

N° d'ordre 224-2000

Année 2000

# **THESE**

présentée

**devant l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I**

pour l'obtention du

**DIPLOME DE DOCTORAT**

(arrêté du 30 mars 1992)

**Spécialité : Sciences cognitives. Neuropsychologie.**

présentée et soutenue publiquement le

19 décembre 2000

par

**Victor FRAK**

---

**CODAGE VISUEL  
DES MOUVEMENTS DE PREHENSION**

---

**Directeur de thèse:**

**Marc Jeannerod**

**JURY :**

M. Claude Prablanc, Président

M. Reinoud Bootsma

M. Thierry Pozzo

Je dédie cette thèse:

- à *Luca et Carla*, mes enfants; à *Valérie*, mon épouse.
- à *ma mère*.

## Remerciements

Je tiens à remercier le Professeur Marc Jeannerod pour son amitié et sa confiance. En tant que directeur de thèse, il a toujours stimulé l'initiative et la créativité indispensables pour tout chercheur tout en m'enseignant la rigueur et la persévérance.

Je remercie Brigitte et Yves Paulignan ainsi que Marie Pierre Réthy pour leur amitié et l'aide précieuse qu'ils m'ont constamment apportée.

## Résumé

L'activité motrice nous permet d'interagir avec nos semblables et notre environnement. Elle traduit l'activation d'une fonction d'une extrême complexité, initiée avant même que l'action ne soit perceptible. Le grand nombre de degrés de liberté dont dispose la main semble lui conférer un répertoire de mouvements presque infini. La saisie d'un objet nécessite la prise en compte de l'ensemble de ses caractéristiques physiques (topographie, orientation, taille, forme). La force à développer par la main lors de la préhension doit prendre en compte le poids estimé de l'objet, la texture de sa surface et la stabilité recherchée. Le nombre de paramètres à gérer pour réaliser la saisie semble alors bien vaste. Napier (1956) a cependant tenté de faciliter l'étude de l'acte préhensile en définissant fonctionnellement deux types de pinces: l'une de précision, l'autre de puissance. Leur analyse a permis de mettre en évidence l'axe d'opposition (Napier, 1955; Iberall et al. 1986). Ce terme fait référence à la ligne imaginaire par laquelle se transmettent les forces appliquées sur l'objet lors de la saisie. Dans le but d'approfondir l'étude de la préhension en observant le comportement de l'axe d'opposition, nous avons réalisé l'analyse cinématique des mouvements de la main impliquant une pince de précision durant la saisie d'un objet cylindrique. Au moyen d'un analyseur de mouvement tridimensionnel, nous avons procédé à l'enregistrement de la position de marqueurs actifs situés sur celle-ci au cours de mouvements de saisie. Une attention particulière fut portée à la disposition de l'axe d'opposition en fin de mouvement. Trois expériences furent réalisées impliquant la préhension réelle et imaginaire d'objets cylindriques. Les résultats obtenus montrent que l'axe d'opposition se comporte comme une variable contrôlée de la préhension aussi bien réelle qu'imaginaire. Ce résultat est analysé depuis un point de vue de fonctionnement modulaire en accord avec la théorie pragmatique de l'acte préhensile.

*Les travaux présentés dans cette thèse ont fait l'objet des publications suivantes :*

Y. Paulignan, V. Frak, I. Toni, M. Jeannerod (1997). Influence of object position and size on human prehension movements. *Exp Brain Res*, 114:226-234.

V. Frak, Y. Paulignan, I. Toni, M. Jeannerod (1999). The opposition axis is the controlled variable during prehension. *Rev Neurol Arg*, 24:14-25.

M. Jeannerod, V. Frak (1999). Mental imaging of motor activity in humans. *Current Opinion in Neurobiology*, 9:735-739.

V. Frak, Y. Paulignan, M. Jeannerod (2000). Orientation of the opposition axis in mentally simulated grasping movements. *Exp Brain Res*, (sous presse).

# **Sommaire**

<b>INTRODUCTION</b> .....	11
<b>CONTEXTE BIBLIOGRAPHIQUE</b> .....	15
<b>I. TRANSFORMATION VISUO-MOTRICE OU PERCEPTION POUR L'ACTION</b> .....	16
<i>I-1) Corrélation anatomique et fonctionnelle</i> .....	16
I-1-1) Trois voies de passage visuel.....	16
I-1-1-1) Voies sous-corticales: Vision résiduelle.....	22
I-1-1-2) Voies cortico-corticales.....	24
I-1-2) Rôle du cortex pariétal.....	30
I-1-3) Rôle du cortex frontal.....	39
<i>I-2) Le sujet et l'objet</i> .....	43
I-2-1) Le cadre de référence.....	43
I-2-2) Propriétés de l'objet.....	46
I-2-2-1) Traitement sémantique et pragmatique.....	47
I-2-3) Le sujet.....	50
I-2-3-1) La notion de décharge corollaire ou copie d'efférence.....	50
I-2-3-2) Concept de programme moteur.....	54
I-2-3-2-1) Degrés de liberté.....	56
I-2-3-2-2) Introduction de contraintes.....	57
I-2-3-2-3) Le contrôle optimal.....	58
I-2-3-2-4) La théorie modulaire.....	58
I-2-3-3) Mise en évidence de programmes moteurs.....	59
I-2-3-4) Type de pince.....	62
I-2-3-5) Axe d'opposition.....	66
I-2-3-6) Les doigts virtuels.....	70
<b>II. LA PREHENSION DYNAMIQUE: L'ANALYSE CINEMATIQUE DE LA PREHENSION</b> .....	71
<i>II-1) Concept de variables de contrôle</i> .....	71
<i>II-2) Loi de Fitts</i> .....	71
<i>II-3) Principe du découpage du mouvement en phases</i> .....	74
<i>II-4) Boucles de rétrocontrôle périphérique</i> .....	78
II-4-1) Vision périphérique et vision centrale.....	78
II-4-2) Informations proprioceptives.....	83
<i>II-5) Manipulation de l'objet</i> .....	84
II-5-1) La spécification de la force.....	84

III. LA THEORIE MODULAIRE.....	88
III-1) Les schémas moteurs.....	88
III-2) Les canaux visuo-moteurs.....	94
III-3) Conclusions.....	100
IV. L'IMAGERIE MOTRICE.....	104
IV-1) A quel point les actions simulées et exécutées sont-elles similaires?.....	104
IV-2) L'imagerie motrice en tant qu'activateur subliminal du système moteur.....	107
<b>DISPOSITIF EXPERIMENTAL.....</b>	<b>111</b>
I-LE SYSTEME D'ANALYSE DU MOUVEMENT.....	112
II-SYSTEME DE COORDONNEES.....	116
II-1) Système de coordonnées par défaut.....	117
III-PROFONDEUR DE CHAMP.....	117
III-1) Champ de vision.....	118
IV-CYCLE DE FONCTIONNEMENT.....	118
IV-1) Dynamique du cycle de fonctionnement.....	119
IV-2) Niveau de contrôle dynamique (Dynamic Rate Control ou DRC).....	119
V-APPAREILLAGE.....	120
VI-TRAITEMENT DES DONNEES.....	122
VI-1) Filtrage des données.....	122
VI-2) Fenêtrage des enregistrements.....	123
VI-3) Calcul des paramètres.....	125
<b>EXPERIENCE 1.....</b>	<b>128</b>
I-RÉSUMÉ.....	129
II-SUJETS ET METHODES.....	130
II-1) Sujets.....	130
II-2) Procédure.....	130
II-3) Enregistrement des mouvements.....	131
III-TRAITEMENT DES DONNEES.....	132
III-1) Paramètres cinématiques.....	132
III-2) Paramètres spatiaux.....	133
IV-RESULTATS.....	136
IV-1) Composante de transport.....	136

IV-1-1) Durée du mouvement.....	136
IV-1-2) Vitesse.....	137
IV-2) Composante de saisie.....	137
IV-2-1) Effet de la taille de l'objet sur l'ouverture de la pince.....	137
IV-2-2) Effet de la position de l'objet sur l'ouverture de la pince.....	139
IV-2-3) Effet de la position et de la taille sur l'orientation de l'axe d'opposition.....	140
IV-3) Effet de la taille et de la position de l'objet sur l'angle du poignet.....	142
IV-4) Trajet spatial.....	142
V-DISCUSSION.....	145
V-1) Effet de la position de l'objet sur le mouvement de préhension.....	145
V-2) Détermination de l'axe d'opposition.....	147
VI-PERSPECTIVES.....	151
<b>EXPERIENCE 2</b> .....	152
I-RÉSUMÉ.....	153
II-INTRODUCTION.....	153
III-SUJETS ET METHODE.....	155
III-1) Sujets.....	155
III-2) Dessin expérimental.....	156
III-3) Traitement des données.....	160
IV-RESULTATS.....	160
IV-1) Influence de la position de l'axe d'opposition par rapport au centre de l'objet .....	160
IV-1-1) Temps de réponse.....	160
IV-1-2) Degré de faisabilité.....	162
IV-2) Influence de l'orientation de l'axe d'opposition.....	162
IV-2-1) Temps de réponse.....	162
IV-2-2) Degré de faisabilité.....	162
V-DISCUSSION.....	164
<b>EXPÉRIENCE 3</b> .....	168
I-RÉSUMÉ.....	169
II-MATERIEL ET METHODE.....	169
II-1) Enregistrement des mouvements.....	172
II-2) Analyse des données.....	173

III-RESULTATS.....	173
<i>III-1) Orientation préférentielle de l'axe d'opposition.....</i>	173
<i>III-2) Influence de l'orientation de l'axe d'opposition.....</i>	175
<i>III-3) Influence de la position de l'axe d'opposition par rapport au centre de l'objet.....</i>	175
IV-DISCUSSION.....	176
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE.....</b>	179
I-L'AXE D'OPPOSITION COMME VARIABLE CONTROLEE DE LA PREHENSION.....	180
II-L'AXE D'OPPOSITION DANS LE CADRE D'UN FONCTIONNEMENT MODULAIRE.....	184
<i>II-1) Hypothèse des canaux visuo-moteurs.....</i>	184
<i>II-2) Hypothèse d'un système représentationnel pragmatique.....</i>	185
III-L'AXE D'OPPOSITION POURRAIT SE DEFINIR PREALABLEMENT A L'ACTION.....	186
IV-L'AXE D'OPPOSITION COMME EXPRESSION DE L'IMAGERIE MOTRICE	
SUBLIMINALE.....	187
V-CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	190
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	192

# **Introduction**

Les objets possèdent des caractéristiques propres comme la forme ou la couleur, qui permettent leur identification quand le sujet les perçoit. Certaines d'entre elles comme la couleur ne sont pas indispensables à la réalisation d'un acte préhensile donné (sauf quand cette information devient pertinente comme par exemple: prendre la pomme rouge et non la verte). D'autres, en revanche, sont essentielles comme la taille et la forme. Nous verrons que la codification visuelle des mouvements de préhension commence bien avant que l'action ne soit détectable par l'observateur. Elle implique la perception des caractéristiques pertinentes pour la saisie de l'objet et l'adaptation d'une prise adéquate. De récentes données neurophysiologiques suggèrent que la région du cortex pariétal possède une modalité fonctionnelle compatible avec ce type de fonction. En étant activée par les caractéristiques préhensibles de l'objet d'une part (par exemple, Kusunoki M. et al., 1993) et en entrant en relation anatomiquement et fonctionnellement avec les aires motrices exécutrices d'autre part (Lemon et al., 1986), elle apparaît comme substrat neural pour cette codification.

Une organisation modulaire de cette transformation est exposée dans la théorie des schémas fonctionnels (Arbib, 1980, 1981) ainsi que dans la théorie des canaux visuo-moteurs (Jeannerod, 1981). Ces propositions théoriques sont d'une grande actualité et ont été enrichies par de nouvelles données expérimentales au cours de ces dernières années. Les sources de ces données sont variées. En effet, elles proviennent notamment de la neurophysiologie (Sakata et al. 1995), de l'analyse cinématique de l'acte préhensile (Paulignan et Jeannerod, 1996), de la neuro-imagerie (Faillenot et al., 1999) de la biologie du développement (von Hofsten et Fazel-Zandy, 1984) ainsi que des données cliniques obtenues à partir de sujets présentant des lésions (Jeannerod et al., 1994).

