marqueur 12
S_2 clavicule	articulation sterno-claviculaire	$\mathbf{Y_2} \wedge \mathbf{Z_2}$ *(±vertical)*	horizontal vers l'arrière	axe de la clavicule	néant
S_5 bras	articulation du coude	$\mathbf{Y_5} \wedge \mathbf{Z_5}$	axe de l'humérus	axe de flexion/extension du coude	$\mathbf{O_7}$ marqueur 9 marqueur 13
S_7 avant-bras	articulation du poignet	$\mathbf{Y_7} \wedge \mathbf{Z_7}$	axe de l'avant-bras	axe de flexion/extension du poignet	marqueur 6 marqueur 7 marqueur 8
S_9 main	articulation métacarpophalangienne	axe du deuxième métacarpien	$\mathbf{Z_9} \wedge \mathbf{X_9}$	axe d'abduction/adduction de l'articulation métacarpophalangienne	marqueur 4 marqueur 5 $\mathbf{O_7}$
S_{11} première phalange	articulation interphalangienne proximale	$\mathbf{Y_{11}} \wedge \mathbf{Z_{11}}$	axe de la première phalange	axe de flexion/extension de l'interphalangienne proximale	marqueur 3 $\mathbf{O_{10}}$, $\mathbf{Z_{10}}$
S_{12} deuxième phalange	articulation interphalangienne distale	$\mathbf{Y_{12}} \wedge \mathbf{Z_{12}}$	axe de la deuxième phalange	axe de flexion/extension de l'interphalangienne distale	marqueur 2 $\mathbf{O_{11}}$, $\mathbf{Z_{11}}$
S_{13} troisième phalange	extrémité de l'index	$\mathbf{Y_{13}} \wedge \mathbf{Z_{13}}$	axe de la troisième phalange	axe de flexion/extension de l'interphalangienne distale	marqueur 1 $\mathbf{O_{12}}$, $\mathbf{Z_{12}}$

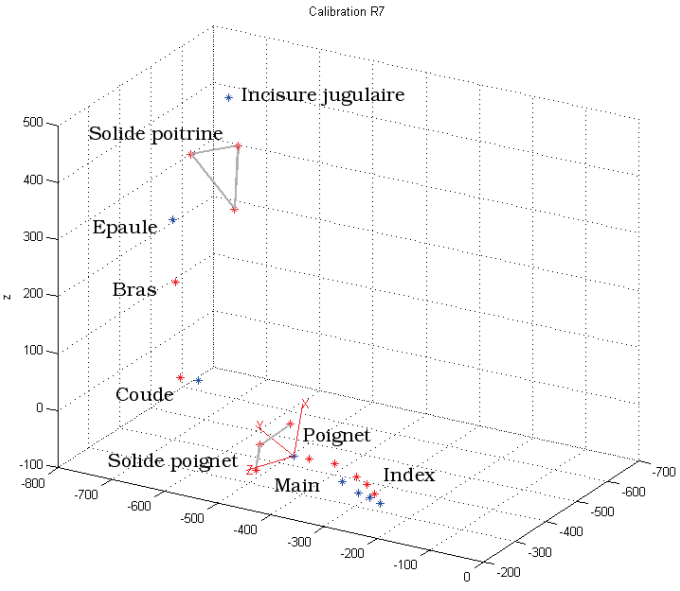
Séquence de calibration du modèle

La calibration du modèle a deux objectifs :
- déterminer les valeurs des paramètres constants qui ne sont pas définis a priori (voir tableau 3.1), c'est-à-dire : d_1, d_2, d_3, d_5, d_7, d_9, a_9, a_{11}, a_{12}, a_{13}.
- enregistrer les positions des marqueurs dans les repères correspondants liés aux segments réels (voir tableau 3.2).

Ces deux objectifs sont réalisés conjointement et a posteriori, à partir d'enregistrements effectués spéficiquement pour la calibration une fois les marqueurs mis en place sur le sujet.

Voici la liste des opérations effectuées :
- Calibration de l'incisure jugulaire. Construction du repère 0 (thorax), voir image ci-contre, en haut.
- Construction du centre du poignet (origine de R_8 et R_9) dans R_7)
- Calcul de la position du centre de l'épaule et des paramètres d_1, d_2 et d_3 par une méthode d'optimisation lors d'un mouvement de circumduction de l'épaule ([Chèze 1996]).
- Construction de R_5
- Construction de R_9, puis R_{10}, R_{11}, R_{12} et R_{13}
- Construction de R_7, voir image ci-contre, en bas. Les marqueurs figurent en rouge, tandis que les étoiles bleues marquent les centres des repères du modèle.



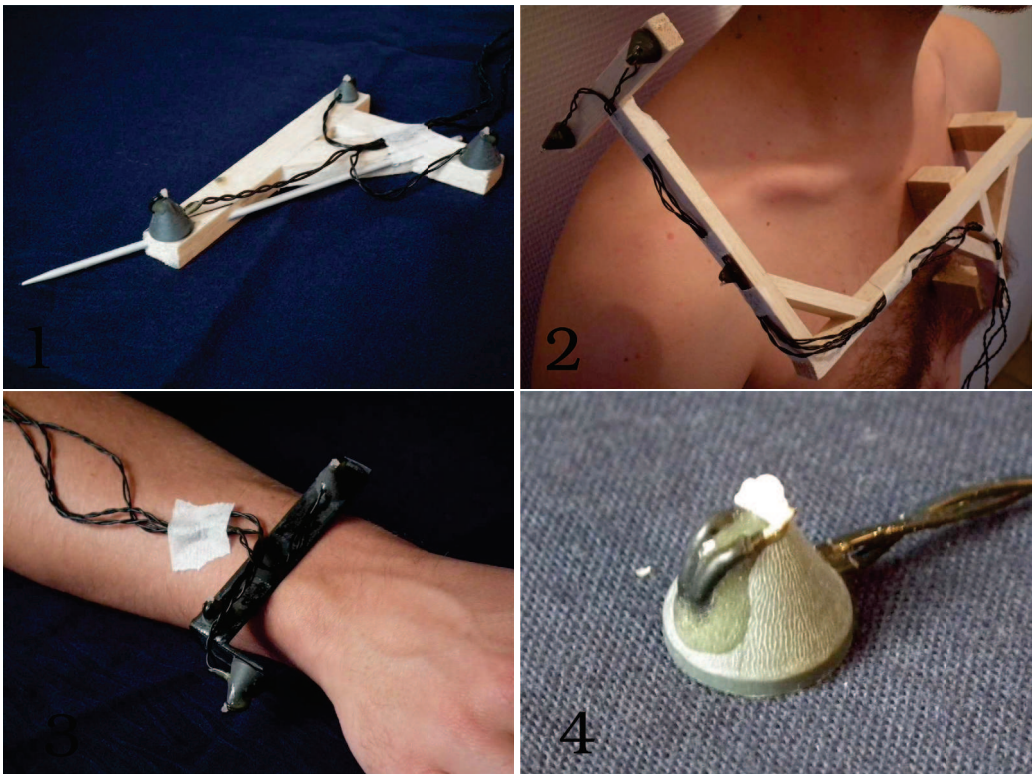


Matériel utilisé pour l'enregistrement

Nous avons utilisé une caméra OPTOTRAK, car elle était déjà intégrée au dispositif de contrôle en temps réel de la plateforme *Mouvement et Handicap*. Pour notre application, cela impliquait certaines contraintes. D'abord, cela supposait d'utiliser des marqueurs actifs, ce qui imposait la manipulation d'un grand nombre de fils d'alimentation (16 marqueurs). Ensuite, les caméras étant regroupées d'un côté de la pièce, nous avons été confrontés aux problèmes de masquage des marqueurs. Pour y remédier, nous avons dû :

- faire des modifications importantes sur le dispositif pour éviter le masquage par les montants du dispositif
- utiliser un mobile servant à la calibration (photo 1 ci-dessous)
- utiliser un mobile en balsa permettant d'enregistrer les mouvements du thorax (photo 2 ci-dessous)
- utiliser un mobile pour l'enregistrement des mouvements du poignet (photo 3 ci-dessous)
- utiliser nos propres marqueurs "grand angle" (photo 4 ci-dessous)

L'enregistrement de 16 marqueurs simultanément (13 marqueurs sur le sujet, 3 marqueurs sur le solide de calibration) a également supposé un travail de mise au point de la part de l'ingénieur de la plateforme *Mouvement et Handicap*.



1.2 Exemple d'application

Afin d'essayer le modèle, nous avons effectué une calibration sur un sujet, puis nous lui avons fait réaliser quelques mouvements de pointage. La calibration a donné les valeurs de paramètres constants données dans le tableau 3.3. Pour calculer les angles articulaires au cours d'un mouvement de pointage, nous avons utilisé une méthode par optimisation. Nous avons ajusté le modèle, image par image, pour que les marqueurs coïncident "au mieux" avec les marqueurs réellement enregistrés. Le critère à minimiser était la somme des carrés des distances entre les marqueurs du modèle et les marqueurs réels. La figure 1.2 montre les trajectoires des 13 angles articulaires au cours d'un mouvement de pointage, reprenant le point de départ et une cible des pré et post-tests de [Magescas 2006a]. Pour une question de lisibilité, les 13 trajectoires sont réparties en trois graphiques. Les numéros au début de chaque trajectoire indiquent les numéros d'angles articulaires. Les trajectoires des angles des articulations les plus proximales sont en bas, tandis que les trajectoires des angles des articulations les plus distales sont en haut. En bas, les deux angles de l'articulation sterno-claviculaire montrent des variations faibles au cours du mouvement, soit 6.4° d'antéversion et 2.1° d'abduction. Au centre, nous avons isolé les quatre angles articulaires qui présentent une variation franche, avec 40 ° d'extension, 29° d'abduction et 36.7° de rotation externe de l'épaule, et 67.7° d'extension du coude. Ce sont uniquement ces quatre degrés de liberté qui seront retenus dans le modèle simplifié de la partie suivante. Enfin, en haut sont regroupés les angles des articulations distales, dont on remarque une plus grande variabilité. Celle-ci est probablement due, d'une part, au procédé de mesure, dont les erreurs constantes sont proportionnellement plus importantes sur les petits segments distaux (métacarpe et phalanges), et, d'autre part, à la nature même de cet ensemble distal, qui est léger et peut évoluer plus rapidemment. Les variations sont les suivantes : 2.5° de supination du coude, 10° de flexion et 6° d'abduction du poignet, 19° d'abduction et 7.3° d'extension de l'articulation métacarpophalangienne, 2° d'extension de l'articulation interphalangienne proximale et 8.3° de flexion de l'articulation interphalangienne distale.

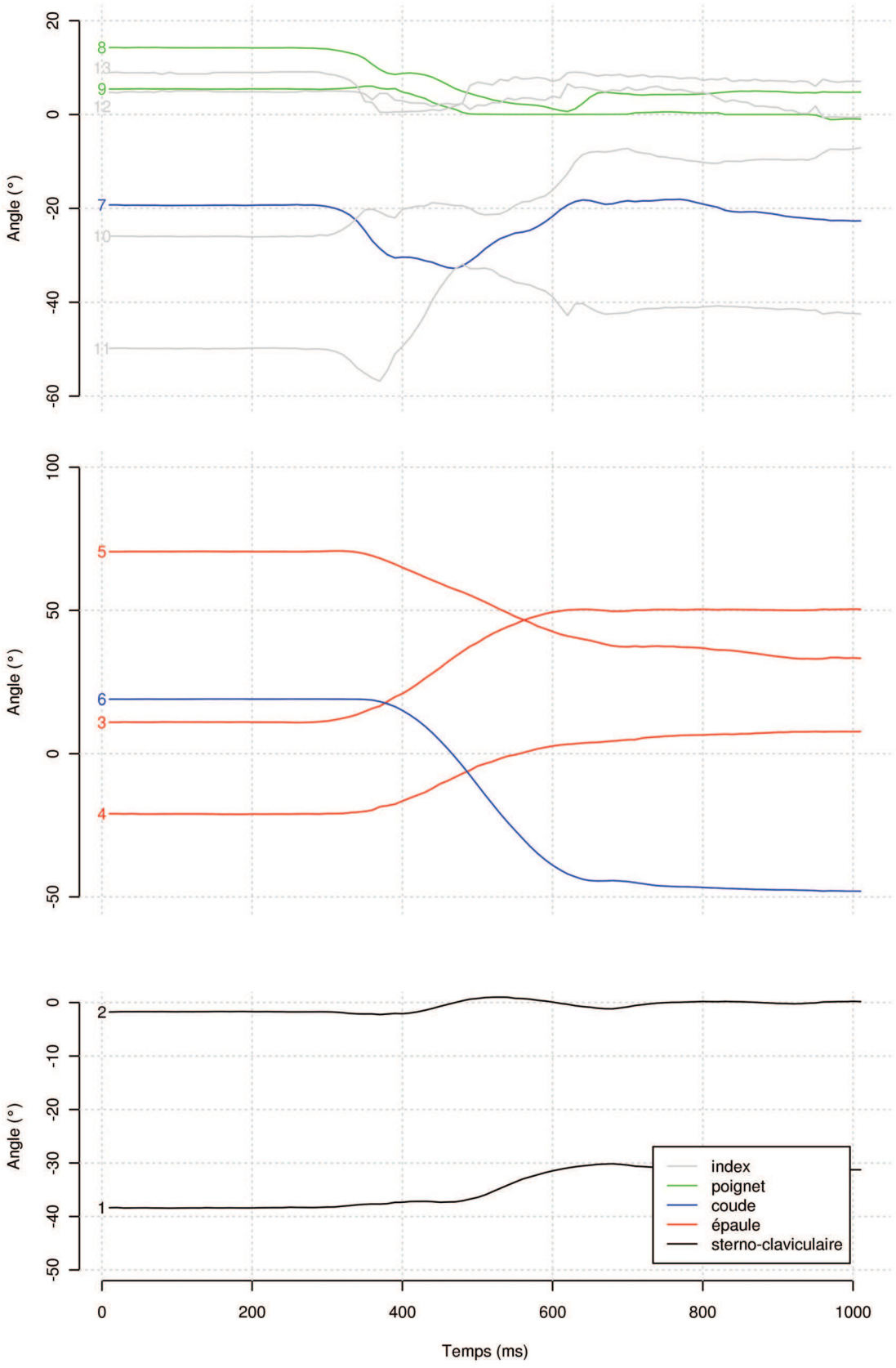


FIGURE 3.2 – Trajectoires articulaires lors d'un mouvement de pointage.

TABLE 3.3 – Valeur des paramètres du modèle après calibration sur un sujet. Les paramètres constants propres au sujet sont notés en gras. Les θ_i sont les variables. Toutes les autres valeurs sont fixées pour tous les sujets.

n^o	d_i	θ_i	a_i	α_i
1	**0 mm**	θ_1	0	-90^o
2	**0 mm**	θ_2	0	-90^o
3	**211 mm**	θ_3	0	90^o
4	0	θ_4	0	90^o
5	**-266 mm**	θ_5	0	90^o
6	0	θ_6	0	-90^o
7	**-252 mm**	θ_7	0	90^o
8	0	θ_8	0	-90^o
9	**-15.3 mm**	θ_9	**102 mm**	0
10	0	θ_{10}	0	90^o
11	0	θ_{11}	**33.5 mm**	0
12	0	θ_{12}	**23.6 mm**	0
13	0	θ_{13}	**28.5 mm**	0

2 Première simplification : un modèle à 4 degrès de liberté pour l'observation des vecteurs d'adaptation

Etant donnée la complexité de mise en oeuvre de la méthode exposée dans la section précédente, nous avons voulu essayer d'estimer les profits que l'on pourrait tirer d'une méthode simplifiée, dans le cadre de notre recherche sur l'adaptation motrice. Dans un premier temps, nous allons décrire cette méthode. Nous présenterons ensuite les résultats qu'elle a donnés lors d'expériences préliminaires.

2.1 Modèle

Nous avons fait deux importantes simplifications : d'abord, nous n'avons pas pris en compte les degrés de liberté en amont de l'épaule et en aval du poignet ; ensuite, nous avons assimilé les centres des articulations à des repères anatomiques de surface. Ainsi, nous avons pu nous limiter à quatre marqueurs pour le calcul des angles articulaires : un marqueur sur l'épaule (acromion), un sur le coude (épicondyle latéral de l'humérus), un sur le poignet (processus styloïde de l'ulna), et un sur l'acromion gauche afin de définir l'axe du corps (l'enregistrement porte toujours sur le bras droit). Notre modèle comportait donc trois éléments, le corps, le bras et l'avant bras, reliés par deux articulations, l'épaule et le coude. L'épaule offrait trois degrés de liberté : abduction-adduction, flexion-extension et rotation propre. Le seul degré de liberté du coude pris en comptre était la flexion-extension. Nous avions donc 4 degrés de liberté au total, sous la forme des 4 angles articulaires θ_3, θ_4, θ_5 et θ_6 (nous avons respecté la notation de la section précédente). Le tableau 3.4 résume la structure du modèle.

TABLE 3.4 – Structure du modèle

<table>
<tr><th>Eléments</th><th>Articulations</th><th>Angles articulaires</th></tr>
<tr><td rowspan="2">corps</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="2">épaule</td><td rowspan="2">θ_3 abduction-adduction
θ_4 flexion-extension
θ_5 rotation propre</td></tr>
<tr><td rowspan="2">bras</td></tr>
<tr><td rowspan="3">coude</td><td rowspan="3">θ_6 flexion-extension</td></tr>
<tr><td rowspan="2">avant-bras</td></tr>
<tr><td></td></tr>
</table>

2.2 Observation des vecteurs d'adaptation dans l'espace articulaire

Lors d'une expérience typique d'adaptation de mouvements de pointage, on compare la performance motrice lors de séquences de tests effectuées avant et après une période d'adaptation (respectivement, pré-test et post-test). La différence entre les points d'arrivée en pré-test et post-test témoigne de l'effet de l'exposition. Le vecteur joignant les points d'arrivée moyen en pré-test et post-test est appelé *vecteur d'adaptation*. En réalisant les pré-test et post-test sur plusieurs cibles, on peut établir un champ de vecteurs d'adaptation. Cette démarche a été inaugurée par [Bedford 1989] dans un espace restreint à une seule dimension (mouvements quasi-exclusifs de flexion/extension de l'épaule). Elle a été ensuite généralisée et théorisée pour une tâche de pointage libre en 3-D par [Ghahramani 1996].

En s'appuyant sur la même démarche, [Magescas 2006a] observent les vecteurs d'adaptation en 2D dans un plan de pointage. Une simulation leur a permis de comparer l'hypothèse d'un codage vectoriel du mouvement dans l'espace extrinsèque (en direction/amplitude) à celle d'un codage en termes d'angles articulaires épaule-coude. La comparaison avec les données réelles montre que le modèle basé sur les angles articulaires est beaucoup plus proche de la réalité. Cependant, leurs conclusions restent à l'état d'hypothèses car ils n'avaient pas de données expérimentales sur les angles articulaires. Pour aller plus loin, nous avons utilisé la méthode simplifiée que nous venons de décrire pour observer la structure du champ d'adaptation dans l'espace articulaire. Nous avons repris le dispositif et le protocole de [Magescas 2006a], en ajoutant simplement nos moyens d'enregistrement. Les cibles utilisées en pré-test et post-test délimitent le même espace rectangulaire que celle employées par [Magescas 2006a]. Elles sont cependant moins nombreuses.

Nous présentons ici les résultats pour deux sujets A et B. La figure 3.3 montre les vecteurs d'adaptation pour le sujet A. Les ellipses représentent la dispersion des points d'arrivée en pré-test (en bleu) et en post-test (en rouge). On observe une adaptation régulière, cohérente avec les résultats de [Magescas 2006a]. La figure 3.4 présente les mêmes enregistrements, vus dans un espace articulaire à deux dimensions (θ_3 et θ_6). Dans cet espace, les vecteurs d'adaptation semblent plus nettement colinéaires que dans l'espace cartésien. Cette observation nous a conduit à émettre l'hypothèse que, dans l'espace de représentation dans lequel a lieu l'adaptation, les vecteurs d'adaptation sont colinéaires. A l'inverse, si les vecteurs ne sont pas colinéaires, cela signifie que l'espace de représentation choisi ne reflète pas l'espace d'adaptation.

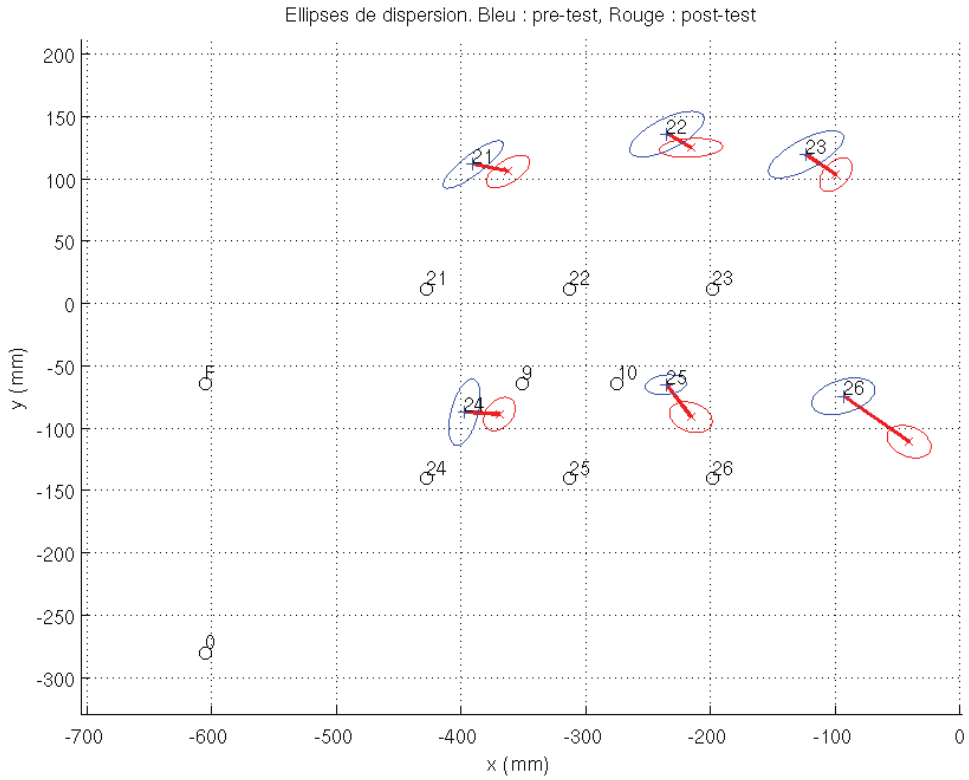


FIGURE 3.3 – Sujet A. Vecteurs d'adaptation dans l'espace cartésien.

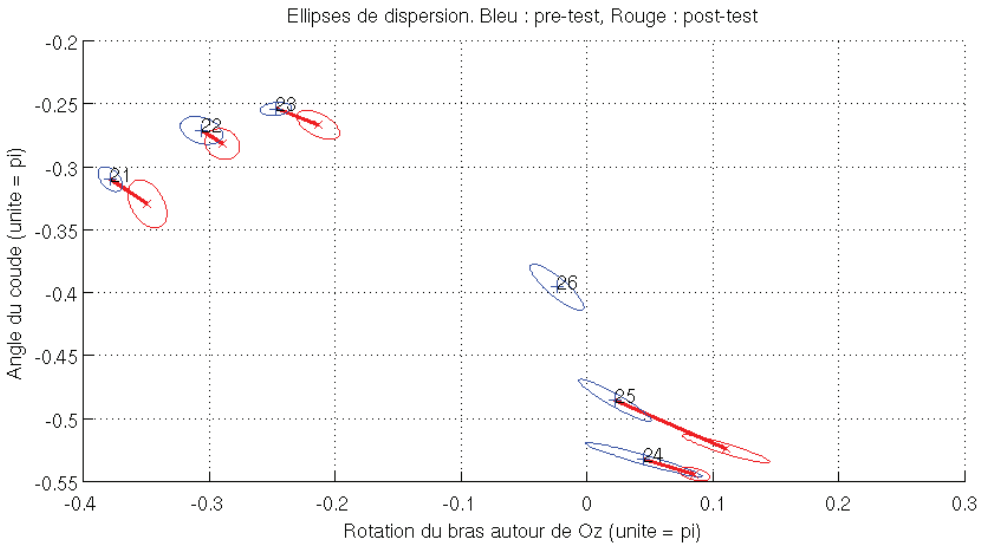


FIGURE 3.4 – Sujet A. Vecteurs d'adaptation dans l'espace θ_3 (abscisse) et θ_6 (ordonnée).