Il est licite de supposer qu'il existe une stratégie possédant des règles de coordination communes au groupe des canaux impliqués. Cette stratégie et ses règles, plus encore, nous apparaissent peu familières. Par exemple, s'agit-il de minimiser les efforts du bras et de conserver le meilleur niveau de confort de la posture finale, ou s'agit-il plutôt de conserver une posture finale relativement fixe et économiser ainsi le nombre de degrés de liberté mis en jeu? Cette dernière possibilité présenterait l'avantage de réduire le nombre de calculs nécessaires pour atteindre l'objectif.

Le choix de l'axe de la pince est critique pour le système visuo-moteur. Il doit prendre en compte une double exigence. D'une part, la forme de l'objet permet un nombre minimal de positions pour répondre aux conditions établies, et d'autre part, le groupe mécanique que constituent le bras et la main présente des limitations qui ne lui permettent pas d'adopter

n'importe quelle posture. En conséquence, dans une pince de précision l'expression finale de la coordination de ce mécanisme complexe culminant par la saisie de l'objet passe par la détermination d'un axe d'opposition (c'est à dire la ligne imaginaire au travers de laquelle se transmettent la force du pouce et de l'index). Sa configuration déterminera si la saisie sera efficace ou non.

Dans la première partie de ce travail sont décrits les principes anatomiques, fonctionnels et instrumentaux qui soustendent la phase expérimentale. Trois expériences ont ainsi été conduites. Dans une première expérience, nous avons analysé le comportement de l'axe d'opposition en présence d'objets cylindriques permettant de concevoir plus d'une orientation de saisie. Les mouvements furent enregistrés au moyen d'un analyseur de mouvement tridimensionnel alors que les sujets saisissaient des cylindres de plusieurs diamètres et positions spatiales. Dans une seconde expérience, nous avons analysé le comportement de l'axe d'opposition lors de mouvements imaginaires propositionnels où les sujets devaient évaluer la faisabilité de la prise d'un objet cylindrique en fonction de l'axe d'opposition imaginaire proposé, sans passer à l'acte. Enfin, dans une troisième expérience nous avons enregistré le comportement de l'axe d'opposition au cours d'actes propositionnels réels. Les résultats sont discutés depuis un point de vue d'organisation modulaire du mouvement et offrent une ouverture sur des expériences futures.

## **Contexte Bibliographique**

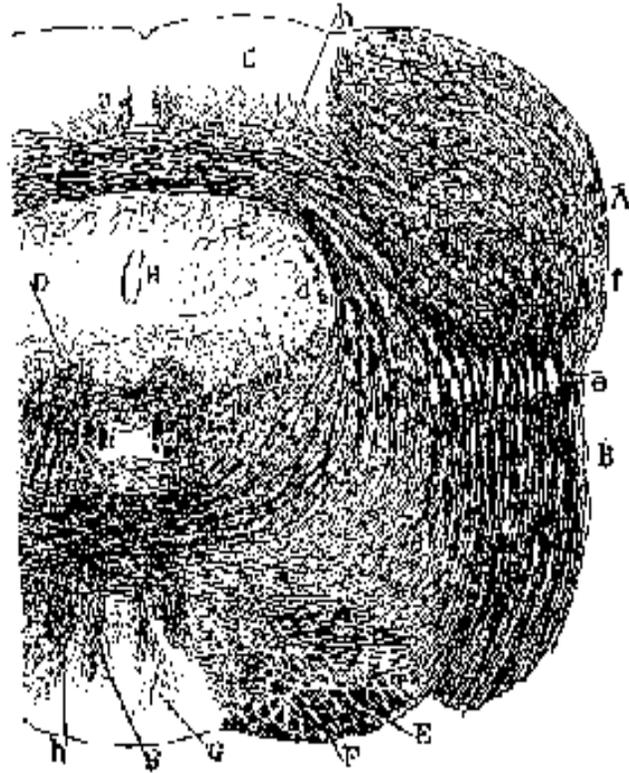
# **I. Transformation visuo-motrice ou perception pour l'action**

## **I-1) Corrélation anatomique et fonctionnelle**

Dans cette section, nous développerons les notions concernant la relation fonctionnelle des différentes aires cérébrales impliquées dans la transformation visuo-motrice. Le but n'est pas d'effectuer une revue exhaustive qui dépasserait le but de ce travail mais de guider le lecteur au sein des principes sur lesquels repose l'interprétation des résultats obtenus dans les expériences suivantes.

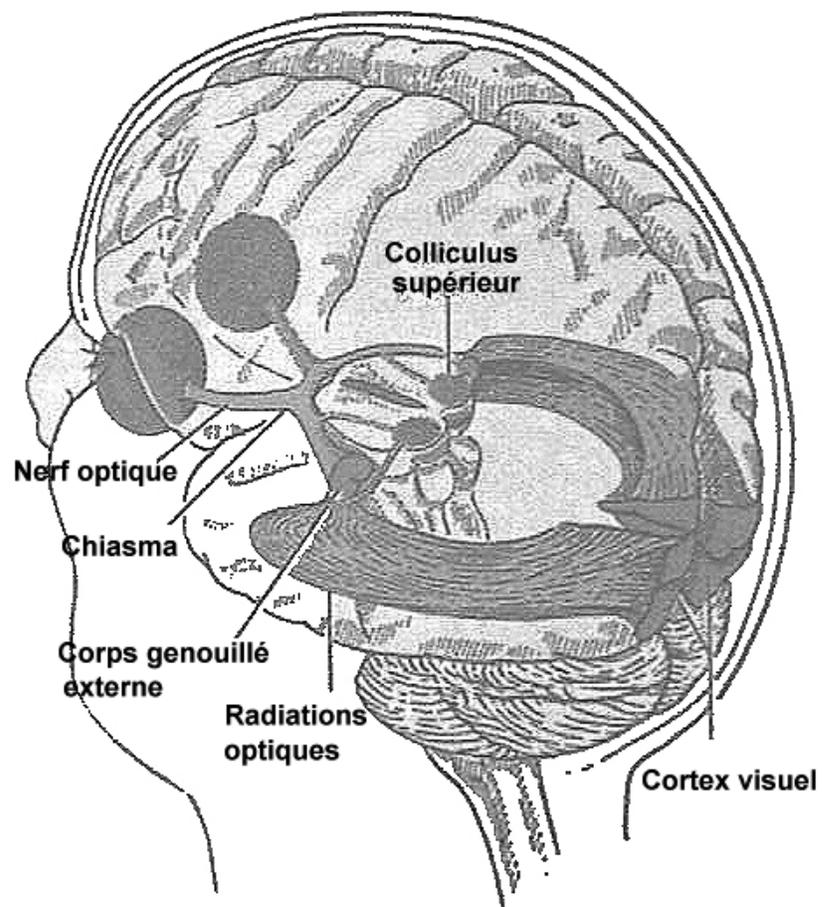
### **I-1-1) Trois voies de passage visuel**

En marge de la voie principale à travers le corps genouillé latéral, von Monakow identifia une voie à travers le pulvinar et une autre à travers le colliculus supérieur. Ces voies se terminaient dans des zones corticales en dehors de l'aire striée (Polyak, 1957) (Figures 2A et 2B). La fonction visuo-motrice de la voie sous-corticale faisant relais dans le colliculus supérieur était évoquée par Ramón y Cajal (1895). Il décrit une voie descendante ou motrice émergeant de la quatrième couche du colliculus supérieur et se terminant dans le noyau oculomoteur et dans la formation réticulée adjacente. Cette description anatomique devint le substrat de l'orientation et du réflexe pupillaire. Ainsi, la vision sous-corticale était-elle considérée comme une pure vision motrice par Ramón y Cajal (Figure 1).

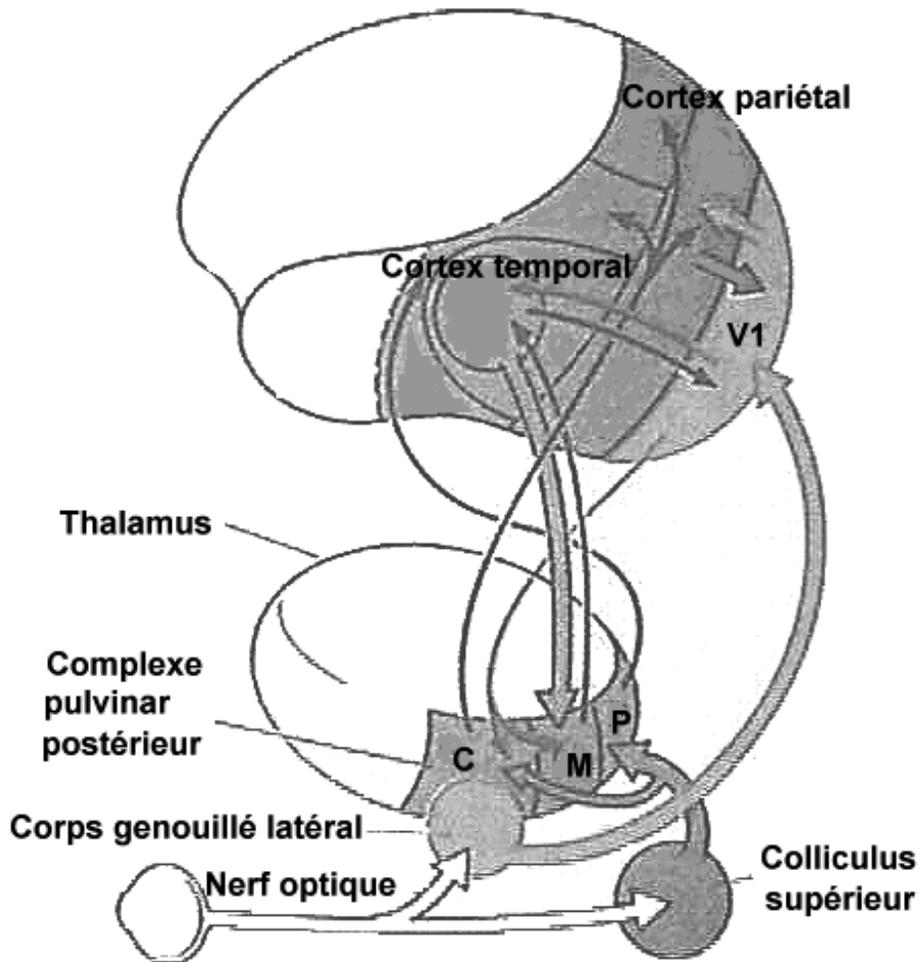


**Figure 1.** Coupe frontale et un peu oblique du tubercule quadrijumeau antérieur chez la souris adulte. Méthode de Weigert-Pal. A: noyau du tubercule quadrijumeau postérieur, encore visible, grâce à l'obliquité de la coupe; B: ruban de Rêil latéral; C: partie postérieure de l'écorce du tubercule antérieur. D: noyau du nerf moteur oculaire commun; E: pédoncule cérébral; F: voie optique réflexe ou descendante, s'entrecroisant avec sa congénère du côté opposé; G: ganglion interpédonculaire. a: fibres optiques. b et c: les deux plans de tubes nerveux de la quatrième couche ou zone des fibres transversales du tubercule antérieur. D'après Ramón y Cajal. (1895).

Plus tard, Hess et al. (1946) et Apter (1946), conclurent que les réflexes d'orientation étaient organisés dans le colliculus supérieur, sur la base d'expériences de stimulation sur les chats. En concordance, il a été montré que des lésions extensives de cette structure (Sprague et Meikle, 1965) sont responsables de déficits sévères de la mobilité oculaire et du comportement visuo-moteur. La distribution des fibres rétinofuges entre les voies rétino-génouillées et rétinotectales était ainsi interprétée dans le contexte d'une dichotomie entre deux systèmes visuels dotés de fonctions complémentaires. Schneider (1969) proposa la voie géniculostriée comme un système essentiel à l'apprentissage des patrons de discrimination et la voie rétinotectale comme un système de médiation de l'orientation spatiale. En utilisant des hamsters pour démontrer son point de vue, Schneider sépare clairement la cécité corticale de la cécité tectale. Après l'ablation des aires visuelles 17 et 18, les animaux étaient incapables d'apprendre un simple patron de discrimination (par exemple rayures verticales versus rayures horizontales), alors qu'ils restaient capables de s'orienter vers des stimuli présentés dans leur champ de vision. Par opposition, après de larges résections au sein du tectum, on observait la perte de l'orientation spatiale alors que la discrimination de patrons était encore possible. Cette dualité anatomique et fonctionnelle s'est fait connaître comme l'opposition classique entre un système spécialisé pour répondre à la question "qu'est-ce que c'est?" et un autre pour répondre à la question "où cela se trouve-t-il?". Une version des fonctions visuelles parallèles fût utilisée pour expliquer les mécanismes de la coordination visuo-motrice. Hein et Held (1967) ont montré que des chatons élevés sans voir leurs membres antérieurs, présentaient une altération dans la façon de se placer quand on les approchait du bord d'une table. En effet, bien qu'ils étaient capables d'étendre leurs pattes antérieures, avant le contact avec la table, leur réponse était imprécise: si le bord était discontinu, ils ne pouvaient pas diriger leurs pattes vers la position appropriée et prenaient contact avec la table de façon aléatoire.



**Figure 2A.** Trois voies de passage visuel. Projection du nerf optique sur le corps genouillé externe, le cortex visuel et le colliculus supérieur.



**Figure 2B.** Projections extra-striées du système visuel. Le nerf optique envoie des axones aux corps genouillé et au colliculus supérieur. Le genouillé latéral se projette sur le cortex strié (V1). Le colliculus supérieur se projette sur le complexe pulvinar inférieur du thalamus. Les divisions centrale (C) et postérieure (P) du pulvinar inférieur se projettent indépendamment sur les régions extra-striées dorsal et ventrale, respectivement. Le pulvinar inférieur moyen (M) reçoit d'importantes projections du cortex extra-strié (adapté de Merzenich et Kaas, 1980).

Hein et Held concluent donc que les réactions de placement étaient en fait dissociables en

des membres et l'autre guidait le positionnement et requérait une vue prolongée des membres antérieurs.

Cette dissociation du comportement visuo-moteur en composantes suggère implicitement qu'il existe des substrats séparés pour le contrôle visuel de chacun d'entre elles. De plus, une dissociation similaire fut observée chez des chatons élevés dans l'obscurité complète. Ces animaux étaient alors capables d'éviter des obstacles ou de suivre une lumière mobile, mais étaient dans l'incapacité d'atteindre des objets avec précision (Vital-Durand et al., 1974). Les animaux privés de leur cortex visuel présentent également des difficultés pour atteindre des cibles, dues principalement au manque de précision en phase terminale du mouvement. De façon concordante, le cortex visuel contrôlerait la précision du guidage, alors que l'extension serait une réponse plus primitive émanant de la stimulation de la rétine périphérique et traitée hors du cortex visuel.

Un modèle de coordination visuo-motrice basé sur la notion de deux canaux visuels pour le contrôle du mouvement fût également présenté par Trevarthen (1968). En travaillant sur le comportement visuo-moteur de singes au cerveau divisé, cet auteur arriva à la conclusion que le système visuel sous-cortical asservissait la vision ambiante, alors que le système cortical asservissait la vision focale. La vision environnementale, supportée par la rétine périphérique fait référence à l'interaction visuo-motrice entre le soi et les objets situés dans l'espace des mouvements de déplacement ou d'orientation. La vision focale fait référence aux interactions nécessaires pour l'identification, la manipulation ou l'utilisation des objets.

Paillard (1971) suggéra que les mécanismes liés à la rétine périphérique étaient responsables de la localisation visuelle de la cible et du déclenchement du programme moteur balistique amenant le membre au voisinage de la cible. Un ajustement final était effectué sous le contrôle de la rétine centrale pour guider le membre jusqu'à la cible. De plus, Paillard suggère que les mécanismes visuo-moteurs responsables de l'ajustement terminal étaient transportés par l'une des voies du contrôle corticospinal des segments distaux du membre (Paillard et Beaubaton, 1974).

### **I-1-1-1) Voies sous-corticales: Vision résiduelle**

La lésion du cortex visuel chez l'homme était classiquement considérée comme responsable d'une cécité totale, à l'exception du réflexe pupillaire et d'une très faible perception visuelle limitée aux changements brusques de luminosité. Cependant, cette opinion

conventionnelle fût remise en question sur la base d'observations faites chez les singes. Bien que les singes lésés présentent une profonde altération de leur comportement visuel habituel, ils restent capables d'éviter un obstacle et de produire une réponse motrice pour atteindre un objet apparaissant où se déplaçant dans leur champ de vision (Humphrey et Weiskrantz, 1967).

Ces aptitudes visuelles résiduelles ont été attribuées aux cellules rétiniennes ganglionnaires ayant survécu à l'ablation du cortex visuel et se projetant vers des zones sous-corticales (Dineen et Hendrickson, 1981). Ces découvertes anatomiques constituèrent un argument de poids en faveur du rôle des structures sous-corticales dans la médiation de la fonction visuelle résiduelle chez le singe déstrié. Mohler et Wurtz (1977) ont montré que les singes partiellement déstriés, capables d'une orientation visuelle vers des stimuli présentés dans leur scotome, perdaient cette capacité après destruction de la zone correspondant rétinotopiquement au colliculus supérieur. Ainsi chez le singe, le colliculus supérieur et possiblement d'autres aires sous-corticales recevant des influx de la rétine, pourraient jouer un rôle majeur, soit dans la médiation de la vision sous-corticale, soit dans le relais des influx visuels vers d'autres structures où ils se projettent, y compris le cortex non strié.

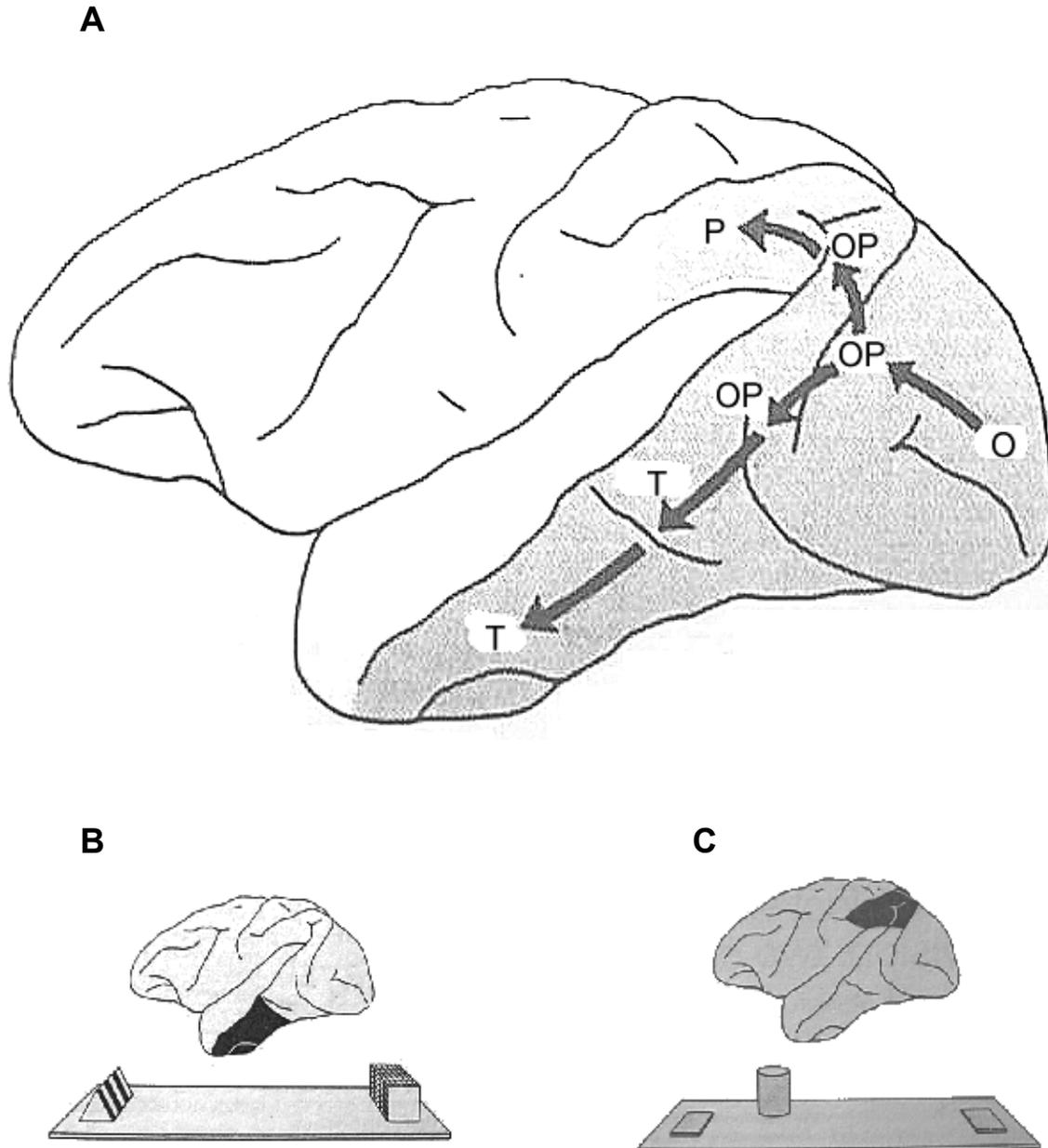
Le rôle du cortex visuel non strié dans la vision résiduelle est également démontré au cours d'expériences d'inactivation transitoire du cortex strié. Dans ces conditions, les réponses visuelles normales peuvent encore être enregistrées sur des neurones dans d'autres aires visuelles (Girard et al., 1991). Chez l'homme, les premières preuves expérimentales de capacité visuelle résiduelle après lésion du cortex strié furent rapportées par Pöppel et al. (1973) et Perenin et Jeannerod (1975). Toutes ces expériences utilisaient une nouvelle approche méthodologique dérivée de l'étude des singes et basée sur des choix de réponses forcés. Des sujets présentant une lésion corticale devaient tourner les yeux ou désigner du doigt à chaque fois que le stimulus leur était présenté. L'amplitude et la direction des réponses obtenues étaient bien corrélées aux positions de la cible, bien qu'ait été notée une tendance à les sous-estimer. Des résultats similaires furent obtenus chez des sujets hémicortiqués par Perenin et Jeannerod (1978) et Ptito et al. (1991). Dans de tels cas, la perte complète d'un côté du cortex met en évidence le rôle de la vision sous-corticale. Le fait que les sujets présentant un "blindsight" ne perçoivent pas les stimuli et devinent en général plus qu'ils ne voient, est en accord avec l'idée classique que la vision sous-corticale est un phénomène "inconscient". Cela pourrait ne pas être une propriété de la voie sous-corticale per se, mais plutôt une caractéristique du mode de traitement des stimuli visuels utilisé par le sujet pour donner une réponse.

Cowey et Stoerig (1995) ont reproduit le "blindsight" humain chez des singes ayant subi l'ablation unilatérale du cortex strié. Ces animaux étaient capables de désigner une cible rapidement présentée dans leur champ hémianoptique avec précision quand celle-ci apparaissait alternativement dans les deux champs visuels. Quoi qu'il en soit, quand on introduisait au hasard parmi les épreuves normales des épreuves sans stimulus visuel (épreuve en blanc), les singes changeaient de stratégie: ils classifiaient les épreuves contenant le stimulus visuel présenté dans leur champ hémianoptique comme épreuve en blanc et ne répondaient pas. Ainsi, quand le stimulus visuel apparaissait à chaque fois et que les singes n'avaient pas le choix, ils répondaient en utilisant la vision striée alors que lorsqu'ils devaient décider si le stimulus était présent ou non, ils ne répondaient pas.