Les figures 3.5 et 3.6 montrent les résultats pour le sujet B. Cette fois, l'adaptation n'est visible ni dans l'espace cartésien, ni dans l'espace articulaire choisi. Il faut aller voir un autre espace articulaire 2-D pour voir apparaître un début de cohérence. C'est ce que propose la figure 3.7, qui montre les mêmes enregistrements dans l'espace articulaire θ_5 - θ_6. Ceci est intéressant à plusieurs titres. D'abord, cela montre que la représentation des vecteurs d'adaptation dans un espace articulaire 2-D peut permettre de voir une cohérence là où elle n'apparaît pas aussi nettement dans l'espace cartésien. Ensuite, on voit que le choix de la représentation adéquate doit dépendre du sujet. On doit donc envisager la question d'une façon globale. Il est possible de conserver les données dans l'espace articulaire enregistré complet (à 4 dimensions), pour ensuite chercher, sujet par sujet, la direction principale du nuage de points formé par les vecteurs d'adaptation.

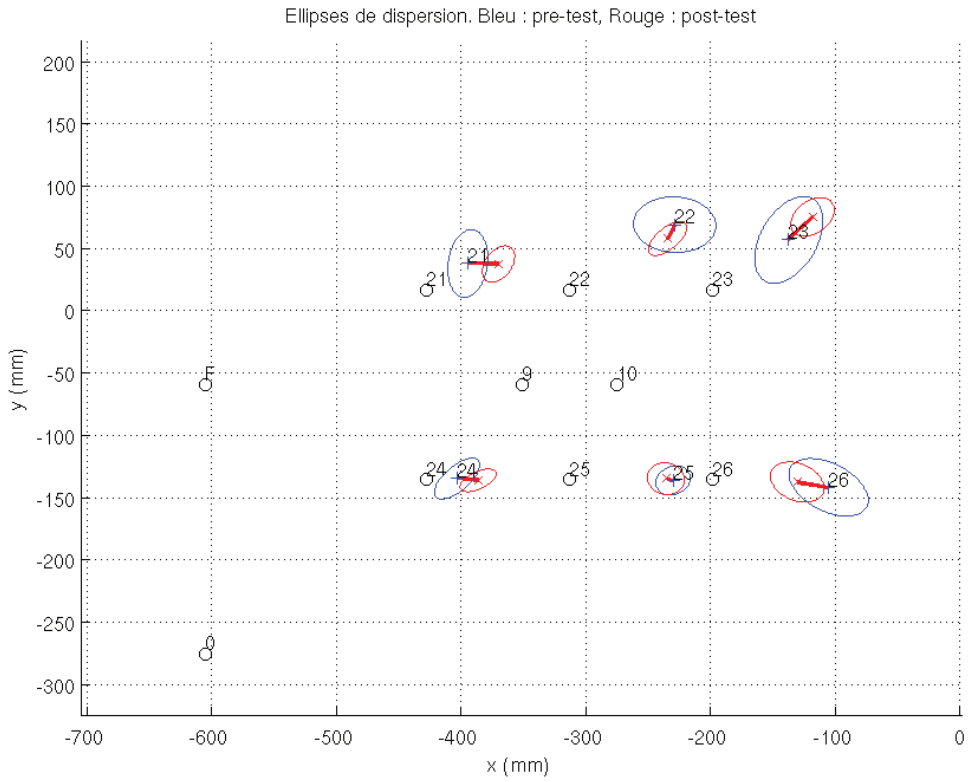


FIGURE 3.5 – Sujet B. Vecteurs d'adaptation dans l'espace cartésien.

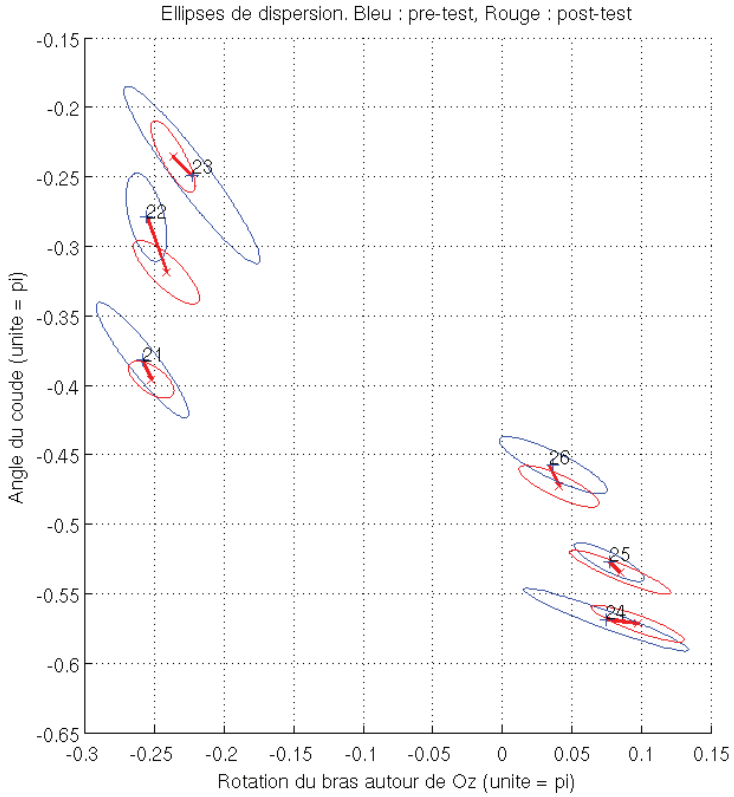


FIGURE 3.6 – Sujet B. Vecteurs d'adaptation dans l'espace θ_3 (abscisse) et θ_6 (ordonnée).

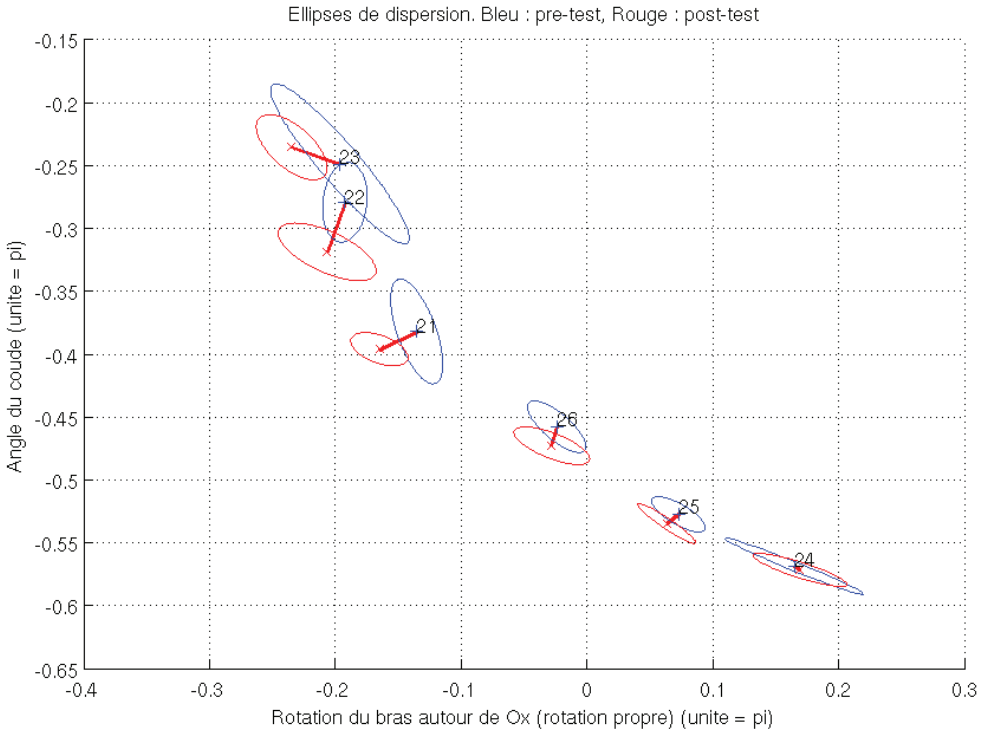


FIGURE 3.7 – Sujet B. Vecteurs d'adaptation dans l'espace θ_5 (abscisse) et θ_6 (ordonnée).

3 Seconde simplification : Construction d'abaques plan de pointage (2D) - espace articulaire (4D)

Les observations rapportées dans la section précédente montrent l'intérêt de l'enregistrement des angles articulaires lors d'une expérience d'adaptation motrice, même quand cet enregistrement est basé sur un modèle simplifié de la chaîne articulaire. Dans le but de faciliter encore l'expérimentation, nous avons imaginé une méthode qui simplifiait davantage le protocole expérimental, au prix, par contre, d'augmenter la complexité des calculs. Notre objectif était de réaliser des abaques de correspondance entre le plan de pointage en 2-D et l'espace articulaire en 4-D (utilisé dans la section précédente), d'abord par enregistrement (méthode longue, mais précise), puis par modélisation (méthode très rapide, mais moins précise).

La question de la correspondance entre la position (et l'orientation) de la main dans l'espace cartésien et la valeur des angles articulaires a fait l'objet de nombreux travaux, tant en neuroscience qu'en biomécanique, robotique, ou encore animation de personnages virtuels. Le problème classiquement soulevé est que la détermination des angles articulaires correspondant à une position de la main admet une infinité de solutions. Il y a donc un critère à appliquer pour choisir une solution unique. De nombreuses possibilités ont été explorées dans la littérature, certaines basées sur l'augmentation des contraintes pour une posture donnée (e.g. [Badler 1987]), d'autres sur le calcul de trajectoires (e.g. utilisation du pseudo-inverse du Jacobien reliant les déplacements articulaires aux déplacements de l'effecteur dans l'espace des tâches), parfois en intégrant des contraintes dynamiques (e.g. minimisation du jerk).

Dans cette section, nous ne nous sommes pas appuyés sur l'une de ces nombreuses méthodes théoriques, mais nous avons adopté une méthode expérimentale. Celle-ci consistait à enregistrer, pour un sujet donné, la valeur des angles articulaires pour chaque position de la main dans l'espace 2-D de pointage. Cela nous a conduit à l'élaboration d'abaques de correspondance entre l'espace de pointage et l'espace des angles articulaires, qui ont l'avantage de nous donner une représentation visible de la correspondance entre les deux espaces. La méthode d'élaboration de ces abaques est décrite dans l'encadré page 62. La figure 3.8 montrent un exemple d'abaques obtenus pour un sujet.

La limite de cette approche est que la posture du bras n'est pas nécessairement la même à chaque fois qu'un sujet place sa main à un endroit donné. Notamment, [Desmurget 1998] ont montré que l'origine du point de départ a une influence sur la posture finale.

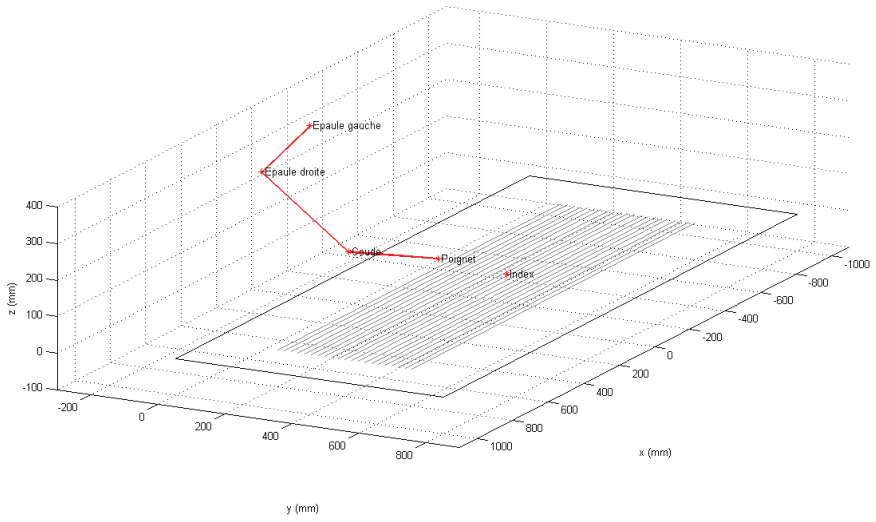
La suite de ce projet serait de générer ces abaques à partir d'une modélisation du bras. Une fois le procédé validé sur un ensemble de sujets "témoins", il aurait suffit d'entrer les données physionomiques d'un sujet (longueur du bras, de l'avant-bras et de la main, position de l'épaule), pour obtenir un abaque personalisé approché. Il aurait ainsi été possible d'observer les vecteurs d'adaptation de ce sujet dans l'espace articulaire sans même avoir besoin d'enregistrer les angles articulaires.

Bien que nous n'ayons pas mené à terme cette approche, l'enregistrement que nous avons réalisé a facilité l'interprétation des données de l'expérience présentée dans la section suivante. Nous y reviendrons dans cette section.

Méthode de construction des abaques

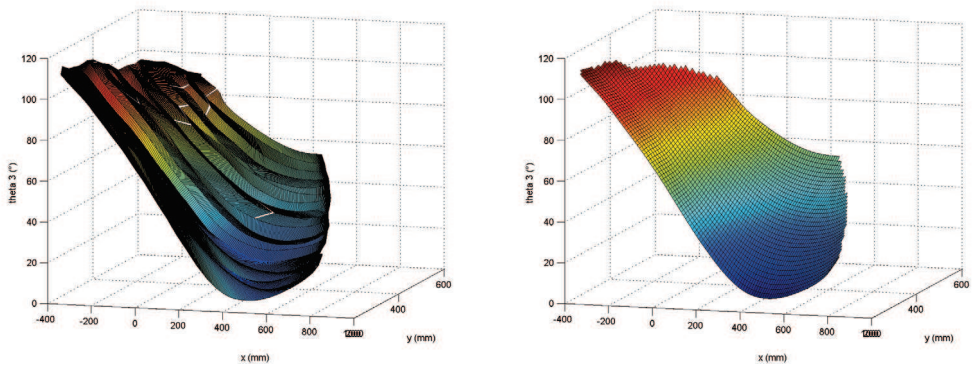
Recueil de données

Le sujet est assis face à une table striée de lignes gravées selon l'axe gauche-droite à intervalles réguliers de 2cm (figure ci-dessous). Cinq marqueurs optotrak enregistrent les mouvements : un sur chaque épaule (acromion), un sur le coude (épicondyle latéral de l'humérus), un sur le poignet (processus styloïde de l'ulna), et le dernier sur le bout de l'index. Le sujet a pour consigne de suivre les lignes une à une avec le bout de l'index. L'enregistrement de chaque ligne démarre par un signal indiquant le départ, puis dure trois secondes. Le sujet se positionne ensuite sur la ligne suivante pour se préparer au nouvel enregistrement.



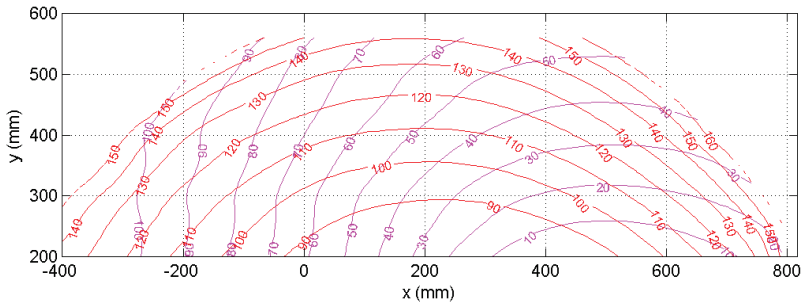
Traitement des données

Pour chaque frame, nous calculons les quatre angles articulaires mis en jeu : flexion/extension (θ_3), adduction/abduction (θ_4) et rotation propre (θ_5) de l'épaule, flexion/extension du coude (θ_6). Nous obtenons une correspondance entre les positions de l'index et les angles articulaires. Pour un angle articulaire, cette correspondance peut être représentée par une surface, dont l'abscisse et l'ordonnée sont celles de l'index dans le plan de la table, tandis que l'élévation correspond à la valeur de l'angle. L'opération suivante consiste à lisser cette surface au moyen de la fonction Matlab Gridfit (modified ridge estimator). Un exemple est donné page suivante : à gauche, la surface "brute" ; à droite, la surface lissée.



Tracé final

Enfin, nous adoptons une représentation en courbes de niveaux des surfaces lissées, comme cela est représenté sur la figure 3.8. Nous pouvons aussi superposer plusieurs angles articulaires, comme dans l'exemple ci-dessous, où figurent les courbes de niveaux des angles θ_3 (en rouge) et θ_6 (en violet). Les valeurs des angles sont indiquées en degrés.



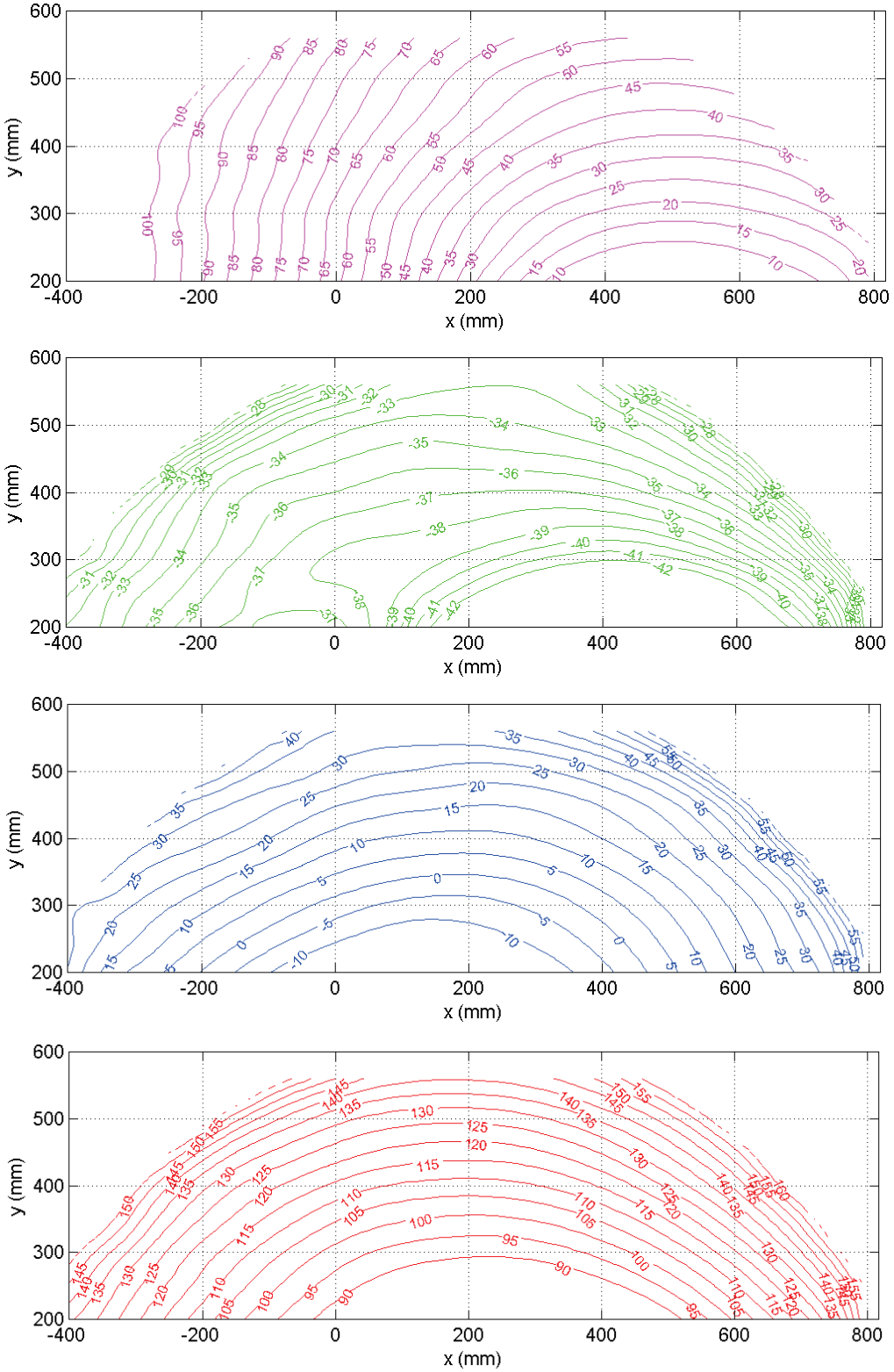


FIGURE 3.8 – Exemples d'abaques représentant les courbes de niveaux des angles articulaires θ_3, θ_4, θ_5 et θ_6 (de haut en bas) en fonction de la position de l'index sur le plan. Les valeurs sont indiquées en degrés.

4 Quel espace pour l'adaptation motrice ?

Pour essayer de déterminer dans quel espace de représentation les processus d'adaptation motrice intervenaient, nous avons soumis huit sujets à notre protocole d'adaptation tout en enregistrant les quatre angles articulaires du modèle simplifié décrit plus haut. Le dispositif et la procédure expérimentale, dont nous donnons le détail dans les paragraphes suivants, étaient très proches de ceux que nous avions employés dans les expériences précédentes. En plus de la cible exposée pendant la phase d'adaptation, nous avons ajouté deux cibles de test pour observer la généralisation à des mouvements d'amplitude et de direction différentes. La démarche était de prédire les vecteurs d'adaptation sur ces deux cibles, à partir de l'adaptation observée sur la cible exposée, en appliquant l'une ou l'autre des hypothèses possibles. Nous envisagions ainsi de pouvoir comparer la pertinence de ces différentes hypothèses. Les cinq hypothèses suivantes ont été testées :

1. **Décalage dans l'espace cartésien.** Les vecteurs d'adaptation sont identiques pour les trois cibles, en coordonnées cartésiennes 2-D. Il suffit de reproduire le vecteur d'adaptation observé pour la cible exposée.
2. **Similitude dans l'espace cartésien.** D'après cette hypothèse, le vecteur d'adaptation sur la cible exposée définit une transformation d'homothétie-rotation centrée sur le point de départ du mouvement. Cette transformation peut alors être généralisée aux autres cibles. Cette hypothèse correspond à la représentation vectorielle du mouvement, c'est-à-dire un codage en direction et amplitude. Elle a été explorée notamment par [Bock 1992], [Bock 1997].
3. **Décalage dans l'espace articulaire.** Les vecteurs d'adaptation sont identiques pour les trois cibles, en coordonnées articulaires 4-D.
4. **Homothétie dans l'espace articulaire.** Le vecteur d'adaptation sur la cible exposée définit le rapport d'une homothétie centrée sur le point de départ du mouvement, dans l'espace articulaire à 4-D. Cette hypothèse est celle formulée par [Magescas 2006a]. Elle correspond à un changement du gain articulaire. C'est la première généralisation possible des résultats obtenus pour des mouvements monoarticulaires
5. **Transformation affine, sans déplacement, dans l'espace articulaire.** C'est la seconde généralisation possible des résultats obtenus pour des mouvements monoarticulaires. Elle consiste à calculer des facteurs pré-post pour chaque degré de liberté, puis à appliquer ces facteurs sur chaque angle articulaire en pré-test pour calculer les positions en post-test.

Nous allons voir que les hypothèses n°2 et n°4 rendent bien mieux compte des données que les trois autres. Malheureusement, il ne sera pas possible de les départager avec certitude.

4.1 Procédure expérimentale

Le dispositif expérimental est illustré par la figure 3.9. Le sujet était assis face à un plan horizontal disposé à hauteur du nombril. Il était maintenu par un harnais, afin de limiter les mouvements du buste et de l'épaule. Les mouvements du bras et de la tête étaient libres. L'enregistrement des mouvements du bras était réalisé par trois marqueurs, diposés sur l'ongle de l'index, l'articulation du coude (épicondyle latéral de l'humérus), et l'articulation de l'épaule (acromion). Cette méthode était encore simplifiée par rapport à celle que nous avions utilisée précédemment. D'abord, nous n'avons pas utilisé les données du marqueur disposé sur le poignet, et nous avons modélisé l'ensemble avant-bras-main-index comme un segment rigide. Ensuite, nous n'avons pas placé de marqueur sur l'épaule opposée. Nous avons utilisé un repère externe, en supposant que le harnais suffirait à maintenir l'axe du corps immobile. Les saccades étaient détectées par électro-oculogramme.

Huit sujets ont été recrutés. Nous les avons sélectionnés pour leur longueur de bras (moyenne 79cm de l'épaule à l'index). Parmi eux, quatre étaient gauchers, et quatre droitiers. Le dispositif permettant de travailler de façon symétrique avec le bras droit ou le bras gauche, chaque sujet a utilisé sa main dominante. Nous avons ensuite ramené les données des sujets gauchers dans le demi-espace droit, par symétrie par rapport au plan sagittal. Toutes les données ont ainsi pu être traitées avec les mêmes orientations et les mêmes conventions de signes.

Les protocoles de test et d'adaptation étaient identiques à ceux utilisés dans nos autres expériences (voir figure 2 du premier article). Pendant l'exposition, les incréments de saut de cible étaient de 1cm. Chaque incrément était répété 12 fois, jusqu'à atteindre le sixième incrément (à 6cm de la cible primaire). La distance de la cible exposée au point de départ était de 30cm. Pendant les tests, trois cibles étaient utilisées. Chaque cible était testée 5 fois, le tout dans un ordre pseudo-aléatoire.

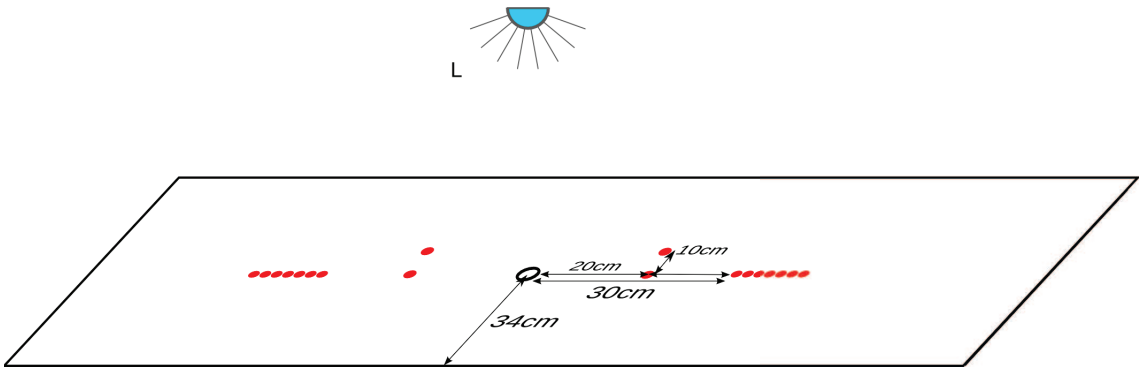


FIGURE 3.9 – Dispositif expérimental. En fonction de la main dominante, les cibles utilisées étaient dans la partie gauche ou la partie droite. Le point de départ était un repère tactile situé dans le plan sagittal. Comme dans nos expériences précédentes, on retrouve les zones de cibles incrémentales. Les deux cibles supplémentaires utilisées pour les tests sont également visualisées.

4.2 Résultats

Avant d'exploiter les données, nous avons sélectionné les sujets qui montraient un niveau significatif d'adaptation. Pour cela, nous avons effectué, pour chaque sujet, un t-test entre l'abscisse des points d'arrivée en pré-test et en post-test. Ce test était significatif au seuil 5% pour 6 des 8 sujets. Nous avons réalisé les analyses sur ce groupe de 6 sujets.

A titre d'illustration, la figure 3.10 montre les trajectoires moyennes en pré-test et en post-test pour la cible exposée, dans l'espace cartésien (en haut) et dans l'espace articulaire (en bas). Les données ont été synchronisées sur le début du mouvement avant le calcul des moyennes. Les valeurs de fin de mouvement ont été relevées lorsque les trajectoires sont stabilisées, c'est-à-dire vers 800ms.

Pour chaque sujet, et pour les données moyennes, nous avons calculé les vecteurs d'adaptation prédits par nos cinq hypothèses. Le vecteur d'adaptation sur la cible exposée servait de point de départ du calcul, permettant de déterminer les vecteurs d'adaptation sur les deux autres cibles. Pour les hypothèses de généralisation dans l'espace extrinsèque (hp1 et hp2), le calcul pouvait être effectué directement. Pour les hypothèses de généralisation dans l'espace articulaire (hp3, hp4 et hp5), nous avons commencé par convertir les données d'origine en angles articulaires, grâce aux positions des trois marqueurs. A partir du vecteur d'adaptation en coordonnées articulaires pour la cible adaptée, nous avons calculé les vecteurs d'adaptation des deux autres cibles dans l'espace articulaire. Enfin, nous avons reconstruit la position de l'index correspondant à ces angles, pour obtenir les vecteurs d'adaptation dans l'espace des tâches.

La figure 3.11 montre les résultats prédits par nos cinq hypothèses sur les données moyennes, confrontés aux données réelles. L'hypothèse n°5 est à exclure car elle donne des résultats impossibles. Ceci peut être imputable au fait qu'elle se base sur des ratios de variations d'angles articulaires. Comme ces variations sont parfois très minimes, les ratios peuvent devenir anormalement grand pour de toutes petites différences dans l'absolu entre le numérateur et le dénominateur. L'hypothèse n°1 semble nettement moins bonne que les trois autres restantes. L'hypothèse n°3, bien que meilleure, n'atteint pas la qualité prédictive des hypothèses n°2 et n°4. Ces deux dernières hypothèses semblent rendre très bien compte des données.

Pour donner une valeur objective à ces observations, nous avons calculé, pour chaque sujet et chaque hypothèse, l'erreur moyenne entre la position prédite en post-test et la position réelle. Les résultats figurent dans le tableau 3.5. Il apparaît que l'hypothèse n°2 est meilleure que l'hypothèse n°4, tant par ses résultats sur les valeurs moyennes (l'erreur est presque deux fois plus faible), que sur les valeurs individuelles (pour tous les sujets).

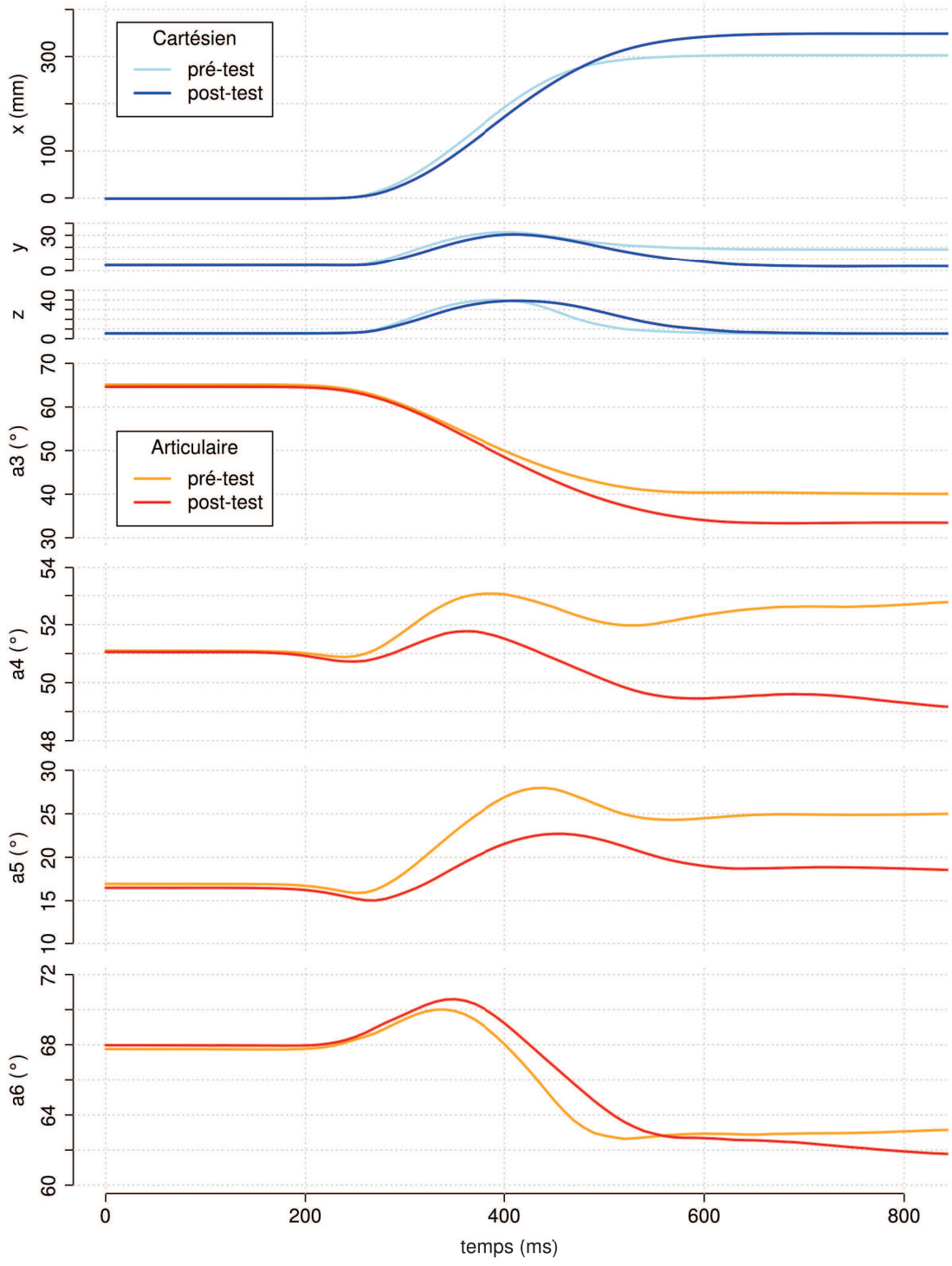


FIGURE 3.10 – Trajectoires moyennes en pré-test (bleu ciel ou orange) et en post-test (bleu ou rouge) pour la cible exposée, dans l'espace cartésien (en haut) et dans l'espace articulaire (en bas).

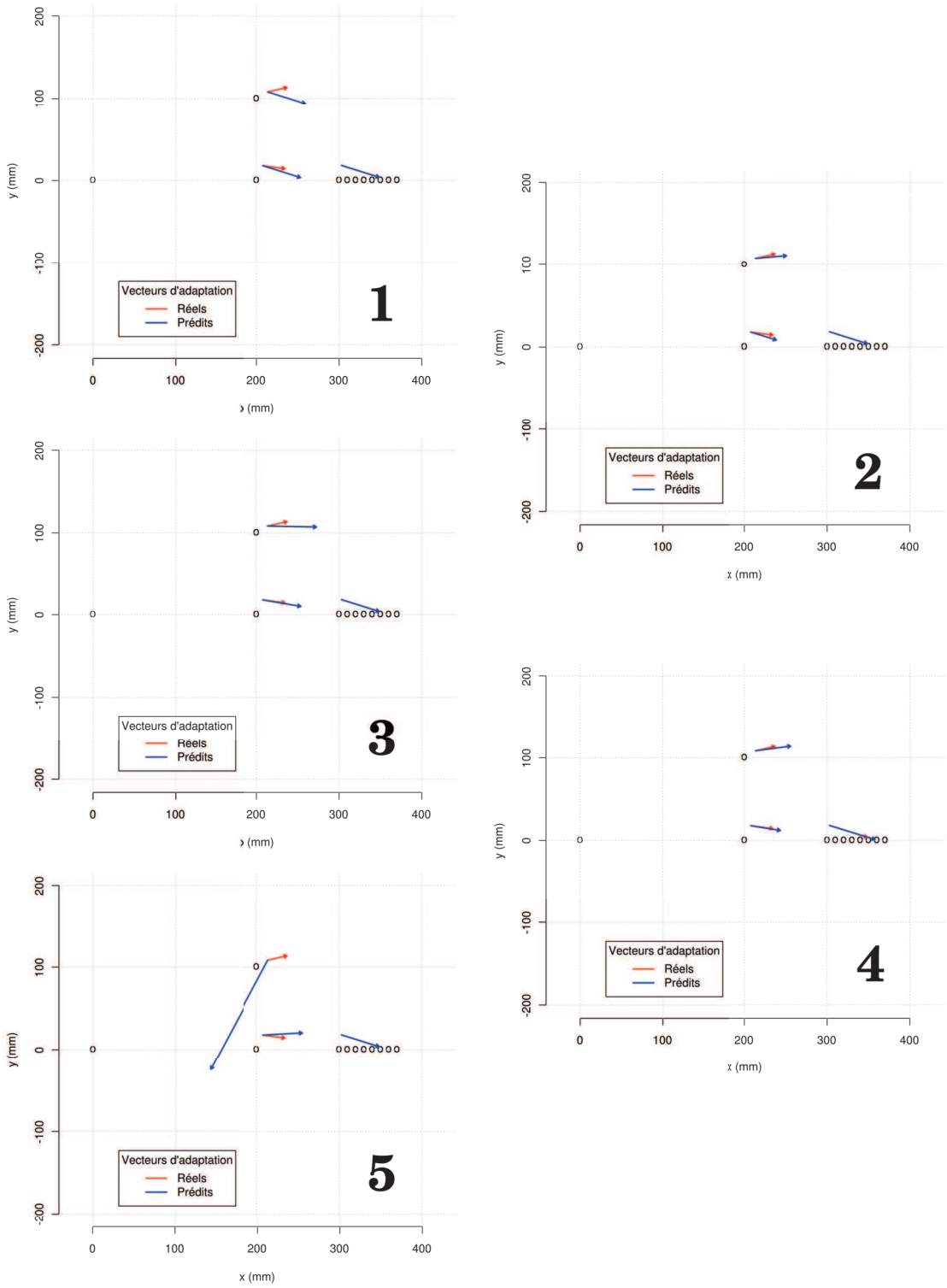


FIGURE 3.11 – Prédictions des vecteurs d'adaptation sur les données moyennes selon cinq hypothèses. Les vecteurs d'adaptations réels sont en rouge, les vecteurs prédits sont en bleu.

TABLE 3.5 – Erreur moyenne, en mm, entre les positions prédites en post-test et les positions réelles, pour chaque sujet et selon chacune des hypothèses.

Sujet	hp n°1	hp n°2	hp n°3	hp n°4	hp n°5
DM	20.3	15.1	21.3	15.7	238.0
FL	11.0	10.9	11.3	27.7	49.6
JHC	39.1	28.5	44.8	73.0	83.8
JL	10.5	8.9	10.2	9.6	7.0
PJ	15.3	8.2	35.5	138.8	189.0
SJ	24.0	15.2	19.0	17.8	89.0
Moyenne	17.0	7.1	19.2	13.4	97.2

4.3 Discussion

Les résultats favorisent l'hypothèse n°2 face à l'hypothèse n°4. Cependant, les modèles sous-jacents à ces deux hypothèses ne sont pas égaux quant à leurs nombres de degrés de liberté. Le modèle de l'hypothèse n°2 inclut une homothétie (de rapport 1.15) et une rotation (de 2.62°), ce qui signifie qu'il possède deux paramètres. Le modèle de l'hypothèse n°4, quant à lui, n'a qu'un seul paramètre, qui est son rapport d'homothétie (1.20). Ces deux modèles ne peuvent donc pas être facilement classés, étant donné que leur performances sont voisines. Si nous avions restreint l'hypothèse n°2 à un seul paramètre, celui d'homothétie (hypothèse n°6) ou celui de rotation (hypothèse n°7), les résultats seraient nettement moins bons, comme nous le voyons sur la figure 3.12.

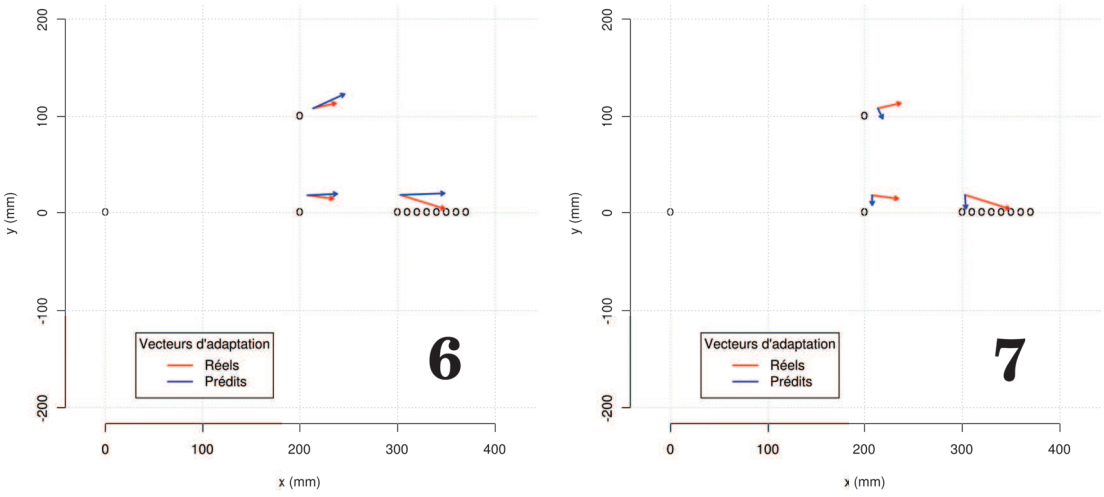


FIGURE 3.12 – Prédictions des vecteurs d'adaptation sur les données moyennes selon les hypothèses 6 et 7. Les vecteurs d'adaptation réels sont en rouge, les vecteurs prédits sont en bleu.

La différenciation entre l'hypothèse de généralisation dans l'espace extrinsèque et dans l'espace articulaire n'est pas réellement concluante. Nous sommes finalement confrontés à la même difficulté que celle à laquelle avait conduit l'expérience en

monoarticulaire, avec des espaces intrinsèques et extrinsèques relativement congruents. Néanmoins, comme nous allons le voir, la situation présente peut nous conduire à de nouvelles considérations, à travers un raisonnement en géométrie vectorielle.

L'essentiel est de comprendre ce que représentent les hypothèses de généralisation proposées en termes de transformations dans l'espace. L'hypothèse n°2 postule que la généralisation consiste à opérer une similitude à partir du vecteur d'adaptation initial. Cela veut dire que ce vecteur subit une rotation et une homothétie centrées sur le point origine (le point de départ). C'est ce qu'illustre la figure 3.13-A. L'hypothèse n°4 est plus difficile à représenter, puisqu'il s'agit d'une homothétie en dimension 4. A des fins de visualisation, nous nous placerons en dimension 3, ce qui est équivalent pour le raisonnement. La figure 3.13-B illustre l'effet d'une homothétie en dimension 3 sur un vecteur.

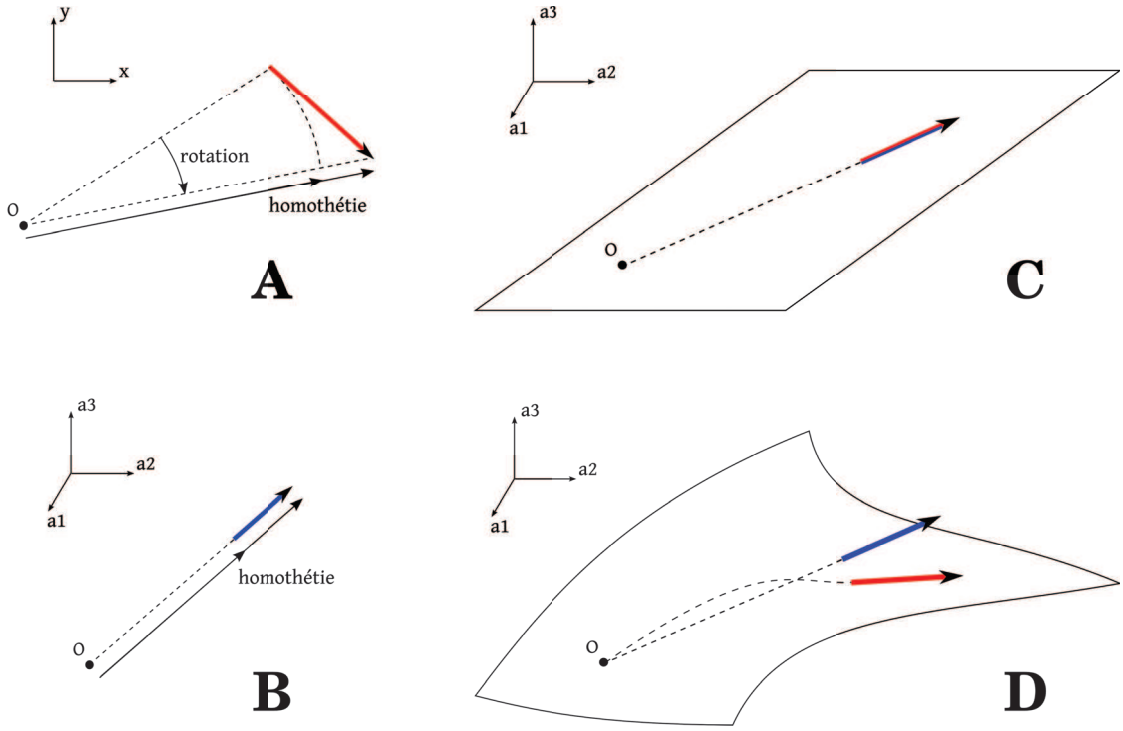


FIGURE 3.13 – Illustrations de transformations dans le plan (A) et dans l'espace (B, C, D). A. Similitude dans l'espace extrinsèque 2-D. B. Homothétie dans un espace articulaire 3-D. C. Si la fonction f est linéaire, une homothétie est équivalente dans le plan P et sur la surface S. D. Si la fonction f n'est pas linéaire, la surface S n'est pas plane, et l'homothétie n'est pas équivalente dans les deux espaces.

Essayons maintenant de visualiser l'espace des tâches au sein de l'espace articulaire. Nous faisons l'hypothèse que le plan de pointage 2-D (que nous noterons P) correspond à une surface unique dans l'espace articulaire 4-D, que nous noterons S. Cette hypothèse est équivalente à celle que nous avons faite lors de la construction d'abaques 2D-4D, d'après laquelle un point sur le plan de pointage est atteint par une posture et une seule. Bien qu'elle soit fausse dans un cadre général, on peut estimer qu'elle est proche de la réalité dans le cadre restreint de notre expérience, en remarquant que tous les mouvements démarrent d'un unique point de départ. Pour simplifier, notons f la fonction de cinématique inverse, qui envoie l'espace de

pointage sur une surface dans l'espace articulaire. Si cette fonction était linéaire, la surface S serait un plan. Une homothétie dans le plan P serait alors équivalente à une homothétie dans l'espace articulaire restreint au plan S (figure 3.13–C). Dans ce cas précis, la généralisation homothétique serait parfaitement équivalente dans les deux espaces.

La situation réelle peut être imaginée à partir de cette situation idéalisée. En réalité, la surface S n'est pas un plan, puisque f n'est pas linéaire. Les homothéties dans P et dans l'espace articulaire ne sont plus équivalentes (figure 3.13–D). Plus S est courbée, et plus l'écart sera important. Si S est presque plane, ou si elle peut être bien approximée par un plan dans un espace circonscrit, l'écart sera réduit.

Nous allons essayer d'estimer grossièrement la planéité de S, en utilisant les abaques que nous avons précédemment construits. Ces abaques sont construits à partir de l'enregistrement des postures d'un sujet, dont les dimensions du bras étaient les suivantes : distance épaule-coude = 36,5cm ; distance coude-index = 50cm. Dans le cas présent, les moyennes sont : distance épaule-coude = 34cm ; distance coude-index = 45cm. Etant donné qu'il y a environ 10% de différence de longueur entre le bras des abaques et le bras moyen de l'expérience présente, nous appliquons un simple facteur d'échelle pour utiliser les abaques. La figure 3.14 localise le point de départ et les trois cibles sur chaque abaque. La région considérée comme zone de travail est encadrée. Cette représentation permet de se rendre compte du degré de linéarité locale de f. Pour une fonction parfaitement linéaire, les courbes de niveau sont des droites parallèles régulièrement espacées. Pour les angles a_3, a_4 et a_6, l'écart entre les courbes de niveau est très régulier. La courbure est peu prononcée pour a_3, et légèrement plus pour a_4 et a_6. Quand à a_5, les variations sont très faibles, les courbes de niveau sont à peu près rectilignes et parallèles. On se situe sur un plateau en pente douce.