### **I-1-1-2) Voies cortico-corticales**

A la place de la route sous-corticale, il fût postulé que chacun des types de vision passait par deux voies cortico-corticales divergeantes (Ungerleider et Mishkin, 1982; Mishkin et al., 1983). L'une des voies était la route occipito-temporale liant le cortex strié aux aires préstriées et de là, atteignant le cortex infero-temporal de chaque côté via les connections calleuses. L'interruption de cette voie abolissait la discrimination des objets sans affecter la perception de la relation spatiale entre ceux-ci. L'autre voie dorsale divergeait de la précédente en reliant les aires préstriées à la partie postérieure du lobe pariétal. L'interruption de cette voie produisait une désorientation spatiale visuelle caractérisée, non seulement par une perception erronée de la position relative des points de repère spatiaux, mais aussi par des déficits de localisation durant l'action orientée vers l'objet (Figure 3).

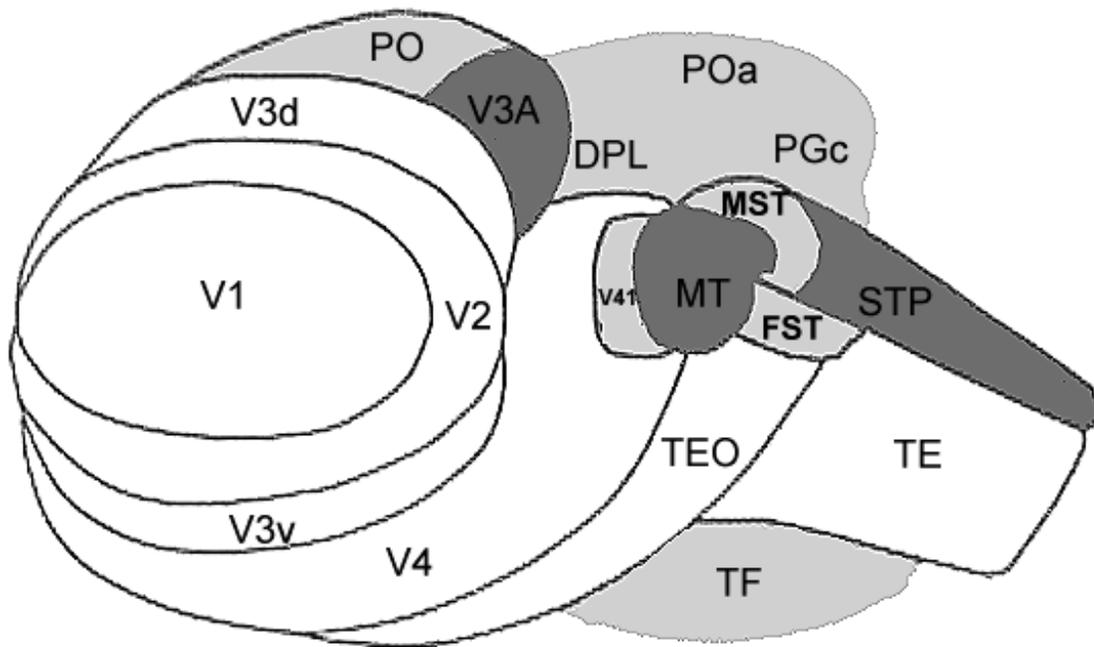
Ces systèmes corticaux s'étendent en fait aux structures sous-corticales. Baleyrier et Morel (1992) montrèrent que des groupes de neurones dans le complexe pulvinar postérieur se projetant sur les aires corticales appartenant aux routes ventrale et dorsale respectivement sont entièrement séparés. En dépit du fait que chacun d'entre eux reçoit des influx sous-corticaux séparés, les deux systèmes semblent avoir un certain degré de



**Figure 3.** Hémisphère cérébral gauche de Rhésus. A) La zone grisée définit le cortex visuel des lobes occipitaux, temporaux et pariétaux. Les flèches schématisent les deux voies corticales prenant leur origine dans la région occipitale (O), se dirigeant vers les zones préstriées (OP). Elles divergent ensuite, une devient ventrale dans le cortex temporal inférieur (T) et l'autre dorsale jusqu'au cortex pariétal inférieur (P). Les deux voies seraient essentielles, selon Mishkin, pour la fonction visuelle. B) La ventrale pour la discrimination des formes. Quand elle est extirpée de façon bilatérale, les animaux sont incapables de différencier les objets ("non-matching to sample"). C) La dorsale pour la vision spatiale. Quand elle est extirpée de façon bilatérale, les animaux ne peuvent discriminer la relation spatiale existant entre les objets. Dans ce cas, la proximité d'un cylindre de la récompense cachée dans des récipients identiques ("landmark discrimination"). (Modifié de Mishkin et al. 1983).

dépendance concernant cet influx. Cela a été démontré dans des expériences avec exclusion fonctionnelle par refroidissement. On devrait s'attendre à ce que cette exclusion abolisse ou diminue nettement la réponse des voies en aval de V1 dans chacun des systèmes. En fait, la réponse visuelle est complètement abolie uniquement dans la voie occipito-temporale, alors que des réponses altérées peuvent encore être enregistrées dans les aires occipito-pariétales (Rocha-Miranda et al., 1975; Rodman et al., 1989; Girard et al., 1991, 1992). Les conclusions de Bullier et al. (1994) sont que la voie sous-corticale responsable des réponses visuelles dans le cortex pariétal en l'absence de V1 fait partie de l'organisation primitive du système visuel commun aux primates et non-primates. Ces voies seraient responsables du traitement rapide et inconscient du signal visuel. Par contre, le système ventral d'acquisition plus récente serait plus dépendant des influx en V1. De façon à rendre compte de ces différentes propriétés, il a été suggéré que les deux systèmes cortico-corticaux relaièrent différents types d'influx visuels (Figure 4).

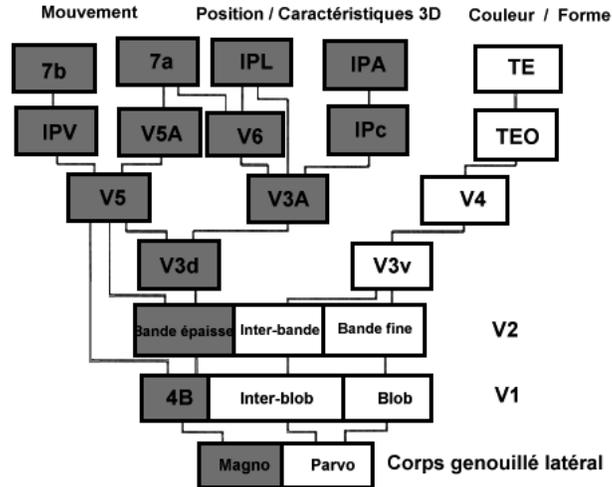
Le système ventral ferait le relais de l'influx de la voie rétino-genouillée P (qui prend son origine dans les cellules ganglionnaires rétiniennes P et se projette sur les couches parvocellulaires profondes du corps genouillé latéral), une voie spécialisée dans le traitement des couleurs et des formes; alors que le système dorsal relayerait les influx de la voie M (des cellules ganglionnaires M au travers des couches magnocellulaire du corps genouillé), spécialisée dans le traitement du mouvement (Merigan et Maunsell, 1993). Néanmoins il existe probablement plus de deux voies prenant leur origine en V1. Certaines aires comme V3 reçoivent des influx des deux voies P et M. Cette même aire V3, où la plupart des cellules sont à orientation sélective et qui devrait être classée comme une aire de forme, se projette en fait surtout sur le cortex pariétal (Zeki, 1993) (Figure 5).



**Figure 4.** Activité neuronale des aires visuelles après refroidissement de l'aire visuelle primaire (V1). Les zones gris foncé possèdent une activité de 30% à 80%. Les zones blanches ne présentent aucune activité. Les zones gris clair ne furent pas testées. La réponse visuelle est abolie dans la voie occipito-temporale, alors que des réponses altérées peuvent encore être enregistrées dans les aires occipito-pariétales. (D'après Bullier et al. 1994).

Sur la base de ces arguments, il semblerait plus approprié de dessiner une séparation fonctionnelle non pas entre un système ventral de forme (ou objet) et un système dorsal d'espace, mais plutôt entre deux systèmes de forme. Le système ventral serait plus concerné par la forme en association avec la couleur et le système dorsal plus en rapport avec la forme dynamique en relation avec le mouvement (Zeki, 1993). Le système dorsal apparaît ainsi à la place où il faut chercher la corrélation neuronale des transformations visuo-motrices: les aspects de l'information visuelle traitée dans ce système, comme le mouvement, sont implicitement de plus grande importance pour le contrôle moteur que pour la forme statique ou la couleur; ensuite, les lésions pariétales, et non les lésions inférotemporales, produisent des déficits visuo-moteurs (Jeannerod et al., 1994). En concordance, le système dorsal sera considéré ici comme un système visuo-moteur spécialisé dans le maniement de tous les aspects des actions orientées vers l'objet qui comprend, non seulement de diriger l'action dans la bonne direction, mais aussi d'interagir avec les objets.

Cette conception de systèmes visuels parallèles coïncide avec la formulation d'un autre model visuo-moteur, non plus basé sur la modalité d'un codage visuel du mouvement, mais plutôt sur le mode de représentation du but du mouvement. Les objets dans l'espace offrent deux types d'interaction principaux: atteindre ou saisir; qui correspondent à deux canaux visuo-moteurs différents (Jeannerod, 1981). Un canal prend en charge les propriétés extrinsèques de ces objets (leur position dans l'espace par rapport au corps, leur vitesse de déplacement, etc.). Sa fonction est de transporter la main vers une position désirée dans l'espace d'action extra personnel. Cela doit inclure des mécanismes de traitement de la distance et de la direction du point de l'espace vers lequel il faut se déplacer. L'autre canal prend en charge les propriétés intrinsèques de l'objet (comme sa forme et sa taille). Sa fonction est de modeler la main dans le but de manipuler, d'identifier ou de transformer les objets.



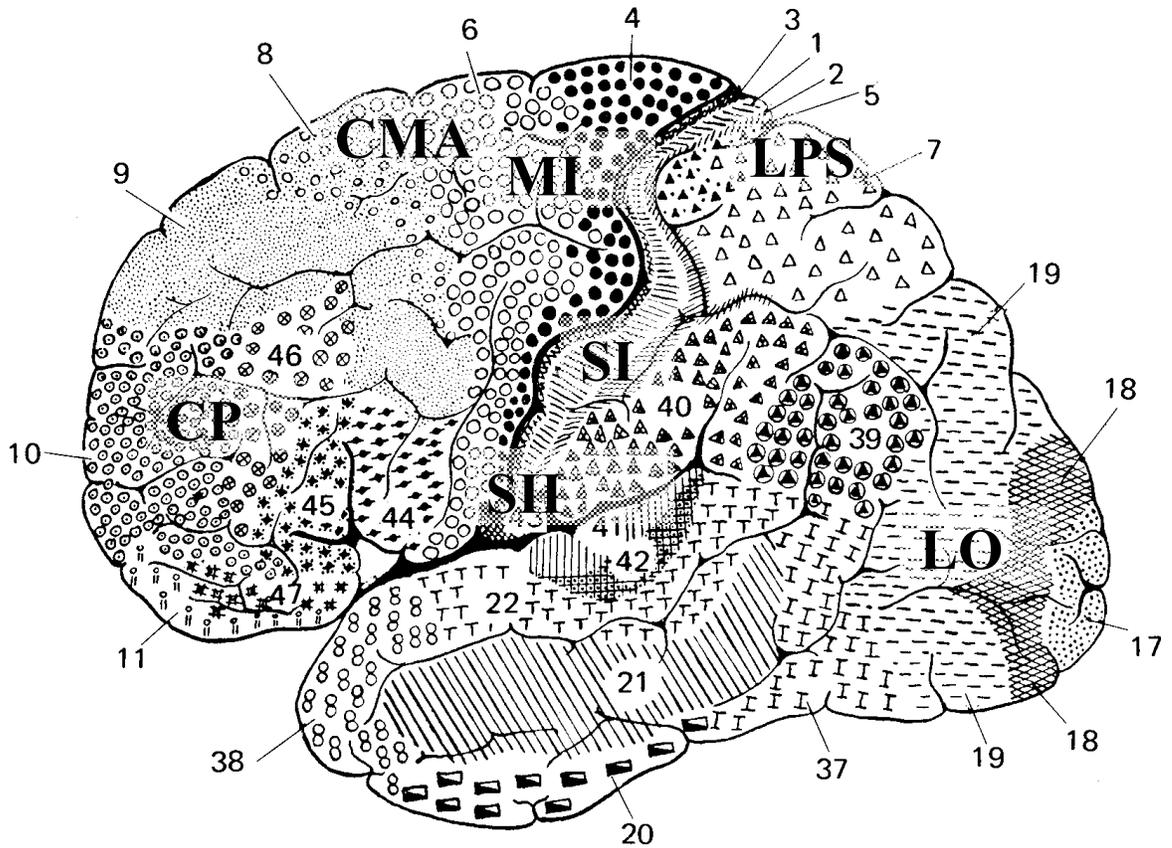
**Figure 5.** Le système ventral ferait le relais de l'influx de la voie rétino-genouillée P (qui prend son origine dans les cellules ganglionnaires rétiniennes P et se projette sur les couches parvocellulaires profondes du corps genouillé latéral), une voie spécialisée dans le traitement des couleurs et des formes; alors que le système dorsal relayerait les influx de la voie M (des cellules ganglionnaires M au travers des couches magnocellulaire du corps genouillé), spécialisée dans le traitement du mouvement (Merigan et Maunsell, 1993). Néanmoins il existe probablement plus de deux voies prenant leur origine en V1. Certaines aires comme V3 reçoivent des influx des deux voies P et M. Cette même aire V3, où la plupart des cellules sont à orientation sélective et qui devrait être classée comme une aire de forme, se projette en fait surtout sur le cortex pariétal (Zeki, 1993).