En conclusion de cette analyse, nous pouvons supposer que la surface S est trop plane sur la zone considérée pour permettre une différenciation évidente des hypothèses n°2 et n°4. Pour y voir voir plus clair, il faudrait pouvoir réaliser l'expérience sur une région de plus forte courbure de S. Etant donné la régularité générale des courbes de niveau, nous pensons que le meilleur moyen serait d'élargir cette zone en effectuant des mouvements plus amples. Cela suppose de revoir la configuration du dispositif pour que cette zone soit facilement accessible, c'est-à-dire loin des frontières que constituent les limites articulaires. Une autre difficulté est de conserver le signe de variation des angles articulaires entre la cible exposée et les cibles testées. L'expérience en monoarticulaire a en effet montré que l'adaptation ne se généralisait pas aux déplacement articulaires de signes opposés.

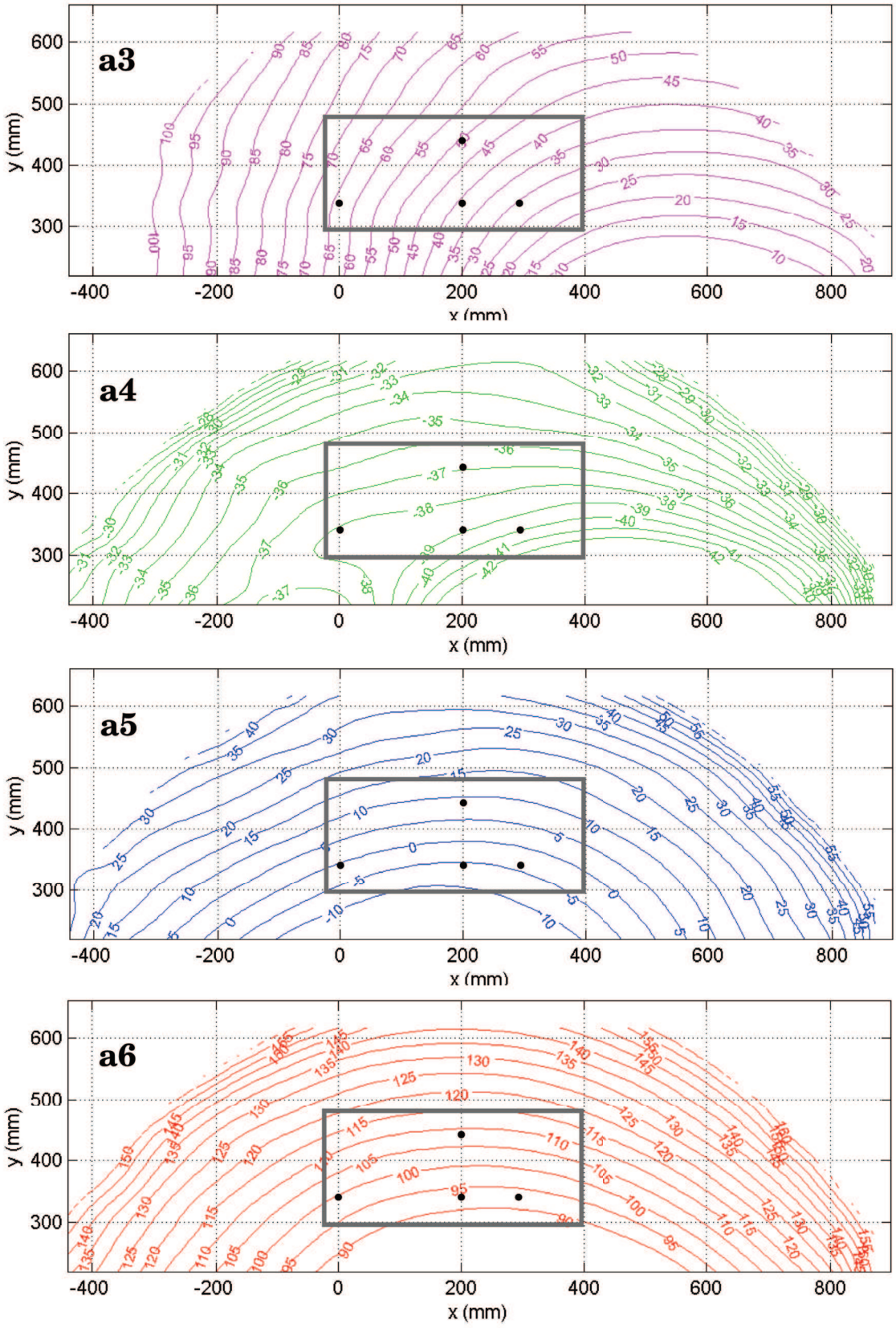


FIGURE 3.14 – Zones de travail dans l'espace articulaire

Chapitre 4

Transpositions du protocole d'adaptation motrice pour la recherche clinique

1 Introduction

En plus de l'intérêt pour la compréhension du fonctionnement du système sensorimoteur, les recherches sur l'adaptation motrice sont en interaction permanente avec la recherche clinique. Dans le cas présent, cet échange est particulièrement intéressant, du fait que notre paradigme d'adaptation permet de cibler les compétences d'adaptation sur un processus : la modification de gains articulaires sur la base d'un signal d'erreur rétinien. Cet aspect génère une problématique à double sens : d'une part, l'étude du handicap contribue à identifier les substrats neuronaux associés ; d'autre part, l'élaboration de paradigmes d'adaptation mettant en jeu des compétences spécifiques pourrait participer à la conception de thérapies basées sur la sollicitation des compétences motrices rémanentes des patients.

Dans la perspective d'un transfert de protocole expérimental à la clinique chez des patients présentant des troubles moteurs, notre paradigme présente un défaut : sa complexité. Pour un sujet jeune et sain, les consignes sont assez facilement acquises, mais l'expérience suppose d'effectuer une tâche répétitive intensive dans le noir pendant 30 min (dans le meilleur des cas). Pour un patient, cela constitue une réelle difficulté. Si l'on s'autorisait à ralentir le rythme des essais, il faudrait augmenter d'autant la durée de l'expérience. De plus, on peut s'attendre à une variabilité de pointage plus importante que pour les sujets sains, ce qui suppose d'augmenter le nombre d'essais pour pouvoir obtenir des résultats statistiques significatifs. Le paradigme doit donc être entièrement repensé pour s'adapter à cette nouvelle catégorie de sujets. Nous n'avons essayé le paradigme tel quel que sur un seul patient. Agé de 60 ans, il était atteint d'un syndrome cérébelleux occasionné par un accident vasculaire cérébral. Comme il s'agissait d'un premier essai, nous n'avons pas déroulé l'ensemble d'une expérience d'adaptation, mais uniquement quelques mouvements de pointage. Notre intention était aussi de pouvoir mesurer la variabilité des points d'arrivée, pour estimer, dans le cas de ce patient, la faisabilité d'une expérience d'adaptation. Nous avons utilisé le dispositif présenté dans le chapitre 2, qui est le plus simple à utiliser, notamment car il ne comporte pas de dispositif de maintien

de la tête. Nous ne sommes pas parvenu à réaliser un enregistrement convenable, essentiellement parce que le sujet n'arrivait pas à suivre la tâche.

Devant ces difficultés, nous avons conclu qu'il fallait imaginer des protocoles expérimentaux mieux adaptés. Nous avons donc imaginé des transpositions de notre expérience, que nous allons décrire dans ce chapitre. La première transposition consiste à remplacer la tâche de pointage par une tâche de saisie. La seconde s'éloigne plus du protocole de départ, en s'intéressant non plus à la métrique du mouvement, mais à la force nécessaire pour lever un objet. Nous verrons que proposer des transpositions est à double tranchant : cela permet d'enrichir notre "répertoire expérimental", mais en contrepartie, il faut montrer que ces transpositions mettent en jeu les mêmes phénomènes adaptatifs que l'expérience de départ pour pouvoir les exploiter.

2 Adaptation de la saisie

L'idée de cette transposition est d'adapter des mouvements de saisie en lieu et place des mouvements de pointage. La raison de ce choix est que le mouvement de saisie est un mouvement familier, et donc qui ne nécessitera pas d'introduire de consigne particulière. Des premiers résultats ont montré qu'il semblait possible de réaliser une telle adaptation, à condition de modifier un certain nombre de paramètres du protocole.

2.1 Dispositif expérimental et protocole

La figure 4.1 représente le dispositif expérimental. L'objet à saisir, une balle de tennis, était fixé sur une plateforme mobile actionnée par un moteur pas à pas. La balle pouvait ainsi être déplacée pendant le mouvement d'atteinte dans le noir, et positionnée avec précision (environ 1mm). Le protocole d'adaptation était calqué sur notre protocole d'adaptation du pointage (figure 4.2). On en retrouve les éléments essentiels : présentation de la cible en vision périphérique, mouvement d'atteinte sans contrôle en ligne visuel, constatation de l'erreur en fin de mouvement. La différence essentielle résidait dans le fait que l'erreur finale n'était plus perçue visuellement, mais par les sens tactile et proprioceptif. La balle cible était toujours disposée à 30cm à droite du point de départ. La position de la balle en fin de mouvement était déplacée de 1cm vers la droite tous les 5 essais, jusqu'à s'éloigner de 10cm de sa position initiale. Ainsi, l'amplitude du mouvement augmentait de 33% pendant l'exposition, sans que le sujet en soit conscient. Pour le pré-test et le post-test, nous étions confrontés au problème qu'il ne fallait pas donner de feedback en fin de mouvement, tout en enregistrant le lieu d'arrivée de la main pour la saisie. Nous avons opté pour une tâche qui consistait à poser une balle à la place de la balle cible. Dès le début de l'essai, le sujet tenait une balle dans sa main. La balle cible était présentée de la même manière que pour la phase d'adaptation. Le sujet devait poser sa balle là où il avait vu la balle cible. Il était prévenu que cette dernière serait retirée pendant son mouvement pour lui laisser la place. Par ce moyen, nous garantissions que la configuration de la main restait la même entre la phase d'exposition et les phases de test.

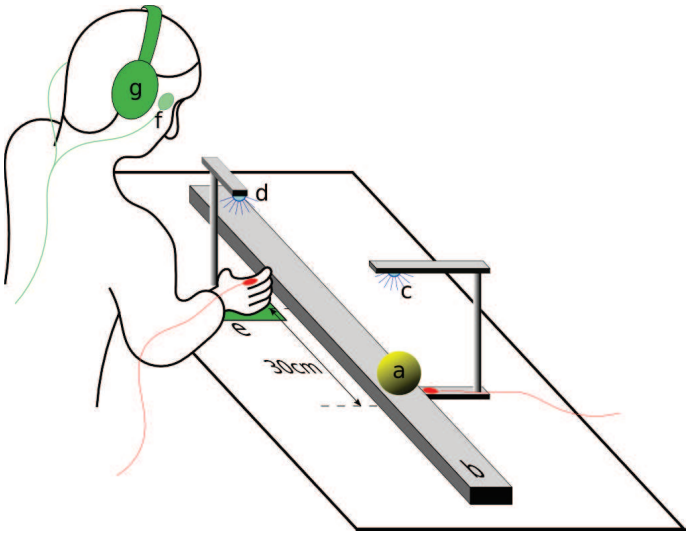


FIGURE 4.1 – Dispositif expérimental.

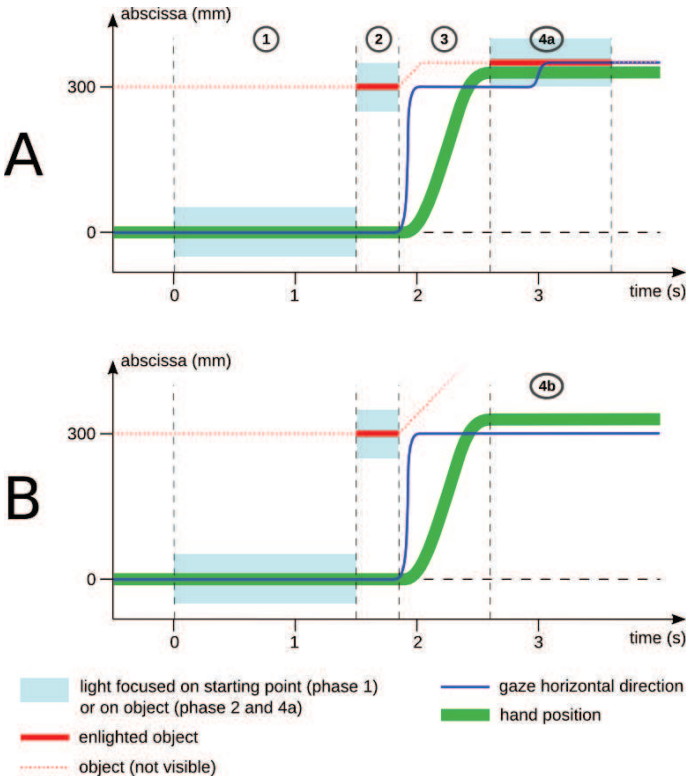


FIGURE 4.2 – Protocole d'exposition (A) et de test (B)

Le défaut essentiel de ce protocole était que le déplacement de l'objet provoquait du bruit et des vibrations sur la table. Durant la phase d'exposition, le sujet pouvait tout à fait supposer "qu'il se passait quelque chose". Pour résoudre le problème des vibrations, il a suffi de séparer le dispositif du fauteuil du sujet et du repose-main qui servait de point de départ. Quant au bruit, il a fallu "assourdir" le sujet avec un bruit blanc pendant chaque essai, ce qui était malheureusement source d'inconfort et de fatigue.

2.2 Premiers résultats

Nous avons testé le protocole sur six sujets sains. Les résultats sont représentés sur la figure 4.3. En moyenne, l'amplitude du mouvement a augmenté de 34mm entre le pré-test et le post-test, ce qui représente 11% de l'amplitude initiale (30cm), et 34% du déplacement maximum de la balle pendant l'exposition. Un t-test apparié sur les moyennes par sujet a montré que cette variation d'amplitude était significative ($t = 2.89$, $df = 5$, p-value $= 0.034$). Si l'on s'intéresse aux données individuelles, on remarque que l'effet est presque général parmi les sujets (5 sujets sur 6). Ces résultats indiquent que ce protocole induit une adaptation de la métrique du mouvement, de la même façon que notre protocole d'adaptation du pointage. Il peut donc se substituer à ce dernier pour s'adapter aux possibilités des patients.

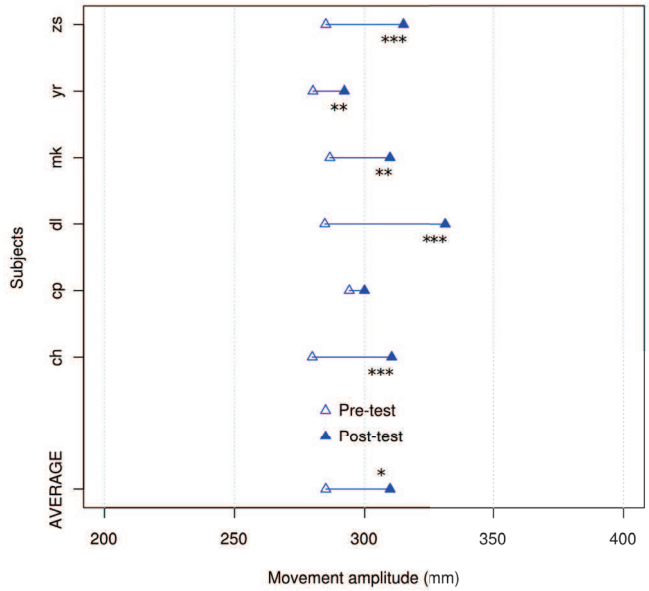


FIGURE 4.3 – Amplitudes de mouvement en pré-test et post-test par sujet et en moyenne. Les astérisques indiquent les niveaux de significativité des analyses statistiques (un t-test pour chaque sujet et un t-test apparié sur les moyennes par sujet) : * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$.

3 Adaptation du levage d'objets

La deuxième transposition que nous avons expérimentée est plus audacieuse. L'idée était d'adapter un mouvement de levage d'objet en faisant varier le poids de cet objet à l'insu du sujet. Si le protocole transposé paraissait simple à l'origine, il a induit un nombre important de complications. L'éloignement de ce protocole de l'expérience de pointage d'origine a cependant l'intérêt d'aborder la question de l'adaptation des gains moteurs sous un angle tout à fait différent.

3.1 Principe de la transposition

Lorsque l'on saisit un objet dans le but de l'élever à une hauteur déterminée, nous réalisons une estimation implicite et a priori du poids de cet objet afin d'adapter la force musculaire que nous allons engager dans l'action de lever. Nous avons tous fait l'expérience de surestimer le poids d'un gros objet en réalité très léger, ce qui conduit à l'élever bien plus haut que prévu, avant de faire les corrections adéquates. L'idée centrale de la transposition du paradigme d'adaptation est de faire le parallèle entre l'estimation implicite et a priori du poids qui permet de doser la force musculaire pour lever, et l'estimation implicite et a priori de la distance pour planifier un mouvement d'atteinte. Comme dans le cas de l'adaptation du pointage, où l'estimation de la distance n'est pas affectée, l'estimation du poids doit rester inchangée. Par contre, le protocole d'adaptation du pointage induisait une modification de la distance réellement parcourue, ce qui peut-être transposé en obtenant que la force impliquée dans le levage de l'objet soit modifiée.

Pour remplir ces conditions, nous avons choisi d'utiliser, pendant les pré et post-tests, une petite bouteille d'eau pleine, qui est un objet familier, dans l'espoir que l'estimation de son poids reste stable durant toute l'expérience. De plus, nous avons utilisé un objet différent pendant la phase d'exposition, afin de conserver l'estimation entre le pré-test et le post-test. L'objet de l'exposition était un cylindre en PVC gris, de dimensions comparables à celles de la bouteille, pour garder constantes l'extension visuelle de l'objet et la configuration manuelle de la prise. Pendant l'exposition, la masse de cet objet était modifiée à l'insu du sujet.

3.2 Dispositif expérimental et protocole

Le dispositif expérimental est schématisé sur la figure 4.4. Le sujet devait partir du repose-main (e), se saisir de l'objet (a), l'amener au niveau de l'objet de référence (b), marquer une pause, puis reposer l'objet et revenir sur le repose-main. Avant le départ du sujet, la scène était éclairée durant 2 secondes. Suivait un top, qui indiquait au sujet qu'il devait commencer la tâche. Dès le départ du repose-main, la scène était éteinte, et la tâche était réalisée en l'absence totale de vision. Tout le temps où la scène était éclairée, le sujet devait garder le regard vers un point de fixation au milieu de l'objet référence (b). La figure 4.5 précise le déroulement temporel des essais de l'exposition et des tests. Durant les tests, le sujet n'avait aucun feedback sur l'élévation atteinte. Pendant l'exposition, un flash était déclenché à la fin du mouvement de montée, pour que le sujet constate son erreur par rapport à l'objet référence. La bouteille, utilisée pendant les tests, pesait 352g. Au cours de la phase d'exposition, l'expérimentateur remplaçait le cylindre manipulé par un

cylindre identique légèrement plus lourd tous les cinq essais. La masse du cylindre augmentait de 5.4% à chaque changement. Neuf changements successifs le faisait passer de 278g (masse de la bouteille divisé par 1.26) à 445g (masse de la bouteille multiplié par 1.26). Une variante consistait à effectuer une variation de masse inverse, en partant du plus lourd pour aller vers le plus léger.

Les changements de masse du cylindre pendant l'exposition ont conduit à alourdir le protocole. Afin que la manipulation ne soit pas entendue, le sujet devait porter un casque audio diffusant un bruit blanc. Comme l'expérimentateur devait intervenir, l'expérience ne se déroulait pas dans le noir total mais dans la pénombre. En conséquence, pour occulter tout à fait la vision du sujet, nous lui avons fait porter des lunettes à critaux liquides.

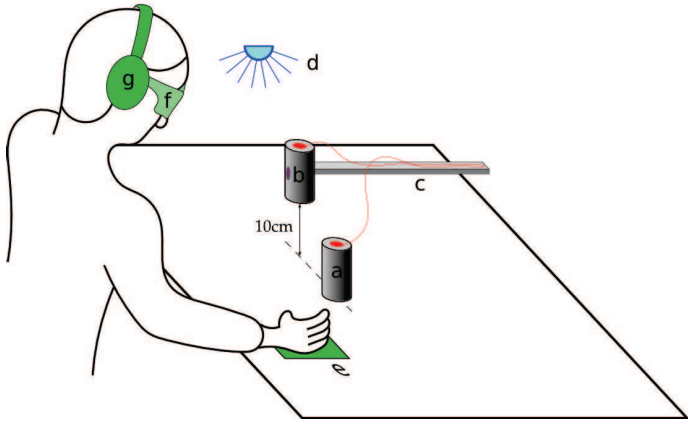


FIGURE 4.4 – Dispositif expérimental

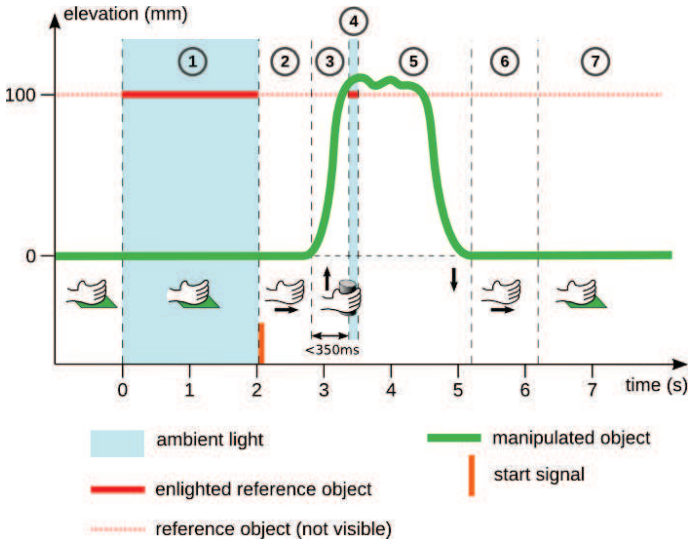


FIGURE 4.5 – Protocole d'exposition (A) et de test (B)

3.3 Premiers résultats

Nous présentons ici les données des sujets que nous avons fait passer sur les dernières versions de l'expérience. Comme celles-ci présentent quelques variations par rapport au protocole décrit plus haut (notamment, les critères de déclenchement du flash, les règles de variation du poids, et le temps de présentation de l'objet), nous n'avons pas effectué de statistiques globales. Afin de tester la validité des hypothèses à l'origine de cette expérience, nous avons aussi essayé, à trois reprises, d'effectuer une diminution de masse à la place d'une augmentation. La figure 4.6 présente l'élévation en pré-test et en post-test pour chacun des sujets. Au sein des sujets ayant expérimenté une augmentation de poids, aucune tendance ne se dégage. On ne peut rien tirer non plus de la comparaison entre augmentation et diminution de poids. En conséquence, nos hypothèses sur la validité de cette transposition ne semblent pas correctes. Cette voie n'est pas à poursuivre dans le cadre de notre recherche.

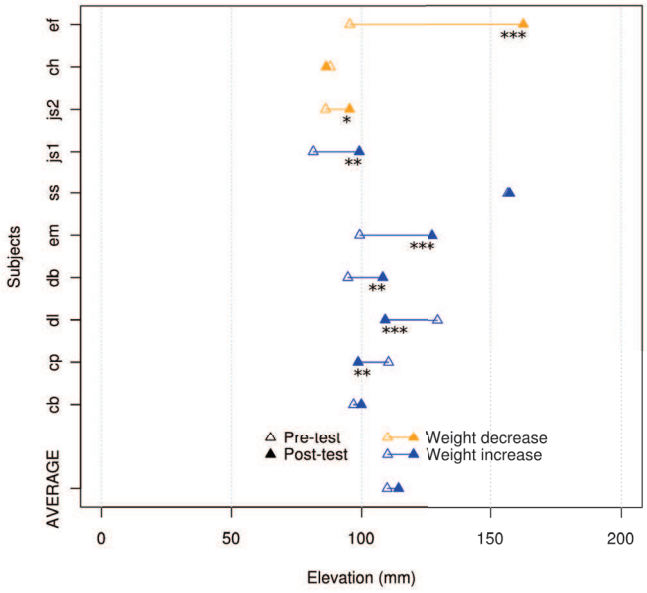


FIGURE 4.6 – Hauteur d'élévation en pré-test et post-test par sujet. Les astérisques indiquent les niveaux de significativité des analyses statistiques (un t-test pour chaque sujet) : * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$.

4 Conclusion

La transposition de notre paradigme d'adaptation de pointage au mouvement de saisie semble être une piste intéressante. Si le paradigme final a dû intégrer un certain nombre de contraintes (notamment la diffusion d'un bruit blanc durant les essais), la tâche est restée très simple. Les premiers résultats montrent qu'une adaptation significative peut être obtenue avec ce paradigme. On peut donc considérer cette expérience comme une alternative à l'expérience de pointage. D'un point de vue neurologique, la différence principale réside dans l'origine du signal d'erreur durant l'exposition : purement rétinien dans le cas du pointage, purement somatosensoriel dans le cas de la saisie. Comparativement, la seconde transposition présente peu d'intérêt. D'une part, le protocole s'est beaucoup complexifié au cours de l'élaboration de l'expérience. D'autre part, les résultats remettent en cause la validité des hypothèses de départ. La seule réussite, indépendante des objectifs de notre travail, est expérimentale : nous avons en effet constaté qu'il était possible d'augmenter la masse d'un objet de 60% sans que le sujet en soit conscient.

Discussion

5 Le système segmentaire peut-il simuler le système saccadique ?

Comme nous l'avons vu, l'expérience d'adaptation qui est au coeur de notre travail est une transposition du protocole d'adaptation saccadique au système segmentaire. L'expérience de [Magescas 2006a] est explicitement construite pour reproduire expérimentalement les conditions de l'adaptation saccadique dans le cadre du pointage visuo-manuel. Dans notre expérience sur les mouvements monoarticulaires, nous sommes allés plus loin dans le parallèle en imposant au membre supérieur de se mouvoir selon un seul degré de liberté, correspondant à une flexion-extension pure du coude.

Ce parallèle peut cependant être mis en question. Dans quel mesure la comparaison tient-elle, étant donné que l'on sait que les deux systèmes, saccadique et segmentaire, sont contrôlés via des réseaux neuronaux totalement distincts ? La très forte proximité des résultats entre l'adaptation saccadique et notre expérience a-t-elle une valeur heuristique au delà de la simple analogie ? Comment ces résultats peuvent-ils faire progresser notre connaissance de la plasticité motrice du système segmentaire ? Nous abordons ces points dans les paragraphes qui suivent.

5.1 Des différences irréductibles

Rappelons ce que nous avons déjà évoqué, à savoir que les deux systèmes s'opposent à la fois sur le plan physiologique du contrôle neuronal et sur la nature même des effecteurs impliqués.

Substrats neuronaux

Nous avons exposé en introduction un aperçu global des réseaux en charge du contrôle de la motricité manuelle. Voyons à présent en quoi le réseau de contrôle oculomoteur saccadique est différent. Celui-ci met en jeu des structures corticales (FEF , LIP) qui interagissent avec le tronc cérébral (colliculus supérieur et formation réticulée) et le cervelet ([Schiller 2005], [Pelisson 2010]). Comme pour le système segmentaire, ce dernier intervient d'une façon centrale, tant dans la génération des saccades que dans l'adaptation proprement dite. Des différences sont à noter entre le type de saccades, que l'on peut globalement classer en saccades réflexes, chargées d'orienter automatiquement le regard vers une stimulation identifiée dans le champ périphérique, et les saccades volontaires, sollicitées pour explorer l'espace visuel. On

remarque ici que le système moteur est composé de plusieurs contrôleurs agissant en parallèle sur les mouvements oculaires. La différence observée entre l'adaptation saccadique en augmentation et en diminution de gain montre que, même pour un type de saccades donné, des réseaux neuronaux distincts sont impliqués en fonction de paramètres métriques de l'adaptation ([Panouilleres 2009]).

Le point commun essentiel entre la calibration de la métrique des systèmes saccadique et segmentaire réside dans la présence de structures de commande en interaction avec des structures cérébelleuses, en charge de la régulation d'intensité et de temporalité des commandes musculaires, de leur cohésion, de la prédiction des réafferences, et de l'adaptation à court terme guidée par un signal d'erreur post-mouvement ([Albus 1971], [Gilbert 1977], [Ito 1984], [Kawato 1992], [Kitazawa 1998]). Pour réaliser toutes ces tâches, ces régions cérébelleuses reçoivent des afférences des régions motrices (M1 pour le membre supérieur, le colliculus supérieur pour les saccades) permettant la régulation et le modèle prédictif, et des afférences sensorielles conditionnant l'adaptation des réponses motrices, probablement via l'olive inférieure dans le cas du mouvement segmentaire ([Martin 1996a]) et générées par le colliculus supérieur dans le cas des saccades ([Pelisson 2010]). Au sein du cervelet, les régions impliquées dans l'adaptation segmentaire et l'adaptation saccadique sont disjointes. Alors que l'adaptation des saccades met en jeu des régions médiales (lobule VI et VII du vermis et noyau fastigial caudal, d'après la revue de [Pelisson 2010]), la calibration adaptative de la métrique des mouvements segmentaires est assurée par des régions plus latérales ([Baizer 1999], [Prevosto 2010]). D'un point de vue physiologique, il est par conséquent établi que les systèmes segmentaire et saccadique présentent des organisations qui peuvent être rapprochées d'un point de vue fonctionnel, mais qui sont anatomiquement disjointes.

Caractéristiques des effecteurs

Si l'on considère maintenant les effecteurs, force est de constaster qu'ils sont très différents. Nous avons décrit leurs différences essentielles dans l'introduction. Le globe oculaire, équipé de ses six muscles extra-oculaires, donne lieu à une relation quasiment univoque entre ses trois degrés de liberté et les contractions musculaires associées deux à deux. D'autre part, la masse inertielle est négligeable devant les forces de frottement visqueux. On sait enfin que les retours sensoriels visuels sont quasiment absents pendant le mouvement ([Matin 1974]), et n'induisent des corrections en ligne que de façon marginale ([Gaveau 2003]). Au contraire, le membre supérieur est extrêmement redondant, avec un excès de degrés de liberté au niveau articulaire, et une redondance encore plus grande si l'on considère le nombre de muscles susceptibles d'entrer en action pour une même tâche. La masse du membre supérieur entre largement en jeu, en complexifiant le programme moteur, d'abord pour lutter contre la gravité, ensuite pour accélerer et ralentir la masse inertielle, et enfin pour contrôler les moments d'inertie qui ne sont plus négligeables pour les mouvements rapides. Enfin, à la différence de l'oeil, les réafferences sensorielles participent au contrôle en ligne du mouvement, que ce soit par la vision de la main, la vision de la cible, ou encore la proprioception propre aux muscles squeletto-moteurs (fuseaux neuromusculaires, organes tendineux de Golgi).

Etant donné ces différences, les deux systèmes de commande sont confrontés à des

contraintes propres à chaque effecteur. Dans un certain sens, le système oculomoteur est une simplification du système segmentaire, faisant abstraction de la redondance, de la masse, et des retours sensoriels ([Robinson 1986]). Cette considération met en avant l'intérêt de l'étude du système oculomoteur, qui pourrait être vue comme une étape vers l'étude de systèmes moteurs plus complexes, tel que celui du membre supérieur. C'est clairement dans cette démarche que s'inscrivent l'expérience de [Magescas 2006a] et les nôtres qui ont suivi. Il s'agit donc, constatant les différences irréductibles des deux systèmes, de suivre le guide de l'analogie, pour ouvrir des voies dans le domaine de la motricité segmentaire.

5.2 La structure informationnelle

Il est frappant de constater à quel point les résultats de notre expériences d'adaptation de mouvements de pointage monoarticulaire sont proches des résultats obtenus dans l'expérience d'adaptation saccadique. Pour bien appréhender la pertinence de ce rapprochement, il est utile de rappeler dans le détails quels sont ces derniers. [Pelisson 2010] nous en offre un résumé que nous reproduisons ici :

> (1) adaptation fully transfers to saccades of the same amplitude and direction (i.e., same vector) as the adapted saccade, irrespective of initial position of the eyes ; (2) conversely, the transfer to saccades which do not share the same vector as the adapted saccade varies negatively with this vector difference, and is null for a direction difference of 90° or more ; (3) the set of saccades significantly affected by adaptation transfer defines a large but circumscribed region of oculo centric space centered on the adapted saccade amplitude ; this region initially called 'activity region' by Semmlow et al (1989) and then 'adaptation field' by Frens and VanOpstal (1994) ; (4) is symmetrically shaped around the adapted saccade direction but is asymmetrical around the adapted saccade amplitude.

Dans notre expérience, nous avons explicitement effectué un test (baptisé *vector test*), dont les résultats sont exactement ceux cités dans le point 1 de [Pelisson 2010] : l'adaptation du mouvement exposé (point de départ 45°) est transférée avec une parfaite régularité aux mouvements de même amplitude, partant de points de départ différents (15°, 30°, 60° et 75°). Concernant le second point, notre expérience ne permettait pas de tester des mouvements selon différentes orientations, puisqu'il n'y avait qu'un seul degré de liberté. Par contre, nous avons pu observer une absence totale de transfert vers le mouvement de direction opposée (en inversant le point de départ et le point d'arrivée). Comme nous l'indiquons dans l'article, la différence essentielle repose sur l'existence d'un champ d'adaptation circonscrit aux saccades d'amplitudes proches de la saccade adaptée, ce que nous ne retrouvons pas dans notre expérience. La raison en est peut-être que nous n'avons pas exploré des amplitudes suffisamment divergentes pour observer une telle restriction, mais cela est peu probable car notre champ d'investigation occupait une portion importante de flexion-extension du coude. Nous avons en effet observé un transfert de l'adaptation vers des amplitudes de mouvement de 15° à 60°, pour un mouvement adapté de 30°. Le champ d'adaptation des saccades a quant à lui été exploré par deux études, l'une chez le singe ([Noto 1999]) et l'autre chez l'homme ([Collins 2007]). Dans les

deux cas, les saccades testées ne diffèraient pas de plus de 10° de l'amplitude des saccades adaptées. Le déficit d'adaptation, très nettement observé pour les saccades plus courtes, l'était beaucoup moins pour les saccades plus longues. Il est par conséquent difficile de délimiter précisément l'étendue du champ d'adaptation, même si ces deux études convainquent de son existence. En résumé, tout ce que nous pouvons affirmer est que le champ d'adaptation est plus large dans notre cas que dans le cas de l'adaptation saccadique.

Nous voyons à présent que ces deux systèmes, bien que clairement différents depuis les substrats neuronaux jusqu'aux effecteurs, peuvent se comporter de la même manière dans des conditions expérimentales d'adaptation bien particulières. Nous suggérons que l'identité des résultats est précisément la conséquence de l'étroite similarité des conditions expérimentales, qui apportent dans un cas comme dans l'autre des informations similaires aux mêmes instants clés de la structure du mouvement : immédiatement avant et après le mouvement. Pour résumer cette idée, nous proposons d'employer le terme de *structure informationnelle*, comprenant :

1. La nature des informations qui sont disponibles au système sensori-moteur, qu'elles soient de source interne (copie efférente) ou externe (stimulation et réafférences). On peut dégager le type du récepteur de l'information (le sens mis en jeu) et le type d'information (position spatiale, vecteur déplacement ou erreur dans un référentiel particulier).
2. L'instant où ces informations sont disponibles. Cet aspect inclut la notion d'ordre entre la disponibilité des informations, avec la possibilité d'une relation de cause à effet avec les actions engagées.

Avec cet outil d'analyse, nous pouvons supposer que la très grande similarité des résultats entre les expériences d'adaptation saccadique et segmentaire résulte d'une similarité de structure informationnelle. Dans le cas de la saccade, cette structure informationnelle est proche de celle rencontrée constamment par le système oculomoteur, à la différence près que le contexte visuel se limite souvent aux cibles, sans arrière plan ni cadre, dans les expériences d'adaptation. Pour le membre supérieur, au contraire, cette structure informationnelle a été créée de toutes pièces, et est difficilement concevable dans un contexte de tous les jours : notamment, il est rare que nous soyions empêchés de voir notre main pendant le mouvement .

Le système segmentaire, comme d'ailleurs les autres systèmes sensori-moteurs, doit être capable d'adaptation pour maintenir ses performances tout au long de la vie de l'individu, et pour acquérir de nouvelles compétences. Au vu des très nombreuses études qui ont montré ses nombreuses qualités d'adaptation, il est évident qu'il possède une faculté adaptative extrêmement développée, à tel point qu'il est particulièrement difficile d'unifier ses propriétés dans une grande théorie de l'adaptation. L'adaptation aux prismes, abondamment documentée, constitue un cas de figure exemplaire. La diversité des effets du port de prismes déviant le champ de vision a donné lieu à des tentatives de classements.

Bien que l'adaptation soit toujours générée par une perturbation de même nature, c'est-à-dire la déviation du champ visuel d'une valeur angulaire constante, les effets consécutifs, explorés à travers leurs propriétés de généralisation et de transfert, montrent des variations fortes, en fonction du protocole d'adaptation employé. Depuis longtemps, de nombreux effets de l'adaptation prismatique ont été isolés et identifiés. [Harris 1965] distingue six effets différents, que l'on peut isoler à l'aide de

tests spécifiques. Harris cite notamment des effets sur la proprioception, la vision, la commande motrice ou encore la correction consciente du mouvement. [Wilkinson 1971] propose la théorie d'additivité, selon laquelle l'erreur globale de pointage une fois les prismes retirés correspond à la différence entre l'adaptation du droit devant visuel et du droit devant moteur. Cette hypothèse a été encore récemment explorée sur le long terme (jusqu'à 7 jours après l'adaptation) par [Hatada 2006]. Ces auteurs, qui confirment cette hypothèse sur la période des premières 6h, montrent qu'elle doit être revisitée pour rendre compte des effets à plus long terme.

Nous venons de voir qu'un protocole unique produit des effets très divers. Des protocoles différents vont, a fortiori, engendrer des effets encore plus éloignés, mettant en avant telle ou telle propriété adaptative du système sensori-moteur. Certaines caractéristiques expérimentales jouent un rôle essentiel sur les effets consécutifs. Nous en présentons quelques-unes dans les paragraphes qui suivent, que nous résumons dans le tableau 4.1. Pour chaque aspect expérimental, nous nous appuyons sur une ou plusieurs études qui mettent en avant son importance et décrivent son influence.

- **Perturbation abrupte vs. perturbation graduelle.** Dans la plupart des études, la perturbation introduite est abrupte. Ceci fait entrer en jeu une modification consciente de la réponse motrice, puisque la perturbation est clairement identifiée. Au contraire, plusieurs études ont montré que l'introduction graduelle de la perturbation induit des effets différents, notamment plus importants et plus durables. Ceci est vrai dans le cas des prismes ([Jakobson 1989], [Michel 2007]) mais aussi lors de l'exposition à un champ de force ([Kluzik 2008], [Malfait 2004]).
- **Tâche effectuée durant l'exposition aux prismes.** Un paramètre essentiel déterminant le degré de généralisation de l'adaptation est la tâche effectuée pendant l'exposition. Le cas de l'exposition aux prismes est éloquent : les effets de l'exposition à une tâche de pointage ne se transfèrent pas à la marche, tandis que l'exposition à la marche affecte le pointage ([Morton 2004]).
- **Relation temporelle entre le mouvement de pointage et la vision de l'erreur.** [Kitazawa 1995], puis [Kitazawa 2002] chez le singe, ont montré que l'adaptation aux prismes est affaiblie lorsque la vision de l'erreur est retardée par rapport à la fin du mouvement de pointage. Cet effet est très net dès un décalage de 50ms. On retrouve la même propriété dans le cas de l'adaptation saccadique ([Fujita 2002]).
- **Vitesse de pointage.** [Kitazawa 1997] ont montré, dans le cas de l'adaptation aux prismes, que les effets étaient les plus grands pour les mouvements qui ont la même vitesse que le mouvement exposé.
- **Vision de la main avant le mouvement.** [Bourdin 2006] ont montré que la vision de la main avant le mouvement de pointage suffisait à induire une adaptation à la force de Coriolis (sur une plateforme tournante). Au contraire, l'adaptation à la force centrifuge, qui dans ce cas de figure était équivalente à un déplacement de la direction de la verticalité, n'est pas sensible à ce facteur.
- **Origine de l'erreur.** Le paradigme expérimental introduit généralement une erreur de pointage lors de l'exposition. Selon la façon dont cette erreur est générée, les effets adaptatifs sont différents, comme l'ont montré [Diedrichsen 2005]. Ces auteurs distinguent les erreurs de cible, occasionnées par un

saut de cible pendant le pointage, les erreurs de cinématique, provoquées par une rotation du feedback visuel autour du point de départ, et les erreurs dynamiques, résultant de l'introduction d'un champ de force. Lorsque ces erreurs ne sont pas systématiques, l'adaptation n'est mise en évidence que pour les deux derniers types d'erreurs.

- **Nombre de cibles exposées.** Ce paramètre est très difficile à appréhender, car il y a une infinité de possibilités quant aux choix du nombre de cibles exposées, de leurs positions, de la position du (ou des) point(s) de départ etc... [Bedford 1989] en donne une illustration systématisée pour des mouvements à un seul degré de liberté (flexion-extension de l'épaule). Cette auteur montre que la relation visuo-proprioceptive est modélisable par une droite. L'exposition à une cible provoque la modification de l'ordonnée à l'origine. L'exposition à deux cibles ou plus modifie également la pente. Ce résultat est retrouvé, sur une tâche de saisie, par [Mon-Williams 2007].
- **Type de perturbation.** Là encore, le champ d'investigation est infini. Si l'on se restreint au domaine de la modification du feedback visuel, on peut établir deux grandes catégories : la modification de gain visuo-moteur et la rotation visuo-motrice. [Ghahramani 1996] montre une claire différenciation entre les mécanismes adaptatifs correspondant à ces deux perturbations.
- **Consignes.** Les consignes que l'on donne au sujet pendant l'expérience d'adaptation ont également une grande influence. Par exemple, la simple consigne de réaliser des mouvements rectilignes modifie le mouvement exposé, mais ne se généralise pas aux autres directions [Haggard 1997]. Un autre exemple mérite d'être cité : [Kurtzer 2003] comparent les résultats de l'adaptation à un champ de force visqueux orthogonal en fonction de la consigne donnée au sujet. Celle-ci était soit de corriger le mouvement pour atteindre la cible malgré la perturbation, soit de réaliser le mouvement en conservant tout au long de l'expérience le même effort (« keep the effort profile the same »). Ils n'observent des effets consécutifs que dans le premier cas.
- **Interaction avec un outil.** Le fait d'utiliser son propre bras uniquement, ou d'interagir avec un outil (au sens large) a une influence notoire sur l'adaptation engendrée ([Cothros 2006], [Kluzik 2008]). Nous développerons ce point dans la partie suivante.
- **Attribution des erreurs.** La question de savoir si le sujet attribue les erreurs au contexte expérimental ou à sa propre performance nous semble d'un intérêt particulier. Cette question rejoint celle du type de perturbation évoquée plus haut. Nous reviendrons dessus plus largement dans la partie suivante.
- **Présence d'un conflit inter-sensoriel.** Lorsqu'un conflit visuo-proprioceptif est présent durant la phase d'exposition, on observe un réajustement entre la proprioception et la vision. D'après [van Beers 2002], c'est la modalité la moins fiable qui s'ajuste sur la modalité la plus fiable. Il s'agira le plus souvent d'un ajustement de la proprioception, cette modalité étant moins précise ([Cressman 2011]). Dans certains cas, et notamment lorsqu'il y a une discrimination sur l'axe antéro-postérieur, la proprioception devient le sens le plus fiable et c'est la vision qui s'aligne ([Priot 2011]). Lorsqu'il n'y a pas de conflit sensoriel, une adaptation sensorielle marginale peut être malgré tout observée ([Ostry 2010]). Dans notre deuxième article ([Laurent 2011b]), nous

proposons que la présence d'un conflit sensoriel conduit à un décalage visuo-moteur global, tandis que son absence favorise l'adaptation du gain moteur.

– **Restriction des indices visuels.** Les expériences d'adaptation sont très inégales sur ce point. Certaines restreignent les informations visuelles au maximum ([Bedford 1989], [Vetter 1999], [Magescas 2006a]). D'autres, au contraires, laissent des indices contextuels importants. Par exemple, dans le cas de l'adaptation saccadique, [Zimmermann 2011] contredisent les résultats classiques, dans un paradigme où un cadre visuel est présent, pouvant servir de référence absolue, ce qui n'est jamais le cas dans les expériences habituelles.

TABLE 4.1 – Facteurs expérimentaux ayant une influence remarquable sur les effets induits.

Facteur expérimental	**Effets impliqués**	**Références**	**Domaine**
Perturbation abrupte ou graduelle	Conscience, degré de rétention, généralisation	[Jakobson 1989] [Michel 2007]	Prismes
		[Kluzik 2008] [Malfait 2004]	Champs de forces
		[Kagerer 1997]	Feedback visuel modifié
Parties du corps impliquées	Généralisation	[Morton 2004]	Prismes
Délai d'apparition de l'erreur	Réduction de l'adaptation	[Kitazawa 1995] [Kitazawa 2002]	Prismes
		[Fujita 2002]	Adaptation saccadique
Vitesse de pointage	Généralisation	[Kitazawa 1997]	Prismes
Vision de la main avant le mouvement	Nécessaire dans certains cas	[Bourdin 2006]	Champs de force
Origine de la perturbation	Types d'effets	[Diedrichsen 2005]	Sauts de cible Rotation du feedback visuel Champs de forces
Consigne	Variable	[Haggard 1997]	Sans perturbation
		[Kurtzer 2003]	Champs de force
Utilisation d'outils	Transfert réduit vers les mouvements libres	[Cothros 2006] [Kluzik 2008]	Champs de force
Attribution des erreurs	Degré d'adaptation	[Michel 2007]	Prismes
Conflit inter-sensoriel	Adaptation sensorielle ou motrice, proprioceptive ou visuelle	[Laurent 2011b]	Sauts de cible
		[Cressman 2011]	Rotation du feedback visuel
		[Priot 2011]	Prismes
Restriction des indices visuels	Représentation en coordonnées intrinsèques ou extrinsèques	[Zimmermann 2011]	Adaptation saccadique

6 Qu'est-ce que l'adaptation motrice ?

Les réflexions apportées dans la section précédente montrent que l'adaptation du système segmentaire est très dépendante du contexte dans lequel elle est mise en jeu. Ceci peut nous donner l'impression que les expériences d'adaptation ne nous apprennent rien ou pas grand chose, étant donné que l'on n'observe que ce que l'on provoque expérimentalement (et qui est, bien souvent, ce que l'on cherche à observer). Cependant, ce point de vue nous semble trop extrême, et, s'il est vrai qu'il faut garder à l'esprit cet écueil, il n'empêche pas à nos yeux d'obtenir des résultats objectifs dans des expériences d'adaptation. Disons qu'il fait naturellement partie de la recherche à laquelle nous nous intéressons.

Selon les observations évoquées ci-dessus, la diversité des résultats rapportés dans le cadre de l'adaptation motrice serait imputable à la variabilité des protocoles et à la grande sensibilité du système segmentaire à ces variations entre les protocoles.

Pour analyser plus avant cette diversité, nous proposons de nous intéresser à deux aspects. D'abord, nous pensons que l'utilisation d'un protocole ou d'un autre peut mettre en jeu différentes structures neuronales, permettant ainsi l'étude plus ou moins spécifique de ces régions. Ensuite, nous avancerons des axes d'analyses des protocoles eux-mêmes, qui permettent d'y voir plus clair dans le large champ de l'adaptation visuo-manuelle.

6.1 Plusieurs voies neuronales pour un même effecteur

Le traitement sensoriel et le traitement moteur

L'adaptation continue du système sensori-moteur suppose une adaptation globale de tous les éléments entrant en jeu dans la chaîne sensori-motrice. Parmi ceux-ci, une distinction essentielle peut être opérée, qui oppose les traitements des informations sensorielles à la génération des commandes motrices. D'un point de vue computationnel, la planification des commandes motrices commence avec l'implication des cortex pariétal, préfrontal, prémoteur et moteur, en lien avec les ganglions de la base, puis met en jeu la boucle de régulation dont nous avons parlé plus haut, incluant le cortex moteur primaire et des zones du cervelet. Les traitements sensoriels provenant des cortex primaires visuels et somatosensoriels sont intégrés au sein du cortex pariétal, qui participe aux transformations sensorimotrices et aux projections vers les cortex prémoteur et moteur.