La différence de signification biologique entre les deux comportements devrait être reflétée au niveau de leur substrat neuronal et leurs modes de contrôle. Atteindre un objet se fait de façon plus efficace par les articulations proximales du bras et est opéré dans un système de coordonnées centré par le corps. En revanche, saisir relève de la spécialisation de la main chez les primates et chez l'homme. Le fait que la saisie implique clairement un certain type de traitement de la forme sous-entend que le système dorsal devrait être capable de traiter la forme, comme le suggérait Zeki (1993) sur des fondements anatomiques. Les canaux visuo-moteurs doivent partager un mécanisme commun afin de parvenir à une coordination entre eux. Ceci est essentiel du fait de la haute précision requise lors de la préhension. Nous aurons l'occasion de revenir en détail sur ce point.

### **I-1-2) Rôle du cortex pariétal**

Des études se concentrant sur les effets de lésions du lobule pariétal inférieur sur le comportement visuel des singes révélèrent une détérioration hautement spécifique, y compris un déficit de l'atteinte et de la saisie de l'objet. Le déficit secondaire à cette lésion chez le singe est caractérisé par le fait de manquer son but avec le bras controlatéral à la lésion dans les deux parties du champ visuel, appelé "effet main" (Faugier-Grimaud et al., 1978). Le bras ipsilésionnel n'est habituellement pas affecté bien qu'un "effet champ visuel" (impliquant aussi le but manqué avec le bras ipsilatéral dans le champ contra lésionnel) ait été observé par Stein (1978).

Les neurones liés à l'atteinte et à la saisie ont été décrits par Hyvarinen et Poranen (1974) et par Mountcastle et al. (1975) dans les aires 5 et 7 (Figure 6). Ces neurones appartiennent à une catégorie de neurones activés durant différents aspects du comportement visuo-moteur, incluant la manipulation, la fixation visuelle ou le mouvement des yeux.



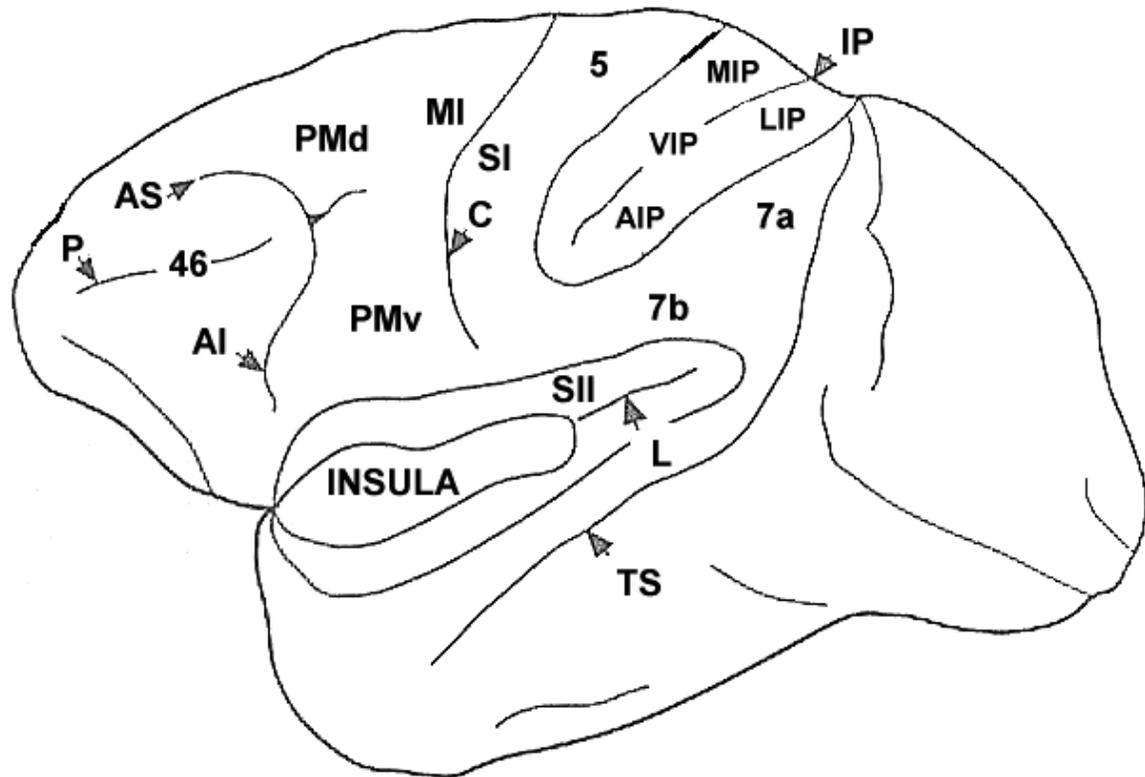
**Figure 6.** Aires de Brodmann dans le cerveau humain. Sont marquées les régions impliquées dans la transformation visuo-motrice. CP: cortex préfrontal. CMA cortex moteur associatif. MI: aire motrice primaire. SI: aire somesthésique primaire. SII: aire somesthésique seconde. LPS: lobule pariétal supérieur. LO: lobe occipital.

Les cellules décrites par Mountcastle et ses collègues dans les deux aires déchargent

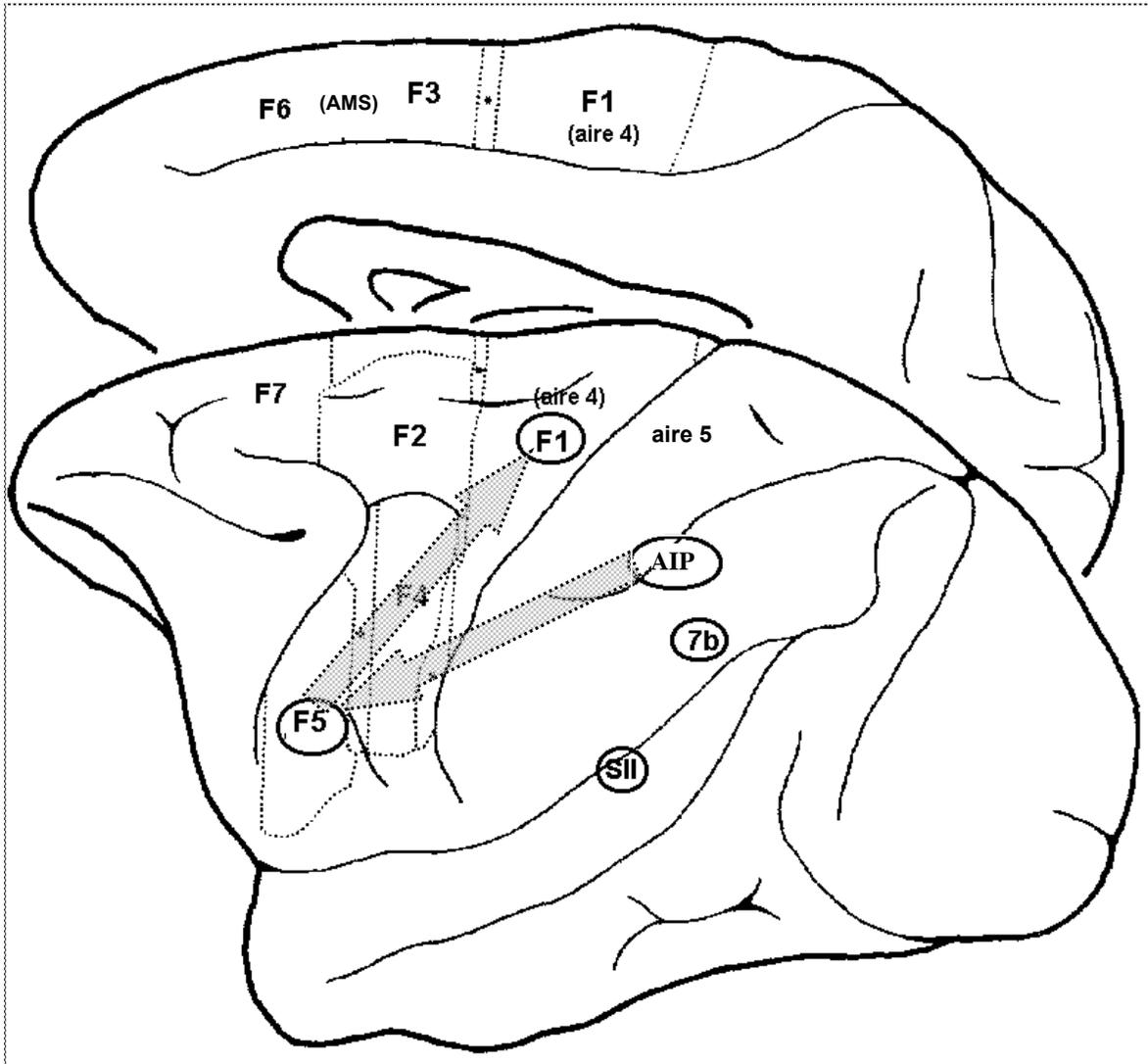
durant la manipulation active de ces objets. Hyvarinen et Poranen (1974) considéraient que les cellules répondant aux mouvements du bras dans l'aire 7 avaient des propriétés directionnelles spécifiant l'atteinte dans une direction donnée de l'espace extracorporel. Dans leurs expériences, l'activation de tels neurones nécessitait l'association d'un stimulus visuel et d'un mouvement vers celui-ci. Ni la présentation du stimulus visuel, ni l'exécution du mouvement seules n'étaient suffisantes pour faire décharger ces neurones. Une population de neurones codant pour la direction du mouvement a également été trouvée dans l'aire pariétale 5 (Kalaska et al., 1983). Hyvarinen et Poranen (1974) et Mountcastle et al. (1975; 1995), tendent tous deux à assigner au cortex pariétal un rôle de générateur de commande neuronale dans les mouvements dirigés vers l'espace extracorporel.

Il est fondamental que ces neurones d'atteinte reçoivent l'influx pertinent (visuel, tactile, kinesthésique) afin d'élaborer la présentation du mouvement et de contrôler son exécution (Lynch, 1980). MacKay (1992) montra que les neurones d'atteinte de l'aire 7a étaient activés durant les mouvements du bras vers la cible située à un point particulier de l'espace de travail, y compris quand les mouvements étaient exécutés dans l'obscurité. Dans l'aire 5, où beaucoup de neurones répondent préférentiellement à des stimuli somatosensoriels, les réponses aux stimuli visuo-spaciaux pouvaient aussi s'observer dans l'aire médiale intrapariétale. Par exemple durant le mouvement actif du bras, cette activité neuronale prend place dans un cadre de référence centré par le corps (Lacquaniti et al., 1995).

Une grande partie du cortex pariétal postérieur se projette directement sur le cortex pré-moteur (Figures 7 et 8). Matelli et al. (1986) trouvèrent que la plus grande partie de l'aire 7a rostrale du sulcus intra-pariétal se projette



**Figure 7.** Hémisphère cérébral de Macaque: Régions frontales et pariétales impliquées dans la transformation visuo-motrice. (la scissure intrapariétale (IP) et latérale (L) ont été enlevées). AIP, VIP, LIP, MIP: correspondent aux aires intrapariétale antérieure, ventrale, latérale et médiane. SI et SII correspondent aux aires somesthésique primaire et seconde. MI: aire motrice primaire (correspond à l'aire 4 de Brodmann). PMd, PMv: cortex prémoteur dorsal et ventral (correspondent aux subdivisions de l'aire 6 de Brodmann). P: scissure principale, A: scissure arqué. C: scissure centrale. TS: scissure temporale supérieure. D'après Jeannerod et al. (1995).

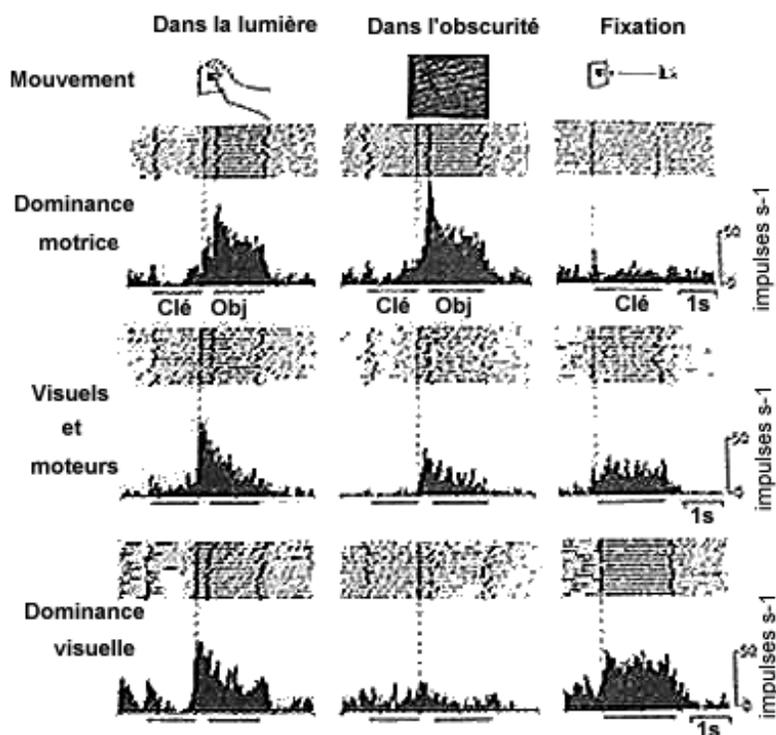


**Figure 8.** Hémisphères cérébraux de Macaque: Sous-régions corticales agranulaires de Matelli et al. (1985) correspondant aux subdivisions du cortex prémoteur ventral, champ F4 et F5 (aire 6 de Brodmann). Les flèches indiquent les connexions nerveuses impliquées dans la prise. F5 reçoit également des afférences de SII (aire somesthésique seconde, dans la partie profonde de la scissure latérale) et de l'aire 7b. Le champ F5 se connecte avec F1 (aire motrice primaire ou 4 de Brodmann). AMS (aire motrice supplémentaire). (Modifié de Matelli et al., 1985; Goldberg, 1985 et Jeannerod et al., 1995).

sur l'aire 6 dans sa partie dorsale. Johnson et al. (1993) trouvèrent également des connexions directes entre l'aire médiale intrapariétale et la partie dorsale de l'aire pré-motrice où ils ont

enregistré des neurones d'atteinte. Des activités directionnelles anticipatoires similaires à celles qui sont enregistrées dans le cortex pré-moteur (voir plus bas) sont communément observées dans l'aire 5 (Kalaska et Crammond, 1995). Ceci semble être également le cas dans l'aire 7. Ainsi, les neurones d'atteinte pourraient avoir un rôle prédominant dans le contrôle des mouvements en cours et dans l'apport de signaux permettant l'élaboration de corrections, cette possibilité pourrait expliquer les conséquences observables lors de lésions. Les signaux de correction pourraient provenir de l'exécution des mouvements, mais aussi de la représentation centrale des paramètres du membre statique pertinents pour le mouvement entrepris. Cette hypothèse de régulation "feed-forward" exercée par le cortex pariétal postérieur a été détaillée par Sakata (1995). Comme le proposait MacKay (1992), l'efflux pariétal vers le cortex frontal pourrait également exercer un rôle dans la coordination de l'atteinte et de la saisie. Cette explication pourrait concorder avec le fait que les neurones des aires 5 et 7a reçoivent des influx visuels et somesthésiques. Il est connu que l'interruption de l'influx somesthésique à des niveaux inférieurs du système nerveux (par exemple, tronc cérébral ou moelle épinière) altère la coordination des mouvements d'atteinte et de saisie (Jeannerod, 1986; Glendinning et al., 1992).

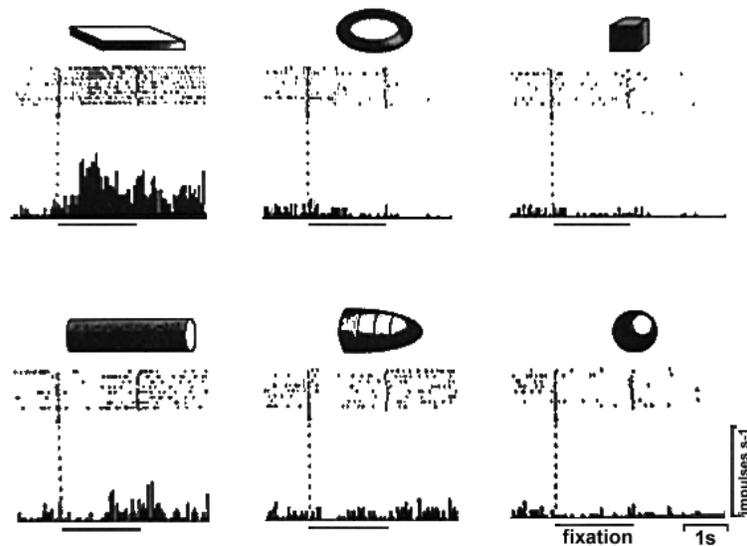
Sakata et son groupe trouvèrent des neurones liés au mouvement se trouvant concentrés dans la partie rostrale du bord postérieur du sulcus intra-pariétal (aire intrapariétale antérieure, AIP). Les neurones de cette aire furent enregistrés chez des singes entraînés à manipuler différents types d'objets obtenant ainsi de l'animal différentes configurations motrices de la main. L'activité neuronale n'était pas influencée par les changements de position des objets dans l'espace ce qui montre qu'ils étaient liés à la position



**Figure 9.** Les neurones de l'aire intrapariétale antérieure furent enregistrés chez des singes. Sakata et ses collègues firent effectuer par le singe la même tâche dans la lumière et dans l'obscurité (guidé uniquement par un petit spot lumineux sur l'objet); puis, ils ordonnèrent au singe de fixer l'objet sans le saisir. Ainsi, les neurones liés à la tâche furent classés en trois groupes en fonction de leurs différences entre l'activité à la lumière et dans l'obscurité: les neurones à "dominance motrice" ne présentèrent pas de différence significative pour saisir les objets avec ou sans lumière; les neurones "visuels et moteurs" étaient moins actifs quand la prise s'effectuait dans l'obscurité; les neurones à "dominance visuelle" étaient exclusivement actifs durant la saisie à la lumière. Beaucoup de ces neurones étaient également activés par la vue des objets durant la fixation sans saisie. Clé indique le temps de pression sur la touche avant la réalisation du mouvement vers l'objet. Obj indique la durée de la prise de l'objet. (D'après Sakata et al. 1997).

distale de la main et aux mouvements des doigts plutôt qu'aux mouvements proximaux du bras. Sakata et ses collègues firent effectuer par le singe la même tâche dans l'obscurité, guidé uniquement par un petit spot lumineux sur l'objet; puis, ils ordonnèrent au singe de fixer l'objet sans le saisir. Ainsi, les neurones liés à la tâche furent classés en trois groupes en

"dominance motrice" ne présentèrent pas de différence significative pour saisir les objets avec ou sans lumière; les neurones "visuels et moteurs" étaient moins actifs quand la prise s'effectuait dans l'obscurité; les neurones à "dominance visuelle" étaient exclusivement actifs durant la saisie à la lumière (Figure 9). Beaucoup de ces neurones étaient également activés par la vue des objets durant la fixation sans saisie. En utilisant une gamme plus large d'objets saisissables (Figure 10), y compris des formes primitives comme des sphères, des cubes, des cônes, des cylindres, des anneaux, et des plaques de différentes tailles, Sakata et al. (1992, 1995) trouvèrent que les neurones AIP qui étaient activés à la fois durant la prise et la fixation étaient sélectifs pour le même objet, que le singe le fixe ou le saisisse. Certains d'entre eux étaient également sensibles à la taille ou à l'orientation des objets. Enfin, d'autres neurones étaient activés durant la fixation des objets et après le début du mouvement de la main et tendaient à être en rapport avec l'interaction de la main avec l'objet. Les neurones à "dominance visuelle" et "visuels et moteurs" sont probablement interconnectés chacun avec des neurones purement visuels où les propriétés des objets sont codées et avec les neurones prémoteurs où les commandes motrices sont assemblées. La plupart des neurones pariétaux semble représenter l'action dans son entier, du fait qu'elle commence à décharger avec la formation de la pince et poursuit quand le singe soutient l'objet.



**Figure 10.** Activité de neurones en AIP durant la fixation d'objets de formes différentes. En utilisant une gamme des formes primitives comme des sphères, des cubes, des cônes, des cylindres, des anneaux, et des plaques de différentes tailles, Sakata et al. (1992, 1995) trouvèrent que les neurones AIP (aire intrapariétale antérieure) qui étaient activés à la fois durant la prise et la fixation étaient sélectifs pour le même objet, que le singe le fixe ou le saisisse.

### **I-1-3) Rôle du cortex frontal**

Des neurones codant pour la direction des mouvements furent trouvés dans les aires corticales pré-motrice et motrice chez le singe. Dans l'aire motrice primaire Georgopoulos et al. (1982) trouvèrent que l'activité de neurones isolés changeait d'une façon ordonnée avec la direction des mouvements du bras. Chacun de ces neurones déchargeait de façon plus intense avant les mouvements dans une direction donnée et était ainsi caractérisé par un vecteur préférentiel le long duquel sa décharge était maximale. Considérant qu'un mouvement dans une direction met en jeu l'activation de toute une population de neurones, Georgopoulos et al. (1986) firent la somme d'un grand nombre de vecteurs individuels mesurés durant un mouvement d'atteinte. Ils trouvèrent que la population de vecteurs résultante était un bon indice de prédiction de la direction des mouvements.

Caminiti et al. (1990, 1991), montrèrent néanmoins que l'activité des cellules dans l'aire 4 et 6 variait pour un même mouvement réalisé selon une direction parallèle, mais ayant des positions initiales de départ différentes. Ce résultat suggère que ces cellules ne codent pas pour le vecteur d'un mouvement, mais que leur préférence directionnelle décrit une "rotation" en fonction de la position de l'articulation de l'épaule. Ainsi, l'ensemble correct de neurones codant pour l'atteinte dans une direction donnée doit être sélectionné sur la base d'une information visuelle de la position de la cible, mais aussi sur la base de l'information proprioceptive concernant la position initiale du bras. Finalement, une autre aire motrice, l'AMS (aire motrice supplémentaire) semble être également impliquée dans les fonctions visuo-motrices. De nombreux neurones de cette aire sont préférentiellement activés durant l'atteinte bimanuelle d'une cible visuelle (Chen et al., 1991).