Cette dichotomie, si elle constitue une simplification, possède néanmoins l'avantage de donner un cadre théorique clair permettant l'analyse des champs sensoriel et moteur de façon plus ou moins indépendante. Nous avons vu dans la section précédente que ces deux grandes composantes peuvent concourir conjointement à une adaptation globale, notamment dans le cas d'adaptation aux prismes. En réalité, il est difficile de concevoir que l'une puisse aller sans l'autre dans la vie courante (avec la vision libre de la main et des objets à atteindre). En effet, si l'on considère qu'un certain vecteur mouvement est requis pour amener la main d'un lieu à un autre, ce vecteur mouvement va être construit à travers la perception sensorielle, puis être traduit en mouvement effectif, qui sera enfin lui-même perçu par réafférence. Il semble donc logique que la génération du programme moteur soit en moyenne constamment en accord avec la perception du monde extérieur. Cette règle est pour l'instant largement admise, même s'il est vrai qu'elle est remise en cause par certaines observations ([Smeets 2006]). Par contre, si un élément vient à défaillir, par exemple si un muscle est affaibli pour une raison ou pour une autre, le déficit sera compensé par une adaptation motrice pour retrouver l'amplitude adéquate des mouvements.

Lors de notre travail, nous avons exploité cette séparation des composantes sensorielle et motrice afin de circonscrire notre domaine d'étude aux effets moteurs de l'adaptation. Rappelons que nous avons effectué des expériences d'adaptation qui ont montré la présence exclusive d'adaptation motrice de trois façons : d'abord par un test de congruence visuo-proprioceptive dans une situation statique, ensuite en séparant les composantes sensorielles et motrices grâce à une tâche d'anti-pointage, enfin en observant un transfert de l'adaptation à une tâche qui ne partage rien du stimulus visuel avec la tâche adaptée, tout en conservant les paramètres spatiaux

du mouvement.

Nous avons argumenté dans le second article publié sur l'importance que peut avoir la sollicitation d'une ou l'autre des composantes sur la forme de la généralisation lors de mouvements de pointage selon une seule direction. Pour résumer, nous avons défendu l'idée qu'une adaptation du gain sensori-moteur résultait d'une sollicitation de la composante motrice, tandis que l'adaptation du biais sensori-moteur mettait en jeu la composante sensorielle de congruence visuo-proprioceptive. Pour être exploité, ce résultat peut être inversé, ce qui permettrait de déduire la composante impliquée dans l'adaptation à partir de l'observation de la généralisation des effets consécutifs.

D'autres études se sont intéressées à la distinction entre effets moteurs et sensoriels, à commencer par [Harris 1965], qui a cherché à identifier ce qui relevait des deux composantes lors d'une exposition à des prismes optiques. Dans l'étude des prismes, ces idées ont été exploitées jusqu'à aujourd'hui, avec des développements intéressants. Par exemple, on parvient à identifier ces composantes au regard de leurs constantes de temps d'évolution, comme l'on fait [Hatada 2006]. Ces auteurs questionnent la théorie additive ([Wilkinson 1971], [Welch 1974], [Wallace 1979]), selon laquelle l'erreur de pointage est la somme d'une erreur visuelle pure (droit devant) et d'une erreur de congruence visuo-proprioceptive.

Concernant les paradigmes induisant une perturbation visuo-proprioceptive en utilisant une représentation de la position de la main par le biais d'un curseur dont la position est altérée, il est difficilement imaginable qu'ils n'induisent pas de modification de la congruence visuo-proprioceptive. Cela a d'ailleurs été attesté par [Cressman 2009] et [Salomonczyk 2011]. Quant à la composante motrice, elle est nécessairement affectée, si tant est que le pointage sur une position « fausse » est sans erreur à la fin de la période d'exposition.

La présence de composantes sensorielles a aussi été testée dans le cas d'adaptation à un champ de force ([Ostry 2010], [Brown 2007]). [Ostry 2010] ont observé qu'après une exposition active à un champ de force la position sentie du membre supérieur était affectée de façon durable. Toutefois cette composante ne représente qu'une infime partie des effets consécutifs sensorimoteurs.

De toutes ces études, il ressort que la séparation radicale entre les composantes sensorielles et motrices est assez rare dans la littérature. De ce point de vue, ce sont les paradigmes avec champs de forces qui se rapprochent le plus du nôtre. Nous verrons dans la seconde partie de cette section en quoi ils s'en distinguent cependant. Le paradigme que nous utilisons possède donc un signe très distinctif, qui est de ne pas solliciter de composante sensorielle.

Les fonctions imbriquées de la chaîne motrice

La phrénologie, développée par Franz Gall au 19ème siècle, fut la première théorie proposant que le cerveau est découpé en zone assumant chacune une fonction propre très spécifique. Par la suite, cette théorie a abouti à l'identification toujours plus précise des zones et de leurs fonctions. Aujourd'hui, personne ne défend cette théorie au sens étroit, dans la mesure où les fonctions du système nerveux impliquent toujours des réseaux complexes, et qu'une même région intervient souvent dans le cadre de plusieurs fonctions. Nous allons voir comment cette vision peut être développée à la

lumière de l'étude de la génération des commandes motrices.

Concernant la génération du mouvement, cette thématique rejoint le débat sur la source de sa génération, au centre duquel le rôle de M1 est en jeu. [Georgopoulos 1986] y a pris une grande part, en donnant une interprétation de ses résultats selon laquelle M1 gère l'information de direction du mouvement par un codage par population de neurones. Ses théories ont été revues depuis, notamment par [Scott 1995], [Scott 1997] et [Scott 2000], qui ont montré que la posture de départ du bras influençait radicalement le codage dans M1 pour la même trajectoire du mouvement. Le cortex moteur traite-t-il une information géométrique abstraite, comme les paramètres de direction et d'amplitudes du mouvement, ou bien des paramètres beaucoup plus proches des influx moteurs réels ? La question n'est pas tranchée (voir la revue de [Graziano 2001]). Le point de vue de modélisation de [Todorov 2000] pourrait être compris comme l'opposé des thèses de [Georgopoulos 1986], puisqu'il proposent que les neurones de M1 agissent directement sur les motoneurones. Cette idée est compatible avec l'étude de [Morrow 2007], qui suggère un codage mixte dans M1, incluant une majorité de neurones répondant à un espace multidimensionnel articulaire, et une minorité à l'espace tridimensionnel des tâches. A l'heure actuelle, on envisage que M1 ait un rôle complexe et moins spécifique, en intégrant plusieurs des compétences que nous avons citées ([Graziano 2002]).

Cet exemple du cortex moteur primaire, une région qui a été très étudiée car identifiée très tôt comme jouant le premier rôle dans la motricité, nous laisse penser que cet entrelacement des rôles peut également exister dans les autres structures nerveuses impliquées dans la génération de la commande motrice. D'autre part, si l'on revient à notre étude, nous pouvons voir que certaines fonctions qui auraient pu être spécifiques à un type de stimulations ou de mouvements, sont en réalité partagées. Dans le chapitre 1, nous avons montré que l'adaptation des mouvements de pointage pouvait se transférer à des mouvements d'une tout autre nature, avec une stimulation radicalement différente, en l'occurrence une tâche de va-et-vient reproduisant la longueur d'une règle. A la différence des études précédentes, c'est ici une fonction adaptée qui est sollicitée par plusieurs réseaux neuronaux, ou par plusieurs facettes des mêmes réseaux neuronaux.

Nous voyons ainsi que, au sein du système moteur, plusieurs fonctions coexistent dans les mêmes réseaux ([Graziano 2002]), les fonctions sont parfois différenciées pas des nuances dans les réseaux neuronaux impliquées ([Diedrichsen 2005]), ou encore une fonction est partagée par plusieurs voies de génération de commandes motrices (notre expérience de transfert). Le fonctionnement de la chaîne motrice est donc loin de correspondre à une classification simple du type phrénologiste, ou même computationnelle.

6.2 Axes d'analyse de l'adaptation motrice

En dehors de l'implication des structures neuronales, il est possible de réaliser une classification entre les protocoles d'adaptation motrice selon des axes qui permettent de les différencier plus ou moins nettement, et ainsi d'analyser leur point d'insertion dans l'étude du contrôle moteur. Nous proposons deux axes essentiels dans les paragraphes qui suivent.

Axe adaptation – manipulation d'outils

Dans un paradigme aujourd'hui très classique, le sujet effectue des mouvements de pointage en tenant dans la main un levier sur lequel un robot applique un champ de forces. Au cours de l'exposition, le sujet apprend à contrer l'effet de ce champ de forces, pour réaliser des mouvements de pointage adéquats. Lors des tests post-adaptation, le champ de force est éteint, et l'on observe alors des erreurs de pointage qui sont le reflet des compensations que le sujet effectuait lorsque le champ de force était actif. Il est clair que, dans ce type de paradigme, le sujet manipule un outil qu'il apprend à maîtriser pour effectuer les mouvements désirés. Dès lors, on peut se demander si l'adaptation concerne la motricité générale, ou bien la manipulation de cet objet dans ce contexte précis. Deux études se sont intéressées à cette question ([Kluzik 2008], [Cothros 2006]). Dans les deux cas, l'idée est de réaliser, en plus des tests avec levier, des mouvements d'atteinte libres partant du même point et vers les mêmes cibles. Les résultats, qui sont comparables dans les deux études, montrent que l'adaptation réalisée avec le levier ne transfère que partiellement vers les mouvements de pointage libre, soit à hauteur de 40% environ. Ces études montrent donc que, dans les expériences avec levier et champ de force, l'adaptation est en grande partie associée à la manipulation d'un objet que l'on peut considérer comme un outil. Il est naturel de penser que les mécanismes d'adaptation sous-jacents peuvent être différents de ceux mis en jeu par l'adaptation des mouvements manuels libres. Ce cas de figure peut être comparé à une situation d'apprentissage de maniement d'un outil. Pour éviter cette confusion, une méthodologie alternative consiste à utiliser un champ de force de Coriolis, qui s'applique directement sur le membre supérieur sans contact mécanique ([Coello 1996], [Lackner 1994]). Parmi les autres paradigmes ne faisant pas intervenir d'outils, on peut retenir l'adaptation aux prismes et les paradigmes du type de [Magescas 2006a].

Gardons-nous cependant de vouloir marquer une frontière trop nette entre les paradigmes d'adaptation de manipulation d'outils et les autres. Si l'adaptation à un champ de force appliqué sur une manette ne transfère que partiellement aux mouvements libres, elle transfère malgré tout pour presque la moitié de ses effets. Par conséquent, il n'est pas évident que l'outil en question soit traité comme une entité totalement distincte de la main. Sur ce sujet, une étude de psychologie expérimentale a notamment montré que la manipulation d'un outil permettant de déporter l'organe de préhension (une pince au bout d'une tige dont la fermeture est actionnée par la fermeture du poing sur la poignée) a pour conséquence une surestimation de la longueur du bras ([Cardinali 2009]). Une discussion sur la différence entre la main et l'objet, et sur l'intégration de l'objet comme un prolongement de la main nous éloignerait trop du sujet du présent travail, mais nous pouvons retenir que la frontière que nous proposons entre l'adaptation à l'utilisation d'outils et l'adaptation des mouvements du membre supérieur proprement dite n'est pas une frontière franche et imperméable.

Axe attribution des erreurs

Un second point de différenciation des protocoles d'adaptation sensori-motrice est la façon dont sont interprétées les erreurs par le système nerveux. En effet, celles-

ci peuvent être analysées comme des perturbations intervenant dans le monde extérieur, ou bien attribuées au système sensori-moteur lui-même. L'étude de [Michel 2007] illustre bien ce point. Ces auteurs ont comparé les effets consécutifs et la rétention d'adaptation suite à une exposition aux prismes déviant le champ visuel, dans deux conditions. Dans la première condition, les prismes les plus forts (10 degrés) étaient mis en place dès le début de l'exposition. Dans la seconde condition, la force des prismes était progressivement amenée par incréments de 2 degrés, durant l'exposition, de zéro jusqu'à la valeur de déviation maximale de 10 degrés. Dans le premier cas, la perturbation était perçue consciemment par les sujets, puisque ceux-ci faisaient des erreurs flagrantes en début d'exposition, tandis que dans le second cas, la perturbation n'était pas perçue, puisque les sujets s'adaptaient progressivement à la déviation croissante sans jamais réaliser d'erreurs de pointage importantes. Les résultats ont montré que l'adaptation était plus forte et avait une meilleure rétention dans le cas d'introduction progressive de la perturbation. Nous pensons que la différence observée dans la force de l'adaptation est liée à l'attribution des erreurs. Lorsque le sujet perçoit consciemment la perturbation, il est en droit de penser que l'erreur est d'abord le résultat d'un changement dans l'environnement extérieur. Il est donc logique que l'adaptation modifie peu sa motricité générale, mais soit plutôt associée au contexte. Même si, dans le cas présent, aucun outil n'est manipulé, la comparaison nous semble valable avec le cas d'adaptation à l'utilisation d'outils que nous avons exposé précédemment. Dans les deux cas, l'adaptation est liée à une situation particulière, dans laquelle le système nerveux central apprend de nouvelles coordinations visuomotrices. Lorsque, au contraire, la perturbation est introduite graduellement, le système nerveux central peut interpréter les erreurs comme résultant de sa propre variabilité, et corriger ainsi certains paramètres de coordination que l'on peut penser plus fondamentaux dans la chaîne sensori-motrice. Selon [Michel 2007], c'est précisément parce qu'ils ne perçoivent pas la perturbation que les patients héminégligents montrent une aptitude surprenante à l'adaptation aux prismes (Rossetti 1998).

Nous avons parlé de conscience de la perturbation, mais nous devons admettre que cette notion est sujette à caution. La difficulté qui lui est constitutive est qu'elle est, par définition, une variable qui ne peut être observée que subjectivement, par exemple par le biais d'un questionnaire adressé aux sujets. Il est indéniable qu'une telle notion risque d'accroître une variabilité déjà suffisamment grande, compte tenu de la complexité des phénomènes que nous observons. Nous pensons que, pour être plus objective, la question de l'attribution des erreurs doit s'articuler avec les notions de copie efférente et de modèle prédictif. D'après les défenseurs de ces notions, le système nerveux central est capable de prédire les réafferences sensorielles qui font suite à une action musculaire, à partir de la connaissance de l'état initial du corps, d'une copie des commandes musculaires précédemment émises (la copie efférente) et d'un modèle interne spécifique (le modèle prédictif). En se plaçant dans ce cadre théorique, nous voyons que le système nerveux central peut déterminer, à la fin de l'action, si les réafferences réelles sont compatibles avec les réafferences prédites. Un intérêt essentiel de ce mécanisme est de pouvoir détecter les perturbations qui proviennent de l'environnement extérieur. Comme les commandes motrices, et la conversion de ces commandes en mouvements réels, sont nécessairement bruitées, le modèle prédictif doit autoriser une certaine marge de plausibilité concernant les réafferences.

C'est dans ce sens que certains auteurs défendent l'idée d'un système moteur probabiliste. Pour revenir à notre question d'attribution des erreurs, la théorie que nous venons d'exposer nous donne un critère permettant de déterminer si le système nerveux central attribue une erreur au monde extérieur ou à son fonctionnement propre, à savoir si l'amplitude de l'erreur est comparable au bruit naturellement observable pour le même type de tâche. Le paradigme d'adaptation a donc tout intérêt à travailler dans une zone intermédiaire, c'est-à-dire avec des erreurs d'amplitudes suffisamment faibles pour qu'elles puissent être interprétées comme des erreurs du système moteur lui-même, mais suffisamment grandes pour que ce système soit contraint de modifier ses paramètres pour maintenir une précision correcte en moyenne dans la réalisation de la tâche.

Durant notre travail, à la suite de [Magescas 2006a], nous avons été attentifs, lors de la création de nouveaux dispositifs expérimentaux, à créer des signaux d'erreur compris dans cette zone intermédiaire, afin de favoriser au maximum l'adaptation de la motricité manuelle, plutôt qu'une adaptation trop contextuelle. Dans le premier dispositif, qui reprend celui de [Magescas 2006a], les incréments de saut de cible sont de 1,27cm (0,5 pouce). Dans le dispositif suivant, ils sont de 1cm. Dans le dernier dispositif, qui contraint les mouvements à la flexion-extension du coude, ils sont de 1.44^o, ce qui correspond à 1cm environ au bout de l'index. Il est probable que le transfert surprenant que nous avons obtenu, depuis la tâche de pointage adaptée, vers la tâche de reproduction de longueur, ait été favorisé, ou tout simplement permis, par le réglage de ce paramètre de notre protocole. C'est en effet parce que les mouvements manuels étaient adaptés en eux-mêmes, et non pas de façon contextuelle, que l'on a pu observer un transfert d'une tâche à l'autre.

7 Le gain articulaire existe-t-il ?

Dans la partie précédente, nous avons proposé des angles de vues qui permettent la caractérisation spécifique de notre paradigme dans le champ de l'adaptation visuo-manuelle. Pour résumer de façon schématique, notre paradigme se distingue de plusieurs façons : il implique exclusivement les réseaux neuronaux de la génération de la commande motrice ; il induit une adaptation sans utilisation d'outils, et avec auto-attribution des erreurs. Une fois ces points clarifiés, nous pouvons questionner une notion centrale de notre travail, qui est celle de gain articulaire, ou de façon plus générale, de gain moteur. Au cours des différentes contributions, nous nous sommes appuyés sur l'idée que l'adaptation que nous étudions pouvait être modélisée par une modification exclusive de ces gains articulaires. Dans la dernière expérience que nous avons menée, nous avons montré que cette modélisation, basée sur une généralisation des observations dans un espace monoarticulaire, pouvait rendre compte des effets post-adaptatifs observés. A présent, nous allons essayer de donner une idée plus nette de ce que recouvre la notion de gains articulaires, et d'en présenter ses limites. Pour cela, nous allons l'analyser sous l'angle des transformations sensori-motrices, puis nous nous intéresserons à sa signification en terme de programme moteur.

7.1 Le gain moteur en tant que transformation sensori-motrice

Bien qu'il soit exclu que le système nerveux central réalise explicitement des opérations de calcul symbolique, il est aujourd'hui courant, à des fins d'analyse, de se représenter le traitement sensori-moteur comme une suite de transformations entre des systèmes de coordonnées. Au départ de cette chaîne, la cible est perçue sur la rétine, et se voit donc attribuer une position rétinienne, ce que l'on qualifie de codage en coordonnées rétiniennes. Cette idée est corroborée par l'organisation rétino-topique des substrats neuronaux de traitement visuel, à commencer par le noyau géniculé latéral et le cortex visuel primaire. En fin de chaîne, le mouvement d'atteinte résulte de contractions musculaires, dont le plan moteur peut être envisagé dans un espace de coordonnées motrices (fonctions de contractions musculaires au cours du temps). Entre ces deux extrémités, plusieurs possibilités sont envisageables, la plus courante étant de considérer que la position de la cible subit une série de transformations d'espaces, en passant par des coordonnées centrées sur la tête, puis sur le corps, dans lesquelles les déplacements articulaires pourraient être élaborés, pour enfin générer les commandes motrices. On trouve d'autres points de vue dans la littérature, comme par exemple l'idée défendue par [Henriques 1998] et [Crawford 2004], que toutes les opérations ont lieu dans un espace centré sur le regard afin de permettre la comparaison directe de la position de la main avec celle de la cible dans un même référentiel. Cette dernière conception des transformations visuomotrices suppose que la représentation du membre supérieur est constamment remise à jour dans le référentiel oculo-centré à chaque saccade oculaire. Lorsque la main n'est pas visible, sa position doit être reconstruite dans ce référentiel à partir d'informations motrices (modèle interne prédictif) et proprioceptives. Le problème garde alors toute sa complexité, puisque la transformation des paramètres du membre supérieur vers un espace rétinien n'est pas, a priori, plus simple qu'une transformation des paramètres visuels vers un espace articulaire.

La notion de gain moteur s'inscrit dans une théorie du codage vectoriel du mouvement. Nous avons déjà abordé cette idée, qui consiste à dire que le mouvement est le résultat d'une coopération de deux voies distinctes, l'une traitant de la direction et l'autre de l'amplitude du mouvement à effectuer. Dans ce cadre, le gain moteur peut être défini comme le rapport entre la distance effectivement parcourue et la distance à parcourir (du point de départ de la main jusqu'à la cible). Comme les saccades oculaires sont généralement vues comme répondant à cette logique de codage vectoriel, on retrouve la notion de gain moteur dans ce domaine.

A travers notre travail, nous avons défendu l'idée que l'adaptation induite par notre paradigme ne correspondait pas à un codage vectoriel dans l'espace des tâches, mais plutôt à un codage vectoriel dans l'espace articulaire. Nous en avons extrait la notion de gain articulaire, qui peut être vue comme le pendant dans l'espace articulaire du gain moteur dans l'espace extrinsèque. Toutefois, la correspondance de notion n'est pas aussi évidente qu'il paraît. En effet, alors que le gain moteur peut être mesurable objectivement, par un rapport de distances, il n'en est pas de même pour le gain articulaire. Il est bien possible de mesurer les angles articulaires et leurs variations, même si cela est au prix de simplifications, ce qui nous donne aisément le numérateur dans le calcul du gain articulaire. Il est par contre beaucoup plus hasardeux de trouver le dénominateur. Un mode opératoire possible serait de déterminer, à l'aide d'un modèle, quelle devrait être la configuration du membre

supérieur, c'est-à-dire quelles devraient être les valeurs des angles articulaires, pour que la main se trouve à la position de la cible. Cette méthode développée notamment par [Rosenbaum 1995], rencontre immédiatemment une difficulté, qui est encore une fois celle de l'excès de degrés de liberté du membre supérieur, qui oblige à faire des hypothèses fortes et encore non vérifiées.

7.2 Gain articulaire et programme moteur

Nous venons de voir que la seule donnée observable se rapportant au gain articulaire est la variation des angles articulaires lors du mouvement. Nous avons posé comme hypothèse que les gains articulaires ont une représentation au sein du système nerveux central, et qu'ils constituent des paramètres adaptables. Cependant, entre la variation articulaire et les contractions musculaires, la relation n'est pas simple à établir. Bien que nos expérimentations ne se soient pas directement intéressées à cet aspect, et que notamment nous n'ayons pas effectué d'enregistremment d'électromyogramme, nous proposons d'interroger cette relation.

Dans la configuration simple du pointage monoarticulaire que nous avons mis en place dans une expérience, nous pouvons considérer que les mouvements de flexion-extension du coude résultent directement des contractions musculaires des groupes fléchisseur et extenseur. Si l'on se restreint à cette situation, une infinité de programmes moteurs sont possibles, en jouant sur le degré de co-contraction de ces deux groupes, et sur la répartition de l'effort entre les muscles d'un même groupe. Il est concevable que, comme le suggère le modèle lambda, le degré de co-contraction soit défini pour répondre aux contraintes de la tâche en terme de vitesse et de précision. Rappelons que la co-contraction est un moyen simple, d'un point de vue dynamique, de réduire le temps de stabilisation de l'effecteur. Concernant la répartition entre les muscles du même groupe musculaire, la question est totalement ouverte. Il semble que les muscles multiarticulaires ne soient fortement sollicités que dans le cas de mouvement très rapides ou demandant une force importante ou une raideur élevée. La situation est cependant encore plus complexe que ce que nous venons de laisser entendre, si l'on remarque que la configuration posturale de départ peut aussi avoir un impact sur le rôle des différents muscles. Dans notre expérience, le poignet était en position de pronation, ce qui n'est pas un paramètre neutre. En effet, certains muscles pluriarticulaires ne jouent pas le même rôle en fonction de la configuartion du squelette sur lequel ils s'insèrent, même pour un mouvement identique dans le cadre de notre modélisation. Par exemple, le biceps brachial a une insertion distale au niveau de la face postérieure du radius. Lorsque l'avant-bras est en position de pronation, le tendon s'enroule autour de l'ulna, si bien que, dans cette position, une contraction du biceps induira une composante de supination. Il apparaît donc que, pour un mouvement de flexion-extension du coude, le biceps joue un rôle différent selon la position pronée ou supinée de l'avant-bras, et notamment qu'en position de pronation la composante de supination de l'action du biceps doit être compensée par une autre contraction musculaire. Cette observation pourrait donner lieu à une expérience qui évaluerait le transfert d'une adaptation ayant lieu dans une configuration (avant-bras en position initiale de pronation ou de suSpination) vers l'autre configuration. Si l'adaptation transfèrait parfaitement, il y aurait lieu de croire qu'elle a touché une représentation encore abstraite du mouve-

ment articulaire. Si cela n'était pas le cas, nous pourrions conclure à une adaptation très proche des commandes motrices. Le résultat serait à mettre en parallèle avec l'étude de Baraduc et Wolpert (2002), qui s'intéresse au transfert d'adaptation entre différentes postures de départ. Comme la position du coude n'est pas unique pour une position de la main donnée, il est possible de réaliser le même mouvement de pointage en adpotant une posture différente, en plaçant le coude différemment. Baraduc et Wolpert (2002) on montré que l'adaptation décroissait à mesure que l'on s'éloignait de la posture dans laquelle a été réalisée l'exposition.