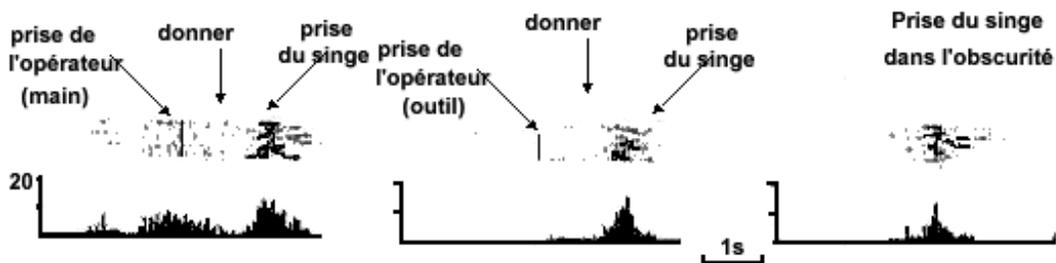
Concernant les aires prémotrices, Gentilucci et al. (1988) et Rizzolatti et al. (1988) se sont intéressés à l'organisation fonctionnelle de la partie inférieure de l'aire 6. Leurs travaux reposent sur la division histochimique de cette aire décrite par Matelli et al. (1985). Ils ont combiné trois méthodes, l'enregistrement de l'activité cellulaire consécutive à des stimulations tactiles, ou liées à la production de mouvements volontaires, et la microstimulation. Leurs résultats montrent une organisation somatotopique de la partie inférieure de l'aire 6 scindée en aire F4 (caudale) et F5 (rostrale), dont la position correspondait à la projection des champs de réception visuelle (Figure 8). Les neurones de F4 répondent pour des mouvements proximaux et des stimulations tactiles. Pour une cellule de cette aire, les auteurs définissent une zone tactile qui stimulée, donne une réponse. La même cellule décharge pour des mouvements exécutés dans une certaine partie de l'espace corporel

limite que peut atteindre le singe, et la zone tactile qui stimule cette cellule. Autrement dit les auteurs obtiennent une réponse en F4, lorsque l'objet est assez proche pour être saisi, et lorsqu'il se rapproche de certaines zones cutanées du visage ou de la partie supérieure du corps. Les mouvements distaux sont représentés dans l'aire F5.

Des microstimulations intracorticales et des études sur des neurones isolés ont montré que F5 est spécifiquement liée aux mouvements distaux (Rizzolatti et al., 1988; Hepp-Reymond et al., 1994). Les neurones de "prise" de F5 déchargent en relation avec les mouvements de la main et des doigts au cours de l'action de saisir un objet. Certains déchargent durant la dernière partie de la prise (flexion des doigts). D'autres commencent à décharger durant l'extension des doigts et poursuivent durant leur flexion. D'autres sont activés en avance par rapport aux mouvements des doigts et ne cessent la décharge que lorsque l'objet est saisi. Une propriété de la plupart de ces neurones est leur sélectivité pour les différents types de préhension de la main. Il existe des spécificités pour différentes configurations des doigts, même pour le même type de pince. Les réponses visuelles furent observées chez 20-30 % des neurones F5. Deux types de réponses peuvent être distingués. Les neurones de première classe répondent à la présentation d'objets saisissables. Il existe souvent une relation entre le type de préhension codé par la cellule et la taille du stimulus déclenchant les neurones. Ceci est particulièrement clair pour les neurones de la pince de précision qui sont uniquement activés par de petits objets visuels. Les neurones de seconde classe sont particulièrement pertinents pour l'étude des représentations motrices. Ces neurones appelés "neurones miroirs" répondent quand le singe voit des mouvements de la main exécutés par l'opérateur ou un autre singe (Figure 11).

Il est ainsi intéressant d'examiner les propriétés des neurones dans cette zone corticale en relation avec la prise guidée par la vision. L'aire AIP est directement connectée avec F5 qui est elle-même directement connectée avec une partie de l'aire 4 (champ F1) correspondant au champ moteur primaire de la main. Ainsi, les neurones F5 peuvent être visuellement activés de deux façons: par des objets et par des événements. Dans les deux cas, les stimuli identifiés s'adressent spécifiquement aux neurones codant la pince qui leur correspond. Du fait que les neurones de F1 ne présentent qu'un aspect très limité à l'information visuelle, (les neurones visuellement répondeurs dans cette aire sont rares et possèdent des propriétés visuelles - réponse vive et transitoire à la présentation d'un stimulus soudain (Wannier et al., 1989) - qui ne correspondent pas à ce que l'on attend pour la formation de la pince), les transformations visuo-motrices nécessaires pour les mouvements de préhension doivent se produire en amont du contrôle, dans des aires plus étroitement liées au système visuel. Les

connexions liant les aires pariétales comme AIP aux aires du cortex prémoteur (F5) puis à F1 pourraient ainsi représenter un système visuo-moteur parallèle pour le codage des objets et créer les configurations de la main correspondante.



**Figure 11.** Neurons de F5 avec des propriétés en "miroir" (de second type). Dans les deux premières figures l'expérimentateur prend un grain de raisin devant l'animal (première décharge), le déplace vers l'animal (pas de décharge), le singe le saisit (deuxième décharge). Noter la différence entre prendre le même objet avec la main et avec un outil. Finalement, le même neurone en prenant un objet dans l'obscurité. (D'après di Pellegrino et al. 1995).

Di Pellegrino et al. (1995) ont enregistré dans F5 des neurones qui répondent quand le singe voit des mouvements de la main exécutés par l'opérateur ou un autre singe. Pour faire décharger un neurone "miroir", le mouvement de la main observé doit être le même que celui qui activerait ce neurone si le singe agissait. Par exemple, de nombreux neurones "miroirs" déchargent quand le singe saisit un morceau de nourriture et également quand l'opérateur ou les autres singes le font. Cependant, ils ne déchargent pas quand l'opérateur saisit une cible qui n'est pas un aliment, ou quand l'aliment est saisi au moyen d'un outil. En d'autres termes, les neurones "miroirs" codent des actions dirigées vers des objets, qu'ils soient effectués ou observés par le singe enregistré, ce qui suggère qu'ils pourraient être mieux définis comme des neurones de représentation. Les neurones "miroirs" ne furent pas trouvés dans l'AIP.

## **I-2) Le sujet et l'objet**

### **I-2-1) Le cadre de référence**

L'espace d'action délimite l'ensemble des points accessibles à l'effecteur final d'une chaîne articulée. Pour calibrer un acte préhensile, il doit exister une stabilité perceptive de l'espace de travail à l'intérieur duquel la position de la cible peut être évaluée. L'espace de travail est défini par un principe de localisation des éléments qui s'y trouvent en fonction de la position de l'axe (tête, rétine, épaule, tronc) de l'observateur dans le référentiel postural égocentrique. L'espace ambiant situe la position du corps du sujet par rapport aux repères physiques exocentriques. Suivant la dichotomie dorsale/ventrale des projections du cortex visuel du primate (Ungerleider et Mishkin, 1982), Marr (1982) suggéra que certaines opérations comme l'identification requièrent une description centrée sur l'objet, alors que d'autres comme la localisation requièrent une description centrée sur l'observateur. De façon analogue, le programme central du transport, ayant à faire à un objet situé dans un point de l'espace, et non à une association d'attributs, devrait être construit dans un système de coordonnées centré sur l'observateur (ou égocentrique), celui-ci étant le système utilisé par le corps comme référence. Quoi qu'il en soit, la forme doit être reconnaissable de tous les points de vue. Comme l'ont affirmé Marr (1982) et Biederman et Cooper (1992), ceci ne peut être accompli que par un système de coordonnées centré sur l'objet, indépendamment de la position du sujet par rapport à l'objet. Une description centrée sur le sujet imposerait une re-description de la forme chaque fois que la position du sujet serait modifiée.

Ces considérations soulèvent le problème du cadre de référence utilisé pour décrire les objets dans leurs différents modes de représentation. Cela implique-t-il que le programme pour la préformation, la saisie et la manipulation d'un objet devrait être élaboré dans un système de coordonnées lié à l'objet et non au corps? Il est difficile de suivre cet argument du fait de l'étroite coordination qui existe entre les différents segments de membre impliqués respectivement dans le transport et la saisie. Le transport, fonction qui amène la main à l'emplacement correct, est surtout réalisé par les articulations proximales du bras. Mais ce n'est pas la fonction exclusive des articulations proximales: elles pourraient aussi participer à la formation d'un espace d'opposition durant la préhension. Pour atteindre le même objet dans différentes positions, par exemple, on peut avoir besoin d'effectuer une rotation de l'avant-bras (mouvement proximal) pour modifier la position des doigts par rapport à l'objet (par exemple Stelmach et al. 1994). Ainsi l'un des aspects essentiels du comportement dirigé vers

l'objet est que celui-ci doit être simultanément représenté de multiples façons, du fait que l'environnement impose plusieurs problèmes au système nerveux et que la réponse à chaque question requiert un accès à différents types de représentation.

Milner et Goodale (1995) proposent de distinguer le référentiel utilisé par rapport à la différence de modalité de traitement fonctionnel. Ils le dénomment "off-line" quand il n'est pas directement pertinent à la prise de l'objet et "on-line" quand il interagit avec l'objet lors de la prise. Face à un objet, la tâche fondamentale du système perceptif consiste à l'identifier, classer ses caractéristiques et sa relation avec d'autres objets et associer ses propriétés à une entité signifiante (de contenu sémantique). Cette opération est indispensable pour échanger des informations avec les autres ou pour emmagasiner les connaissances ayant trait au monde qui nous entoure. Il en résulte que la perception met en jeu les caractéristiques "durables" de l'objet (comme sa taille, sa forme, sa couleur, etc.) qui nous permettront de le reconnaître dans un nouveau contexte ou depuis un point de vue différent. De cette façon s'élaborera sa représentation "off-line" depuis la perception centrée sur l'objet (référentiel allocentrique). En revanche, ce n'est pas le cas pour le mécanisme visuo-moteur qui sous-tend les actions dirigées vers l'objet. En effet, la transformation visuo-motrice se trouve centrée sur le sujet: la localisation et la disposition de l'objet doivent être codifiées depuis un référentiel égocentrique, qu'il s'agisse de coordonnées centrées sur la rétine, la tête ou l'épaule du sujet (voir Soechting et al., 1996). Etant donné que la localisation spatiale d'un objet est rarement constante, il est nécessaire de l'actualiser chaque fois qu'une action intervient ("on-line"). Selon Goodale et Milner (1992), la base de la division du travail entre les systèmes ventral et dorsal de la projection visuelle sur le cortex du primate découle de la nature des impératifs fonctionnels de la perception et de l'action.

Il est légitime de se demander dans quelle mesure la représentation de l'objet gardée en mémoire influe sur la planification du mouvement présent. Afin de construire une pince de taille adaptée, le système devrait être capable de traiter la taille réelle de l'objet indépendamment de la distance séparant l'observateur de l'objet. Kosslyn et al. (1990) considèrent que le mécanisme qu'ils appellent le "spaciotopic mapping" devrait inclure non seulement le traitement de l'emplacement et de l'orientation de l'objet, mais aussi les paramètres liés à sa taille. Néanmoins, la taille ne peut être confondue avec d'autres attributs purement spatiaux: bien que la taille phénoménologique dépende de la distance, cela n'est pas vrai pour la taille représentée qui reste invariante par rapport à la distance. Ainsi, la taille représentée et non la taille phénoménologique, fait partie de l'identité d'un objet et non de sa disposition spatiale. On peut en dire de même pour la forme qui, bien que se modifiant en

fonction de la position relative de l'objet et de l'observateur, reste invariable du point de vue de sa représentation.

### **I-2-2) Propriétés de l'objet**

Les objets possèdent des caractéristiques qui peuvent influencer le mouvement. Leur forme, leur orientation ou leur surface sont à l'origine de contraintes, dont les effets peuvent permettre de mieux comprendre l'organisation des mouvements.