La problématique prenant une ampleur déjà très grande quand il s'agit d'analyser des mouvements mono-articulaires de flexion-extension du coude, on comprendra aisément que son analyse peut être difficule lorsqu'il s'agit de mouvements libres impliquant plusieurs degrés de liberté du squelette, et a fortiori des degrés redondants. Manquant de données et d'outils d'analyse, nous sommes contraints de laisser de côté la question des contractions effectives des différents muscles intervenant dans ce mouvement. Nous continuerons d'aborder cette question en parlant de groupes musculaires agonistes et antagonistes, dont on peut étudier l'action globale. Nous sommes alors en présence de deux actionneurs capables d'imprimer des couples de rotation sur l'articulation considérée dans deux sens opposés. En appliquant la relation fondamentale de la dynamique, on voit que le couple global résultant de ces actions a une influence directement observable sur la valeur de l'angle articulaire au cours du temps. Il est alors possible de s'interroger sur le déroulement du mouvement en terme d'intensité et de temporalité de l'action.

Un mouvement de pointage est classiquement décomposé en trois phases ([Marsden 1983], [Sanes 1984], [Berardelli 1996]). La première est la contraction des muscles agonistes au mouvement, qui provoque une phase d'accélération. La seconde est la contraction des muscles antagonistes, qui permet le freinage du mouvement. La troisième est une légère contraction des muscles agonistes, sans doute employée pour effectuer le réglage fin à l'arrivée. La modification du gain articulaire peut donc jouer sur deux plans principaux. Il peut s'agir d'une modulation d'intensité, c'est-à-dire à la modification des forces résultantes, ou bien d'une modulation temporelle, soit la modification de la longueur et de l'arrangement des phases du mouvement. Dans le premier cas, on devrait observer une élévation de la vitesse maximum, tandis que dans le second on devrait voir une variation de la durée du mouvement, ou des instants significatifs tels que les pics d'accélération et de décélération. Nous avons testé ces deux hypothèses sur nos données, sans aucun succès. Il est probable que la solution adoptée par le système sensori-moteur joue à la fois sur l'intensité et la temporalité de la commande. Remarquons que les fonctions cérébelleuses de régulation et de synchronisation du mouvement sont compatibles avec ces deux types d'adaptation. Il serait en tout cas intéressant de concevoir une étude permettant d'y voir plus clair sur ce point, par exemple en imposant une contrainte de durée de mouvement ou de vitesse maximum pour observer dans les deux cas l'adaptation du paramètre non contraint.

8 Conclusion

Ce travail de thèse était centré sur l'étude d'une adaptation de la métrique du mouvement de pointage par l'introduction artificielle d'erreur de planification du mouvement. Il a permis de poser les bases d'une recherche inédite sur l'adaptation des gains articulaires chez les patients atteints de déficits moteurs.

Dans un premier temps, nous avons apporté des contributions expérimentales permettant de dégager les grandes lignes de l'adaptation étudiée. Le chapitre 1 a donné des arguments autorisant à écarter l'hypothèse d'une contribution des effets sensoriels dans l'adaptation. Ainsi, les phénomènes mis en jeu sont clairement circonscrits à la planification motrice. En s'intéressant à la généralisation de l'adaptation sur un seul degré de liberté, le chapitre 2 a mis en évidence les règles sous-jacentes à cette adaptation, nous en offrant un modèle de fonctionnement. Le chapitre 3 constitue un apport à la fois méthodologique et expérimental. Il a d'abord montré qu'il était possible d'observer les effets adaptatifs dans l'espace articulaire par une méthode simple, permettant l'enregistrement des quatre principaux degrés de liberté impliqués dans le transport de la main à l'aide de quatre marqueurs. Ensuite, l'utilisation de ces moyens sur une expérience d'adaptation motrice a donné lieu à une intéressante comparaison entre la généralisation dans l'espace des tâches et dans l'espace articulaire. Ces deux hypothèses de généralisation ont donné des résultats d'une qualité comparable, la première utilisant deux paramètres d'ajustement, et la seconde un seul. De nouvelles expériences seraient nécessaires pour les départager plus nettement. Enfin, à travers le chapitre 4, nous avons cherché des transpositions possibles de notre paradigme à un contexte clinique. Parmi les deux possibilités envisagées, la transposition aux mouvements de saisie semble être une voie parfaitement exploitable. Les premiers résultats montrent qu'il est possible d'obtenir une adaptation de la métrique du mouvement avec un tel paradigme. La tâche de saisie offre ainsi une alternative à la tâche de pointage.

Ces résultats ont ouvert de nouvelles questions. D'abord, en remarquant que le système segmentaire peut simuler le système saccadique dans le cadre d'une expérience d'adaptation, nous avons défendu l'idée que ce système, très plastique, répondait de manière fine aux variations de protocoles expérimentaux. De nombreux paramètres déterminent les mécanismes adaptatifs engagés. Pour enrichir l'analyse, nous avons introduit la notion de *contexte informationnel*, qui recouvre le type et la temporalité des informations à la disponibilité du système sensori-moteur. Nous avons ensuite dégagé deux axes de lecture qui permettent d'y voir plus clair dans le champ de l'adaptation visuo-manuelle : l'axe *adaptation-manipulation d'outil*, et l'axe *attribution des erreurs*. Enfin, nous avons questionné la notion, centrale dans notre travail, de *gain articulaire*. S'il est impossible d'effectuer une mesure directe du gain articulaire, nous pensons que cette notion correspond à une réalité : c'est un des nombreux paramètres ajustables qui permettent à la chaîne visuo-manuelle de maintenir son niveau de performance.

Bibliographie

[Albus 1971] James S Albus. *A theory of cerebellar function.* Mathematical Biosciences, vol. 10, pages 25–61, 1971.

[Angel 1976] R. W. Angel. *Efference copy in the control of movement.* Neurology, vol. 26, pages 1164–1168, Dec 1976.

[Asatryan 1965] D. G. Asatryan et A. G Feldman. *Functional tuning of the nervous system with control of movements or maintenance of a steady posture - Mechanographic analysis of the work of the joint on execution of a postural task.* Biophysics, vol. 10, pages 925–935, 1965.

[Awater 2005] H. Awater, D. Burr, M. Lappe, M. C. Morrone et M. E. Goldberg. *Effect of saccadic adaptation on localization of visual targets.* J. Neurophysiol., vol. 93, pages 3605–3614, Jun 2005.

[Badler 1987] N. I. Badler, K. H. Manoochehri et G. Walters. *Articulated figure positioning by multiple constraints.* IEEE Comput. Graph. Appl. 7, vol. 6, pages 28–38, 1987.

[Bahcall 1999] D. O. Bahcall et E. Kowler. *Illusory shifts in visual direction accompany adaptation of saccadic eye movements.* Nature, vol. 400, pages 864–866, Aug 1999.

[Bahill 1983] A. T. Bahill et J. D. McDonald. *Frequency limitations and optimal step size for the two-point central difference derivative algorithm with applications to human eye movement data.* IEEE Trans Biomed Eng, vol. 30, pages 191–194, Mar 1983.

[Baizer 1974] J. S. Baizer et M. Glickstein. *Proceedings : Role of Cerebellum in Prism Adaptation.* J Physiol, vol. 236, pages 34P–35P, 1974.

[Baizer 1999] JS Baizer, I Kralj-hans et M Glickstein. *Cerebellar lesions and prism adaptation in Macaque monkeys.* J Neurophysiol, vol. 81, pages 1960–1965, 1999.

[Baraduc 2002] P. Baraduc et D. M. Wolpert. *Adaptation to a visuomotor shift depends on the starting posture.* J. Neurophysiol., vol. 88, pages 973–981, Aug 2002.

[Bard 1999] C. Bard, Y. Turrell, M. Fleury, N. Teasdale, Y. Lamarre et O. Martin. *Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations.* Exp Brain Res, vol. 125, pages 410–416, Apr 1999.

[Batista 1999] A. P. Batista, C. A. Buneo, L. H. Snyder et R. A. Andersen. *Reach plans in eye-centered coordinates.* Science, vol. 285, pages 257–260, Jul 1999.

[Becker 1969] W. Becker et A. F. Fuchs. *Further properties of the human saccadic system : eye movements and correction saccades with and without visual fixation points.* Vision Res., vol. 9, pages 1247–1258, Oct 1969.

[Becker 1989] W. Becker. *The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics.* Rev Oculomot Res, vol. 3, pages 13–67, 1989.

[Bedford 1989] F Bedford. *Constraints on learning new mappins between perceptual dimensions.* Journal of experimental psychology : human perception and performance, vol. 15, pages 232–248, 1989.

[Bekkering 1995] H. Bekkering, J. J. Adam, A. van den Aarssen, H. Kingma et H. T. Whiting. *Interference between saccadic eye and goal-directed hand movements.* Exp Brain Res, vol. 106, pages 475–484, 1995.

[Berardelli 1996] A. Berardelli, M. Hallett, J. C. Rothwell, R. Agostino, M. Manfredi, P. D. Thompson et C. D. Marsden. *Single-joint rapid arm movements in normal subjects and in patients with motor disorders.* Brain, vol. 119 (Pt 2), pages 661–674, Apr 1996.

[Bernier 2006] Pierre-Michel Bernier, Romeo Chua, Ian M. Franks et Michael A. Khan. *Determinants of Offline Processing of Visual Information for the Control of Reaching Movements.* J Mot Behav, vol. 38, pages 331–338, 2006.

[Bernstein 1967] N Bernstein. The coordination and regulation of movements. 1967.

[Bloedel 2004] James R. Bloedel. *Task-dependent role of the Cerebellum in Motor Learning.* Prog Brain Res, vol. 143, pages 319–329, 2004.

[Blohm 2007] G. Blohm et J. D. Crawford. *Computations for geometrically accurate visually guided reaching in 3-D space.* J Vis, vol. 7, pages 1–22, 2007.

[Bock 1992] O. Bock. *Adaptation of aimed arm movements to sensorimotor discordance : evidence for direction-independent gain control.* Behav. Brain Res., vol. 51, pages 41–50, Oct 1992.

[Bock 1997] O. Bock et M. Burghoff. *Visuo-motor adaptation : evidence for a distributed amplitude control system.* Behav. Brain Res., vol. 89, pages 267–273, Dec 1997.

[Bock 2008] O. Bock, G. Schmitz et V. Grigorova. *Transfer of adaptation between ocular saccades and arm movements.* Hum Mov Sci, vol. 27, pages 383–395, Jun 2008.

[Bourdin 2006] C. Bourdin, L. Bringoux, G. M. Gauthier et J. L. Vercher. *Vision of the hand prior to movement onset allows full motor adaptation to a multiforce environment.* Brain Res. Bull., vol. 71, pages 101–110, Dec 2006.

[Brindley 1964] G. S. Brindley. *The use made by the cerebellum of the information that it receives from sense organs.* IBRO Bull, vol. 3, page 80, 1964.

[Brown 2007] L. E. Brown, E. T. Wilson, M. A. Goodale et P. L. Gribble. *Motor force field learning influences visual processing of target motion.* J. Neurosci., vol. 27, pages 9975–9983, Sep 2007.

[Bruno 2007] A. Bruno et M. C. Morrone. *Influence of saccadic adaptation on spatial localization : comparison of verbal and pointing reports.* J Vis, vol. 7, pages 1–13, 2007.

[Cameron 2010] Brendan D. Cameron, Ian M. Franks, J. Timothy Inglis et Romeo Chua. *The Adaptability of Self-action Perception and Movement Control when the limb is Passively Versus Actively Moved.* Conscious Cogn, 2010.

[Caminiti 1991] R. Caminiti, P. B. Johnson, C. Galli, S. Ferraina et Y. Burnod. *Making arm movements within different parts of space : the premotor and motor cortical representation of a coordinate system for reaching to visual targets.* J. Neurosci., vol. 11, pages 1182–1197, May 1991.

[Campbell 1978] F. W. Campbell et R. H. Wurtz. *Saccadic omission : why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement.* Vision Res., vol. 18, pages 1297–1303, 1978.

[Cardinali 2009] Lucilla Cardinali, Claudio Brozzoli et Alessandro Farnè. *Peripersonal space and body schema : two labels for the same concept ?* Brain topography, vol. special issue on multisensory integration, 2009.

[Chua 1992] R. Chua, R. G. Carson, D. Goodman et D. Elliott. *Asymmetries in the spatial localization of transformed targets.* Brain Cogn, vol. 20, pages 227–235, Nov 1992.

[Chèze 1996] L. Chèze, C. Gutierrez, R. San Marcelino et J. Dimnet. *Biomechanics of the upper limb using robotic techniques.* Human Movement Science, vol. 15(3), pages 477–496, 1996.

[Coello 1996] Y. Coello, J. P. Orliaguet et C. Prablanc. *Pointing movement in an artificial perturbing inertial field : a prospective paradigm for motor control study.* Neuropsychologia, vol. 34, pages 879–892, Sep 1996.

[Colby 1995] C. L. Colby, J. R. Duhamel et M. E. Goldberg. *Oculocentric spatial representation in parietal cortex.* Cereb. Cortex, vol. 5, pages 470–481, 1995.

[Collins 2007] T. Collins, K. Dore-Mazars et M. Lappe. *Motor space structures perceptual space : evidence from human saccadic adaptation.* Brain Res., vol. 1172, pages 32–39, Oct 2007.

[Collins 2008] T. Collins, D. Vergilino-Perez, L. Delisle et K. Dore-Mazars. *Visual versus motor vector inversions in the antisaccade task : a behavioral investigation with saccadic adaptation.* J. Neurophysiol., vol. 99, pages 2708–2718, May 2008.

[Cothros 2006] N. Cothros, J. D. Wong et P. L. Gribble. *Are there distinct neural representations of object and limb dynamics ?* Exp Brain Res, vol. 173, pages 689–697, Sep 2006.

[Cotti 2009] J. Cotti, M. Panouilleres, D. P. Munoz, J. L. Vercher, D. Pélisson et A. Guillaume. *Adaptation of reactive and voluntary saccades : different patterns of adaptation revealed in the antisaccade task.* J. Physiol. (Lond.), vol. 587, pages 127–138, Jan 2009.

[Craske 1967] B. Craske. *Adaptation to prisms : change in internally registered eye-position.* Br J Psychol, vol. 58, pages 329–335, Nov 1967.

[Crawford 2004] J. D. Crawford, W. P. Medendorp et J. J. Marotta. *Spatial transformations for eye-hand coordination.* J. Neurophysiol., vol. 92, pages 10–19, Jul 2004.

[Cressman 2009] E. K. Cressman et D. Y. Henriques. *Sensory recalibration of hand position following visuomotor adaptation.* J. Neurophysiol., vol. 102, pages 3505–3518, Dec 2009.

[Cressman 2010] Erin K. Cressman et Denise Y. P. Henriques. *Reach Adaptation and Proprioceptive Recalibration Following Exposure to Misaligned Sensory Input.* J Neurophysiol, vol. 103, pages 1888–1895, 2010.

[Cressman 2011] E. K. Cressman et D. Y. Henriques. *Motor adaptation and proprioceptive recalibration.* Prog. Brain Res., vol. 191, pages 91–99, 2011.

[Desmurget 1997] Michel Desmurget, Michael Jordan, Claude Prablanc et Marc Jeannerod. *Constrained and Unconstrained Movements Involve Different Control Strategies.* J. Neurophysiol., vol. 77, pages 1644–1650, 1997.

[Desmurget 1998] M Desmurget, D Pelisson, C Urquizar, C Prablanc, GE Alexander et ST Grafton. *Functional anatomy of saccadic adaptation in humans.* nature neuroscience, vol. 1, no. 6, pages 324–328, october 1998.

[Desmurget 1999] M Desmurget, C Prablanc, M Jordan et M Jeannerod. *Are Reaching Movements Planned to be Straight and Invariant in the Extrinsic Space ? Kinematic Comparison Between Compliant and Unconstrained Motions.* The Quaterly Journal of Experimental Psychology, vol. 52, pages 981–1020, 1999.

[Desmurget 2001] M. Desmurget, H. Grea, J. S. Grethe, C. Prablanc, G. E. Alexander et S. T. Grafton. *Functional anatomy of nonvisual feedback loops during reaching : a positron emission tomography study.* J. Neurosci., vol. 21, pages 2919–2928, Apr 2001.

[Deubel 1982] H. Deubel, W. Wolf et G. Hauske. *Corrective saccades : effect of shifting the saccade goal.* Vision Res., vol. 22, pages 353–364, 1982.

[Diedrichsen 2005] J. Diedrichsen, Y. Hashambhoy, T. Rane et R. Shadmehr. *Neural correlates of reach errors.* J. Neurosci., vol. 25, pages 9919–9931, Oct 2005.

[Elliott 2001] D. Elliott, W. F. Helsen et R. Chua. *A century later : Woodworth's (1899) two-component model of goal-directed aiming.* Psychol Bull, vol. 127, pages 342–357, May 2001.

[Feldman 1966] A. G Feldman. *Functional tuning of the nervous system with control of movements or maintenance of a steady posture : II. Controllable parameters of the muscles.* Biophysics, vol. 11, pages 565–578, 1966.

[Feldman 1986] A. G. Feldman. *Once more on the equilibrium-point hypothesis (lambda model) for motor control.* J Mot Behav, vol. 18, pages 17–54, Mar 1986.

[Feldman 2005] A. G. Feldman et M. L. Latash. *Testing hypotheses and the advancement of science : recent attempts to falsify the equilibrium point hypothesis.* Exp Brain Res, vol. 161, pages 91–103, Feb 2005.

[Fitts 1954] Paul M. Fitts. *The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement.* Journal of Experimental Psychology, vol. 47, pages 381–391, 1954.

[Frens 1994] M. A. Frens et A. J. van Opstal. *Transfer of short-term adaptation in human saccadic eye movements.* Exp Brain Res, vol. 100, pages 293–306, 1994.

[Fujita 2002] M. Fujita, A. Amagai, F. Minakawa et M. Aoki. *Selective and delay adaptation of human saccades.* Brain Res Cogn Brain Res, vol. 13, pages 41–52, Feb 2002.

[Garcia 1998] K. S. Garcia et M. D. Mauk. *Pharmacological analysis of cerebellar contributions to the timing and expression of conditioned eyelid responses.* Neuropharmacology, vol. 37, pages 471–480, 1998.

[Gauthier 1990] G. M. Gauthier, D. Nommay et J. L. Vercher. *The role of ocular muscle proprioception in visual localization of targets.* Science, vol. 249, pages 58–61, Jul 1990.

[Gaveau 2003] V. Gaveau, O. Martin, C. Prablanc, D. Pelisson, C. Urquizar et M. Desmurget. *On-line modification of saccadic eye movements by retinal signals.* Neuroreport, vol. 14, pages 875–878, May 2003.

[Georgopoulos 1986] Apostolus P. Georgopoulos, Andrew B. Schwartz et Ronald E. Kettner. *Neuronal Population Coding of Movement Direction.* Science, vol. 233, pages 1416–1419, 1986.

[Georgopoulos 1988] A. P. Georgopoulos, R. E. Kettner et A. B. Schwartz. *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., vol. 8, pages 2928–2937, Aug 1988.

[Georgopoulos 1995] A. P. Georgopoulos. *Current issues in directional motor control.* Trends Neurosci., vol. 18, pages 506–510, Nov 1995.

[Ghahramani 1996] Zoubin Ghahramani, Daniel M. Wolpert et Michael I. Jordan. *Generalization to local remappings of the visuomotor coordinate transformation.* The journal of neuroscience, vol. 16, no. 21, pages 7085–7096, november 1996.

[Gilbert 1977] P. F. Gilbert et W. T. Thach. *Purkinje cell activity during motor learning.* Brain Res., vol. 128, pages 309–328, Jun 1977.

[Gomi 2008] H. Gomi. *Implicit online corrections of reaching movements.* Curr. Opin. Neurobiol., vol. 18, pages 558–564, Dec 2008.

[Goodale 1986] M. A. Goodale, D. Pelisson et C. Prablanc. *Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement.* Nature, vol. 320, pages 748–750, 1986.

[Gordon 1994] J. Gordon, M. F. Ghilardi et C. Ghez. *Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability.* Exp Brain Res, vol. 99, pages 97–111, 1994.

[Graziano 2001] M. S. Graziano. *Is reaching eye-centered, body-centered, hand-centered, or a combination?* Rev Neurosci, vol. 12, pages 175–185, 2001.

[Graziano 2002] M. S. Graziano, C. S. Taylor, T. Moore et D. F. Cooke. *The cortical control of movement revisited.* Neuron, vol. 36, pages 349–362, Oct 2002.

[Graziano 2006] Michael Graziano. *The organization of behavioral repertoire in motor cortex.* Ann Rev Neurosci, vol. 29, pages 105–134, 2006.

[Gritsenko 2009] V. Gritsenko, S. Yakovenko et J. F. Kalaska. *Integration of predictive feedforward and sensory feedback signals for online control of visually guided movement.* J. Neurophysiol., vol. 102, pages 914–930, Aug 2009.

[Haggard 1997] P. Haggard, G. Leschziner, R.C. Miall et J.F. Stein. *Local learning of inverse kinematics in human reaching movement*. Human Movement Science, vol. 16, pages 133–147, 1997.

[Hallett 1978] P. E. Hallett. *Primary and secondary saccades to goals defined by instructions.* Vision Res., vol. 18, pages 1279–1296, 1978.

[Harris 1965] C. S. Harris. *Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision.* Psychol Rev, vol. 72, pages 419–444, Nov 1965.

[Hatada 2006] Yohko Hatada, Yves Rossetti et R Chris Miall. *Long-lasting after-effect of a single prism adaptation : shifts in vision and proprioception are independent.* Experimental Brain Research, vol. 173, pages 415–424, 2006.

[Heath 2009] M. Heath, A. Maraj, A. Gradkowski et G. Binsted. *Anti-pointing is mediated by a perceptual bias of target location in left and right visual space*. Exp Brain Res, vol. 192, pages 275–286, Jan 2009.

[Hegele 2010] Mathias Hegele et Herbert Heuer. *The Impact of Augmented Information on Visuo-motor Adaptation in Younger and Older Adults*. PLoS One, vol. 5, pages e12071–e12071, 2010.

[Held 1961] R Held. *Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination.* J Nerv Ment Dis, vol. 132, pages 26–32, 1961.

[Henriques 1998] D. Y. Henriques, E. M. Klier, M. A. Smith, D. Lowy et J. D. Crawford. *Gaze-centered remapping of remembered visual space in an open-loop pointing task.* J. Neurosci., vol. 18, pages 1583–1594, Feb 1998.

[Hopp 2004] J Johanna Hopp et Albert F Fuchs. *The characteristics and neuronal substrate of saccadic eye movement plasticity.* Progress in Neurobiology, vol. 72, pages 27–53, 2004.

[Ito 1984] M. Ito. *The modifiable neuronal network of the cerebellum.* Jpn. J. Physiol., vol. 34, pages 781–792, 1984.

[Ito 2001] Masao Ito. *Cerebellar long-term depression : characterization, signal transduction, and functional roles.* Physiological Reviews, vol. 81, no. 3, pages 1143–1195, july 2001.

[Ito 2002] M. Ito. *The molecular organization of cerebellar long-term depression*. Nat. Rev. Neurosci., vol. 3, pages 896–902, Nov 2002.

[Jakobson 1989] L. S. Jakobson et M. A. Goodale. *Trajectories of reaches to prismatically-displaced targets : evidence for "automatic" visuomotor recalibration.* Exp Brain Res, vol. 78, pages 575–587, 1989.

[Kagerer 1997] F. A. Kagerer, J. L. Contreras-Vidal et G. E. Stelmach. *Adaptation to gradual as compared with sudden visuo-motor distortions*. Exp Brain Res, vol. 115, pages 557–561, Jul 1997.

[Kakei 1999] S. Kakei, D. S. Hoffman et P. L. Strick. *Muscle and movement representations in the primary motor cortex.* Science, vol. 285, pages 2136–2139, Sep 1999.

[Kandel 2000] E.R. Kandel, J.H. Schwartz et T.M. Jessell. Principles of neural science, 4th ed. McGraw-Hill, New York, 2000.

[Kawato 1992] M. Kawato et H. Gomi. *A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning*. Biol Cybern, vol. 68, pages 95–103, 1992.

[Kawato 1999] M. Kawato. *Internal models for motor control and trajectory planning*. Curr. Opin. Neurobiol., vol. 9, pages 718–727, Dec 1999.

[Keele 1968] S. W. Keele et M. I. Posner. *Processing of visual feedback in rapid movements*. J Exp Psychol, vol. 77, pages 155–158, May 1968.

[Kitazawa 1995] S. Kitazawa, T. Kohno et T. Uka. *Effects of delayed visual information on the rate and amount of prism adaptation in the human*. J. Neurosci., vol. 15, pages 7644–7652, Nov 1995.

[Kitazawa 1997] S. Kitazawa, T. Kimura et T. Uka. *Prism adaptation of reaching movements : specificity for the velocity of reaching*. J. Neurosci., vol. 17, pages 1481–1492, Feb 1997.

[Kitazawa 1998] Shigeru Kitazawa, Tatsuya Kimura et Ping-Bo Yin. *Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements*. Nature, vol. 392, pages 494–497, april 1998.

[Kitazawa 2002] S. Kitazawa et P. B. Yin. *Prism adaptation with delayed visual error signals in the monkey*. Exp Brain Res, vol. 144, pages 258–261, May 2002.

[Kluzik 2008] J. Kluzik, J. Diedrichsen, R. Shadmehr et A. J. Bastian. *Reach adaptation : what determines whether we learn an internal model of the tool or adapt the model of our arm ?* J. Neurophysiol., vol. 100, pages 1455–1464, Sep 2008.

[Korein 1982] J.U. Korein et N.I. Badler. *Techniques for Generating the Goal-Directed Motion of Articulated Structures*. IEEE Computer Graphics and Applications, vol. 2, pages 71–81, 1982.

[Kornheiser 1976] A. S. Kornheiser. *Adaptation to laterally displaced vision : a review*. Psychol Bull, vol. 83, pages 783–816, Sep 1976.

[Krakauer 2000] J. W. Krakauer, Z. M. Pine, M. F. Ghilardi et C. Ghez. *Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories*. J. Neurosci., vol. 20, pages 8916–8924, Dec 2000.

[Kroller 1999] J. Kroller, J. B. De Graaf, C. Prablanc et D. Pelisson. *Effects of short-term adaptation of saccadic gaze amplitude on hand-pointing movements*. Exp Brain Res, vol. 124, pages 351–362, Feb 1999.

[Kurata 1999] K. Kurata et E. Hoshi. *Reacquisition deficits in prism adaptation after muscimol microinjection into the ventral premotor cortex of monkeys*. J. Neurophysiol., vol. 81, pages 1927–1938, Apr 1999.

[Kurata 2002] K. Kurata et E. Hoshi. *Movement-related neuronal activity reflecting the transformation of coordinates in the ventral premotor cortex of monkeys*. J. Neurophysiol., vol. 88, pages 3118–3132, Dec 2002.

[Kurtzer 2003] I. Kurtzer, P. DiZio et J. Lackner. *Task-dependent motor learning*. Exp Brain Res, vol. 153, pages 128–132, Nov 2003.

[Lackner 1994] J. R. Lackner et P. Dizio. *Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory*. J. Neurophysiol., vol. 72, pages 299–313, Jul 1994.

[Latash 2008] M. L. Latash. *Evolution of Motor Control : From Reflexes and Motor Programs to the Equilibrium-Point Hypothesis*. J Hum Kinet, vol. 19, pages 3–24, Jan 2008.

[Laurent 2011a] D. Laurent, O. Sillan et C. Prablanc. *Saccadic-like visuomotor adaptation involves little if any perceptual effects*. Exp Brain Res, vol. 214, pages 163–174, Oct 2011.

[Laurent 2011b] D. Laurent, O. Sillan et C. Prablanc. Generalization properties of a "saccadic-like" hand reaching adaptation along a single degree of freedom. 2011.

[Lewis 2001] R. F. Lewis, D. S. Zee, M. R. Hayman et R. J. Tamargo. *Oculomotor function in the rhesus monkey after deafferentation of the extraocular muscles*. Exp Brain Res, vol. 141, pages 349–358, Dec 2001.

[Magescas 2006a] F Magescas et C Prablanc. *Automatic drive of limb motor plasticity*. Journal of cognitive neuroscience, vol. 18, no. 1, pages 75–83, 2006.

[Magescas 2006b] Frédéric Magescas et Claude Prablanc. *A joint-centred model accounts for movement curvature and spatial variability*. Neuroscience Letters, 2006.

[Malfait 2002] Nicole Malfait, Douglas M Shiller et David J Ostry. *Transfer of motor learning across arm configurations*. The journal of neuroscience, vol. 22, no. 22, pages 9656–9660, november 15 2002.

[Malfait 2004] N. Malfait et D. J. Ostry. *Is interlimb transfer of force-field adaptation a cognitive response to the sudden introduction of load ?* J. Neurosci., vol. 24, pages 8084–8089, Sep 2004.

[Maraj 2010] A. Maraj et M. Heath. *Antipointing : perception-based visual information renders an offline mode of control*. Exp Brain Res, vol. 202, pages 55–64, Apr 2010.

[Marr 1969] David Marr. *A theory of cerebellar cortex*. Journaa of Physiology, vol. 202, pages 437–470, 1969.

[Marsden 1983] C. D. Marsden, J. A. Obeso et J. C. Rothwell. *The function of the antagonist muscle during fast limb movements in man*. J. Physiol. (Lond.), vol. 335, pages 1–13, Feb 1983.

[Martin 1996a] T. A. Martin, J. G. Keating, H. P. Goodkin, A. J. Bastian et W. T. Thach. *Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation*. Brain, vol. 119 (Pt 4), pages 1183–1198, Aug 1996.

[Martin 1996b] T. A. Martin, J. G. Keating, H. P. Goodkin, A. J. Bastian et W. T. Thach. *Throwing while looking through prisms. II. Specificity and storage of multiple gaze-throw calibrations*. Brain, vol. 119 (Pt 4), pages 1199–1211, Aug 1996.

[Matin 1974] E. Matin. *Saccadic suppression : a review and an analysis*. Psychol Bull, vol. 81, pages 899–917, Dec 1974.

[McCloskey 1981] DI McCloskey. Corollary discharges : motor commands and perception, volume 2, chapitre 32, pages 1415–1447. 1981.

[McCormick 1984] D.A. McCormick et R.F. Thompson. *Cerebellum : essential involvement in the classically conditioned eyelid response*. Science, vol. 223, pages 296–299, 1984.

[McIntyre 1998] J. McIntyre, F. Stratta et F. Lacquaniti. *Short-term memory for reaching to visual targets : psychophysical evidence for body-centered reference frames.* J. Neurosci., vol. 18, pages 8423–8435, Oct 1998.

[McIntyre 2000] J. McIntyre, F. Stratta, J. Droulez et F. Lacquaniti. *Analysis of pointing errors reveals properties of data representations and coordinate transformations within the central nervous system.* Neural Comput, vol. 12, pages 2823–2855, Dec 2000.

[McLaughlin 1967] S. McLaughlin. *Parametric adjustment in saccadic eye movements.* Percept Psychophys, vol. 2, pages 359–362, 1967.

[Medina 2002] Javier Medina, William L Nores et Michael D Mauk. *Inhibition of climbing fibres is a signal for the extinction of conditioned eyelid responses.* Nature, vol. 416, pages 330–333, March 21 2002.

[Meyer 1988] D. E. Meyer, R. A. Abrams, S. Kornblum, C. E. Wright et J. E. Smith. *Optimality in human motor performance : ideal control of rapid aimed movements.* Psychol Rev, vol. 95, pages 340–370, Jul 1988.

[Miall 1993] R. C. Miall, D. J. Weir, D. M. Wolpert et J. F. Stein. *Is the cerebellum a smith predictor ?* J Mot Behav, vol. 25, pages 203–216, Sep 1993.

[Michel 2007] C. Michel, L. Pisella, C. Prablanc, G. Rode et Y. Rossetti. *Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals : single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prisms.* J Cogn Neurosci, vol. 19, pages 341–350, Feb 2007.

[Mon-Williams 2007] M. Mon-Williams et G. P. Bingham. *Calibrating reach distance to visual targets.* J Exp Psychol Hum Percept Perform, vol. 33, pages 645–656, Jun 2007.

[Morrow 2007] M. M. Morrow, L. R. Jordan et L. E. Miller. *Direct comparison of the task-dependent discharge of M1 in hand space and muscle space.* J. Neurophysiol., vol. 97, pages 1786–1798, Feb 2007.

[Morton 2004] Susanne M. Morton et Amy J. Bastian. *Prism adaptation during walking generalizes to reaching and requires the cerebellum.* Journal of neurophysiology, vol. 92, pages 2497–2509, june 2004.

[Munoz 2004] D. P. Munoz et S. Everling. *Look away : the anti-saccade task and the voluntary control of eye movement.* Nat. Rev. Neurosci., vol. 5, pages 218–228, Mar 2004.

[Mussa-Ivaldi 1988] F. A. Mussa-Ivaldi. *Do neurons in the motor cortex encode movement direction ? An alternative hypothesis.* Neurosci. Lett., vol. 91, pages 106–111, Aug 1988.

[Mussa-Ivaldi 1992] F. A. Mussa-Ivaldi et S. F. Giszter. *Vector field approximation : a computational paradigm for motor control and learning.* Biol Cybern, vol. 67, pages 491–500, 1992.

[Mussa-Ivaldi 2000] F. A. Mussa-Ivaldi et E. Bizzi. *Motor learning through the combination of primitives.* Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci., vol. 355, pages 1755–1769, Dec 2000.

[Noto 1999] C. T. Noto, S. Watanabe et A. F. Fuchs. *Characteristics of simian adaptation fields produced by behavioral changes in saccade size and direction.* J. Neurophysiol., vol. 81, pages 2798–2813, Jun 1999.

[Optican 1980] L. M. Optican et D. A. Robinson. *Cerebellar-dependent adaptive control of primate saccadic system.* J. Neurophysiol., vol. 44, pages 1058–1076, Dec 1980.

[Ostry 2010] D. J. Ostry, M. Darainy, A. A. Mattar, J. Wong et P. L. Gribble. *Somatosensory plasticity and motor learning.* J. Neurosci., vol. 30, pages 5384–5393, Apr 2010.

[Panouilleres 2009] M. Panouilleres, T. Weiss, C. Urquizar, R. Salemme, D. P. Munoz et D. Pelisson. *Behavioral evidence of separate adaptation mechanisms controlling saccade amplitude lengthening and shortening.* J. Neurophysiol., vol. 101, pages 1550–1559, Mar 2009.

[Pelisson 2010] D. Pelisson, N. Alahyane, M. Panouilleres et C. Tilikete. *Sensorimotor adaptation of saccadic eye movements.* Neurosci Biobehav Rev, vol. 34, pages 1103–1120, Jul 2010.

[Perrett 1993] S. P. Perrett, B. P. Ruiz et M. D. Mauk. *Cerebellar cortex lesions disrupt learning-dependent timing of conditioned eyelid responses.* J Neurosci, vol. 13, pages 1708–1718, 1993.

[Pisella 2004] L. Pisella et J. B. Mattingley. *The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect.* Neurosci Biobehav Rev, vol. 28, pages 181–200, Apr 2004.

[Prablanc 1975] C. Prablanc et M. Jeannerod. *Corrective saccades : dependence on retinal reafferent signals.* Vision Res., vol. 15, pages 465–469, Apr 1975.

[Prablanc 1992] C. Prablanc et O. Martin. *Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements.* J. Neurophysiol., vol. 67, pages 455–469, Feb 1992.

[Prevosto 2010] V. Prevosto, W. Graf et G. Ugolini. *Cerebellar inputs to intraparietal cortex areas LIP and MIP : functional frameworks for adaptive control of eye movements, reaching, and arm/eye/head movement coordination.* Cereb. Cortex, vol. 20, pages 214–228, Jan 2010.

[Priot 2011] A. E. Priot, R. Laboissiere, J. Plantier, C. Prablanc et C. Roumes. *Partitioning the components of visuomotor adaptation to prism-altered distance.* Neuropsychologia, vol. 49, pages 498–506, Feb 2011.

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

[Quaia 1998] C. Quaia, L. M. Optican et M. E. Goldberg. *The maintenance of spatial accuracy by the perisaccadic remapping of visual receptive fields.* Neural Netw, vol. 11, pages 1229–1240, Oct 1998.

[Redding 2006] G. M. Redding et B. Wallace. *Generalization of prism adaptation.* J Exp Psychol Hum Percept Perform, vol. 32, pages 1006–1022, Aug 2006.

[Robertson 1999] EM Robertson et RC Miall. *Visuomotor adaptation during inactivation of the dentate nucleus.* NeuroReport, vol. 10, pages 1029–1034, 1999.

[Robinson 1986] D. A. Robinson. *Is the oculomotor system a cartoon of motor control ?* Prog. Brain Res., vol. 64, pages 411–417, 1986.

[Rosenbaum 1995] D. A. Rosenbaum, L. D. Loukopoulos, R. G. Meulenbroek, J. Vaughan et S. E. Engelbrecht. *Planning reaches by evaluating stored postures.* Psychol Rev, vol. 102, pages 28–67, Jan 1995.

[Salomonczyk 2011] D. Salomonczyk, E. K. Cressman et D. Y. Henriques. *Proprioceptive recalibration following prolonged training and increasing distortions in visuomotor adaptation.* Neuropsychologia, vol. 49, pages 3053–3062, Sep 2011.

[Sanes 1984] J. N. Sanes et V. A. Jennings. *Centrally programmed patterns of muscle activity in voluntary motor behavior of humans.* Exp Brain Res, vol. 54, pages 23–32, 1984.

[Sarlegna 2004] Fabrice Sarlegna, Jean Blouin, Jean-Louis Vercher, jean Pierre Bresciani, Christophe Bourdin et Gabriel M Gauthier. *Online control of the direction of rapid reaching movements.* Experimantal brain Research, vol. 157, pages 468–471, 2004.

[Saunders 2005] J. A. Saunders et D. C. Knill. *Humans use continuous visual feedback from the hand to control both the direction and distance of pointing movements.* Exp Brain Res, vol. 162, pages 458–473, May 2005.

[Schiller 2005] P. H. Schiller et E. J. Tehovnik. *Neural mechanisms underlying target selection with saccadic eye movements.* Prog. Brain Res., vol. 149, pages 157–171, 2005.

[Scott 1995] Stephen H. Scott et John F. Kalaska. *Changes in motor cortex activity during reaching movements with similar hand path but different arm portures.* Journal of Neurophysiology, vol. 73, no. 6, pages 2563–2567, jun 1995.

[Scott 1997] S. H. Scott et J. F. Kalaska. *Reaching movements with similar hand paths but different arm orientations. I. Activity of individual cells in motor cortex.* J. Neurophysiol., vol. 77, pages 826–852, Feb 1997.

[Scott 2000] Stephen H. Scott. *Population vectors and motor cortex : neural coding or epiphenomenon ?* Nature Neuroscience, vol. 3, no. 4, pages 307–308, april 2000.

[Scott 2001] S. H. Scott, P. L. Gribble, K. M. Graham et D. W. Cabel. *Dissociation between hand motion and population vectors from neural activity in motor cortex.* Nature, vol. 413, pages 161–165, Sep 2001.

[Semmlow 1989] J. L. Semmlow, G. M. Gauthier et J. L. Vercher. *Mechanisms of short-term saccadic adaptation.* J Exp Psychol Hum Percept Perform, vol. 15, pages 249–258, May 1989.

[Shadmehr 1994] Reza Shadmehr et ferdinando A Mussa-Ivaldi. *Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task.* The journal of neuroscience, vol. 14, no. 5, pages 3208–3224, may 1994.

[Shadmehr 2008] R. Shadmehr et J. W. Krakauer. *A computational neuroanatomy for motor control.* Exp Brain Res, vol. 185, pages 359–381, Mar 2008.

[Sherrington 1910] C. Sherrington. *Flexion-reflex of the limb, crossed extension reflex and reflex stepping and standing.* J Physiol, vol. 40, pages 28–121, 1910.

[Simani 2007] MC Simani, LMM McGuire et PN Sabes. *Visual-shift adaptation is composed of separable sensory and task-dependent effects*. J Neurophysiol, vol. 98, pages 2827–2841, August 29 2007.

[Smeets 2006] J. B. Smeets, J. J. van den Dobbelsteen, D. D. de Grave, R. J. van Beers et E. Brenner. *Sensory integration does not lead to sensory calibration*. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., vol. 103, pages 18781–18786, Dec 2006.

[Soechting 1983] J. F. Soechting et F. Lacquaniti. *Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location*. J. Neurophysiol., vol. 49, pages 548–564, Feb 1983.

[Sommer 2008] M. A. Sommer et R. H. Wurtz. *Visual perception and corollary discharge*. Perception, vol. 37, pages 408–418, 2008.

[Sperry 1950] R. W. Sperry. *Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion*. J Comp Physiol Psychol, vol. 43, pages 482–489, Dec 1950.

[Spijkers 1995] W. Spijkers et S. Spellerberg. *On-line visual control of aiming movements ?* Acta Psychol (Amst), vol. 90, pages 333–348, Nov 1995.

[Sumbre 2005] G Sumbre, G Fiorito, T Flash et B Hochner. *Motor control of flexible octopus arms*. Nature, vol. 433, pages 595–596, 2005.

[Sumbre 2006] G. Sumbre, G. Fiorito, T. Flash et B. Hochner. *Octopuses use a human-like strategy to control precise point-to-point arm movements*. Curr. Biol., vol. 16, pages 767–772, Apr 2006.

[Taylor 2010] Jordan A. Taylor, Nola M. Klemfuss et Richard B. Ivry. *An Explicit Strategy Prevails when the Cerebellum Fails to Compute Movement Errors*. Cerebellum, vol. 9, pages 580–586, 2010.

[Team 2010] R Development Core Team. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010.

[Thach 1997] W. T. Thach. *Context-response linkage*. Int. Rev. Neurobiol., vol. 41, pages 599–611, 1997.

[Thilo 2004] K. V. Thilo, L. Santoro, V. Walsh et C. Blakemore. *The site of saccadic suppression*. Nat. Neurosci., vol. 7, pages 13–14, Jan 2004.

[Thoroughman 2000] Kurt A. Thoroughman et Reza Shadmehr. *Learning of action through adaptative combination of motor primitives*. Nature, vol. 407, pages 742–747, oct 2000.

[Todorov 2000] Emanuel Todorov. *Direct cortical control of muscle activation in voluntary arm movements : a model*. Nature neuroscience, vol. 3, no. 4, pages 391–398, apr 2000.

[van Beers 2002] R. J. van Beers, P. Baraduc et D. M. Wolpert. *Role of uncertainty in sensorimotor control*. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci., vol. 357, pages 1137–1145, Aug 2002.

[van den Dobbelsteen 2003] J. J. van den Dobbelsteen, E. Brenner et J. B. Smeets. *Adaptation of movement endpoints to perturbations of visual feedback*. Exp Brain Res, vol. 148, pages 471–481, Feb 2003.

[van den Dobbelsteen 2004] J. J. van den Dobbelsteen, E. Brenner et J. B. Smeets. *Body-centered visuomotor adaptation.* J. Neurophysiol., vol. 92, pages 416–423, Jul 2004.

[Vetter 1999] Philipp Vetter, Susan J. Goodbody et Daniel M. Wolpert. *Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map*. Journal of neurophysiology, vol. 81, pages 935–939, 1999.

[Vindras 2002] P. Vindras et P. Viviani. *Altering the visuomotor gain. Evidence that motor plans deal with vector quantities.* Exp Brain Res, vol. 147, pages 280–295, Dec 2002.

[Von Holst 1950] E. Von Holst et H. Mittelstaed. *Das Reafferenzprinzip. Wechelwirkung zwischen zentralnerven System und Peripherie*. Naturwis, vol. 37, pages 464–476, 1950.

[Waespe 1992] W. Waespe et R. Baumgartner. *Enduring dysmetria and impaired gain adaptivity of saccadic eye movements in Wallenberg's lateral medullary syndrome.* Brain, vol. 115 (Pt 4), pages 1123–1146, Aug 1992.

[Wagner 2008] M. J. Wagner et M. A. Smith. *Shared internal models for feedforward and feedback control.* J. Neurosci., vol. 28, pages 10663–10673, Oct 2008.

[Wallace 1979] B. Wallace et G. M. Redding. *Additivity in prism adaptation as manifested in intermanual and interocular transfer*. Percept Psychophys, vol. 25, pages 133–136, Feb 1979.

[Wallman 1998] J. Wallman et A. F. Fuchs. *Saccadic gain modification : visual error drives motor adaptation.* J. Neurophysiol., vol. 80, pages 2405–2416, Nov 1998.

[Wann 1992] J. P. Wann et S. F. Ibrahim. *Does limb proprioception drift ?* Exp Brain Res, vol. 91, pages 162–166, 1992.

[Weiner 1983] M. J. Weiner, M. Hallett et H. H. Funkenstein. *Adaptation to Lateral Displacement of Vision in Patients with Lesions of the Central Nervous System.* Neurology, vol. 33, pages 766–772, 1983.

[Welch 1974] R. B. Welch, C. S. Choe et D. R. Heinrich. *Evidence for a three-component model of prism adaptation.* J Exp Psychol, vol. 103, pages 700–705, Oct 1974.

[weng Tseng 2007] Ya weng Tseng, Jörn Diedrichsen, John W Krakauer, Reza Shadmehr et Amy J Bastian. *Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation of reaching.* J Neurophysiol, vol. 98, pages 54–62, Mat 16 2007.

[Wiesendanger 1975] M. Wiesendanger, D. G. Ruegg et G. E. Lucier. *Why transcortical reflexes ?* Can J Neurol Sci, vol. 2, pages 295–301, Aug 1975.

[Wilkinson 1971] D. A. Wilkinson. *Visual-motor control loop : a linear system ?* J Exp Psychol, vol. 89, pages 250–257, Aug 1971.

[Wolpert 1995] D. M. Wolpert, Z. Ghahramani et M. I. Jordan. *An internal model for sensorimotor integration.* Science, vol. 269, pages 1880–1882, Sep 1995.

[Wolpert 1996] D. M. Wolpert et R. C. Miall. *Forward Models for Physiological Motor Control.* Neural Netw, vol. 9, pages 1265–1279, Nov 1996.

[Wolpert 1997] D. M. Wolpert. *Computational approaches to motor control.* Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.), vol. 1, pages 209–216, Sep 1997.

[Wolpert 2000] D. M. Wolpert et Z. Ghahramani. *Computational principles of movement neuroscience*. Nat. Neurosci., vol. 3 Suppl, pages 1212–1217, Nov 2000.

[Wong 2009] Teser Wong et Denise Y. P. Henriques. *Visuomotor Adaptation does not Recalibrate Kinesthetic Sense of felt hand path*. J Neurophysiol, vol. 101, pages 614–623, 2009.

[Woodworth 1899] R.S. Woodworth. *The accuracy of voluntary movement*. Psychol Rev, vol. 3(3 suppl 13), pages 1–119, 1899.

[Zhao 1994] Jianmin Zhao et Norman I Badler. *inverse kinematics positioning using nonlinear programming for highly articulated figures*. ACM Transactions on Graphics, vol. 13, no. 4, pages 313–336, october 1994.

[Zimmermann 2011] M. Zimmermann E. ans Lappe. *Eye position effects in oculomotor plasticity and visual localization*. J Neurosci, vol. 20(31), pages 7341–7348, 2011.