Par exemple, Johansson et Westling (1984) et Westling et Johansson (1984) ont analysé l'influence de l'état de surface des objets sur la saisie. Le mouvement de préhension consiste en partie à exercer une pression sur l'objet au niveau de chaque doigt concerné par la formation de la pince. La force à développer dépend des caractéristiques de friction au niveau des points de contact. Westling et Johansson (1984) montrent que les facteurs qui influencent la force de préhension sont le poids de l'objet et la marge de sécurité. Celle-ci se définit comme étant la différence entre la force développée pour la saisie et celle pour laquelle l'objet glisse entre les doigts. La marge de sécurité est propre à chaque individu. Le troisième facteur qui intervient est la friction entre la peau et l'objet, plus elle est importante plus la force de saisie développée est faible. Le rôle des récepteurs cutanés est présenté en détail par ces auteurs (Johansson et Westling, 1984). Les sujets saisissent un objet dont les points de contact avec les doigts peuvent avoir des textures variables, et dont la détection ne peut se faire que par la perception tactile. Les deux éléments mesurés sont la force de saisie développée entre les doigts et la force de levée de l'objet. Par l'étude du ratio de ces forces et de la marge de sécurité définie plus haut, ils observent l'effet du changement de poids et de texture des objets. Les résultats montrent que pour le même niveau de friction au niveau des doigts, les forces de saisie et de levée évoluent de façon parallèle pour des poids différents. Si pour un poids donné on change la valeur des coefficients de friction des points de contact des doigts avec l'objet (tissu à la place de papier de verre), seule la force de saisie est affectée. La latence de cet effet est de 100 ms. Dans ces essais, la marge de sécurité reste la même. Enfin, lors de micro glissements de l'objet, des ajustements sont observés avec une latence de 60 à 80 ms. L'ensemble des changements et adaptations décrit ci-dessus est supprimé par anesthésie cutanée. De plus lors des changements de friction, Johansson et Westling (1984) ont observé un post-effet sur l'essai suivant qui présente un décours de force de saisie initiale

semblable au mouvement qui le précède. Tout cela a permis aux auteurs de suggérer l'existence d'une trace mémoire, sensori-motrice, de la force à exercer.

### **I-2-2-1) Traitement sémantique et pragmatique**

D'autre part, les objets peuvent être perçus comme des entités phénoménologiques. Cela implique que les caractéristiques visuelles élémentaires comme l'orientation locale du contour, les changements en fréquence de contraste et d'espace, les signes de profondeur, l'aire, la couleur, la texture, le mouvement, etc., sont intégrés dans un ordre de propriétés supérieur: le volume doit être extrait de signes stéréoscopiques de profondeur ou de signes de mouvement cohérent, la forme doit être déduite des contours ou des signes de contraste, etc. Ainsi, le principe final surgit d'un traitement sémantique et contextuel, qui repose sur leur forme ou leur fonction. Ces mécanismes se trouvent distribués dans différentes aires cérébrales. L'un des pas essentiels pour compléter l'identification d'un objet doit être d'unir ces nombreux éléments élémentaires en une seule entité identifiable. La représentation sémantique fait référence à l'utilisation de signaux cognitifs pour générer l'action (Jeannerod, 1994).

Les expériences menées par Marteniuk et al. (1987) ont analysé une partie des différentes contraintes à laquelle le mouvement de préhension est confronté dans les conditions naturelles. Parmi les éléments du contexte dans lequel le mouvement se déroule, la fragilité estimée de l'objet peut influencer la saisie. Marteniuk et al. (1987) ont présenté aux sujets deux objets de même dimension et de même forme. L'un de ces objets est une ampoule lumineuse fragile et l'autre est une balle de tennis. Les auteurs observent alors que si la vitesse atteinte est du même ordre dans les deux cas, le temps de mouvement et la phase de décélération sont augmentés lors de la saisie de l'objet fragile. Marteniuk et al. (1987) ont aussi étudié la saisie d'un disque de 4 cm de diamètre et de 1 cm de hauteur. Ce disque devait être pris avec les mêmes doigts et ensuite être jeté dans une boîte ou placé dans un puits finement ajusté à sa forme. C'est-à-dire que dans les deux cas, l'objet devait être saisi, mais l'usage qui devait en être fait différait selon la consigne. Les auteurs observent alors que la phase de décélération du mouvement de saisie du disque est plus longue quand il est ensuite placé dans le puits. Ainsi la façon dont on prend un objet dépend de l'usage que l'on veut en faire.

La représentation impliquée dans la transformation sensori-motrice a une fonction pragmatique prédominante, du fait qu'elle est liée à l'objet en tant que but de l'action et non

comme élément d'une catégorie perceptuelle. La représentation pragmatique fait référence à une transformation rapide de l'influx sensoriel en des commandes motrices (transformation visuo-motrice). Les attributs de l'objet sont représentés dans la mesure où ils déclenchent des patrons moteurs spécifiques afin que la main puisse effectuer la prise correcte. Cette fonction ne devrait en principe pas impliquer l'union des attributs de l'objet en une seule entité du fait que chaque attribut contribue à la configuration motrice de la main en sélectionnant les degrés de liberté pertinents (voir plus bas).

En conséquence de cette distinction entre le traitement pragmatique et le traitement sémantique, les attributs des objets devraient être classés non pas en fonction de canaux anatomiques possibles, mais plutôt en fonction de leur pertinence pour l'un ou l'autre aspect du comportement dirigé vers l'objet. Un ample panel d'attributs est en fait pertinent pour le traitement sémantique comme pour le pragmatique: c'est le cas de ceux contribuant à la forme, la taille, le volume, la texture, etc. D'autres, en revanche, ne sont probablement d'aucune pertinence pour la présentation pragmatique (couleur) ou pour le traitement sémantique (poids). C'est pourquoi, une classification des attributs selon une distinction classique entre un canal cortical pour la vision spatiale et un canal pour la vision de l'objet pourrait être incomplète ou même amener à de fausses conclusions.

Cette proposition fonctionnelle se trouve reflétée dans des études récentes par TEP (Tomographie par Emission de Positons) de Faillenot et al.. Dans une première étude, Faillenot et al. (1997) ont comparé les patrons d'activation corticale dans deux différentes tâches: une tâche d'action (saisir des objets de tailles et formes différentes) et une tâche perceptuelle (faire correspondre les objets entre eux). Dans la première tâche, le foyer principal d'activation se trouvait dans les aires motrices et le lobe pariétal inférieur controlatéral à la main utilisée, ainsi que celle de la partie postérieure droite du sulcus intrapariétal. Au cours de la deuxième tâche, deux foyers furent trouvés, un dans le cortex inferotemporal gauche et l'autre dans le cortex pariétal postérieur droit: ces foyers tardifs se recoupent clairement avec les foyers homologues activés lors de la prise. Ce résultat implique que même quand l'action ne se produit pas réellement, l'analyse perceptuelle utilise des ressources appartenant à la voie dorsale qui sont également utilisées lors de l'action orientée vers l'objet. Suite à ce résultat, Faillenot et al. (1999) testèrent le degré d'implication du cortex pariétal lors de la discrimination perceptuelle. Les sujets devaient discriminer des formes présentées avec divers degrés d'inclinaison dans le plan frontal (tâche d'orientation 2-D) ou dans le plan sagittal (tâche d'orientation 3-D). Ces tâches pour lesquelles aucune action n'était requise produisirent une activation des aires localisées dans la partie postérieure du

sulcus intrapariétal (la voie dorsale), ainsi que dans la jonction occipito-temporale et le gyrus temporal inférieur (la voie ventrale).

Ces résultats illustrant les fonctions perceptuelles du lobe pariétal obtenus chez des sujets normaux doivent être rapprochées des effets observés lors de lésions de la même région. Des patients porteurs de telles lésions peuvent présenter des déficits perceptuels typiques en plus des problèmes de transformation visuo-motrice. Ils peuvent se révéler incapables de copier des objets en les dessinant (apraxie constructive); ils peuvent éprouver de grandes difficultés pour reconnaître des photographies d'objets présentées dans une orientation non canonique (Warrington and James, 1986). Ils ne peuvent pas résoudre de façon motrice ou perceptuelle l'orientation 3-D d'objets ou leur relation spatiale par rapport à d'autres objets. On pourrait spéculer que ces difficultés perceptuelles représentent un seul et même déficit avec le déficit visuo-moteur: seuls les aspects de la perception en relation avec l'action seraient affectés par la lésion, alors que les autres aspects en relation avec l'identification et le traitement sémantique seraient préservés. Le traitement pragmatique comprendrait la représentation de stimuli visuels dans les deux cadres de référence (allo et égocentrique) où une partie du traitement est égocentriquement codée (transformation visuo-motrice).

### **I-2-3) Le sujet**

#### **I-2-3-1) La notion de décharge corollaire ou copie d'efférence**

Le substrat physiologique du concept de décharge corollaire fut mis en évidence pour la première fois par Sperry (1950) et Von Holst et Mittelstaedt (1950). Ces chercheurs constatèrent, respectivement sur des poissons et des insectes, qu'une rotation de 180° de l'œil dans l'orbite se traduisait par la génération de mouvements circulaires continus. Sperry interpréta ce phénomène comme le résultat de la tentative faite par les animaux de stabiliser leur champ visuel. La rotation de l'œil qui impliquait une inversion des relations efférence-afférence aboutissait en effet, lorsque l'animal voulait stabiliser son environnement à un mouvement de type rotatoire. Von Holst et Mittelstaedt arrivèrent à des conclusions identiques par l'intermédiaire d'un raisonnement quelque peu différent. La stabilité du monde visuel repose, selon ces auteurs, sur l'existence d'un processus de comparaison mettant en relation les signaux efférents négatifs, et afférents positifs. Toute information rétinienne associée à un mouvement des yeux se trouve ainsi annulée en présence d'une commande

motrice, et le sujet perçoit le monde comme stable. Cette notion fut initialement envisagée pour rendre compte de la capacité de tout individu à discriminer, sur la base de stimuli rétinien identiques, les mouvements du corps par rapport à l'environnement et les mouvements de l'environnement par rapport au corps. Ce modèle envisage que le système nerveux dispose d'une copie des ordres moteurs envoyés aux effecteurs, et qu'il utilise cette copie pour discriminer les afférences sensorielles "simples", de celles qui résultent de l'action (réafférences). En d'autres termes, tout déplacement de l'œil serait concomitant d'un déplacement identique de la représentation interne de l'espace visuel. Cette hypothèse trouva ses premiers appuis dans certains cas cliniques de paralysies des muscles extra oculaires, et dans les expériences de déplacement passif de l'œil (McCloskey, 1981; Stark et Bridgeman, 1983; Jeannerod, 1988). En effet, lorsque qu'un sujet atteint d'une paralysie des muscles extra oculaires essaye de réaliser une saccade, ou lorsque son globe oculaire est l'objet d'un déplacement passif, il perçoit un déplacement de l'environnement.

L'existence de boucles centrales de rétrocontrôle basée sur un traitement extrêmement rapide des informations efférentes, semble suggérée par la brièveté de certaines latences de corrections motrices. Higgins et Angel (1970) ont ainsi observé que, relativement à une tâche de poursuite manuelle d'une cible visuelle, les ajustements moteurs consécutifs à toute modification de la trajectoire de la cible se produisaient avec une latence inférieure au temps de réaction proprioceptif. Un résultat comparable fut rapporté ultérieurement par Jaeger et al., (1979) qui montrèrent que l'altération des mécanismes de rétrocontrôle proprioceptif par application d'une vibration tendineuse était sans effet sur le temps de correction de la composante directionnelle du mouvement. Cooke et Diggles (1984) observèrent pour leur part, lorsque le sujet initiait son mouvement vers une cible visuelle erronée, des inversions de la trajectoire du membre avec des latences d'environ 45 ms. Cette valeur paraît d'autant plus incompatible avec l'intervention de boucles proprioceptives qu'une altération de l'activité électromyographique des muscles agonistes intervenait parfois après un délai de seulement 20 ms, c'est-à-dire bien avant tout signe effectif de mouvement du bras (Angel, 1976). Une confirmation des travaux de Cooke et Diggles fut obtenue par Van Sonderen et al. (1989), sur la base d'un protocole de double stimulation visuelle qui permit de mettre en évidence pour des intervalles inter-stimulus de 100 ms des modifications de la direction initiale du geste intervenant dans certains cas 30 ms seulement après le début du mouvement. La précision finale du mouvement résulte de l'activation synergique de différentes boucles de rétrocontrôle. La capacité correctrice de ces différentes boucles n'est cependant pas illimitée. Dès lors, lorsque l'erreur à amender dépasse les capacités de prise en charge de l'ensemble

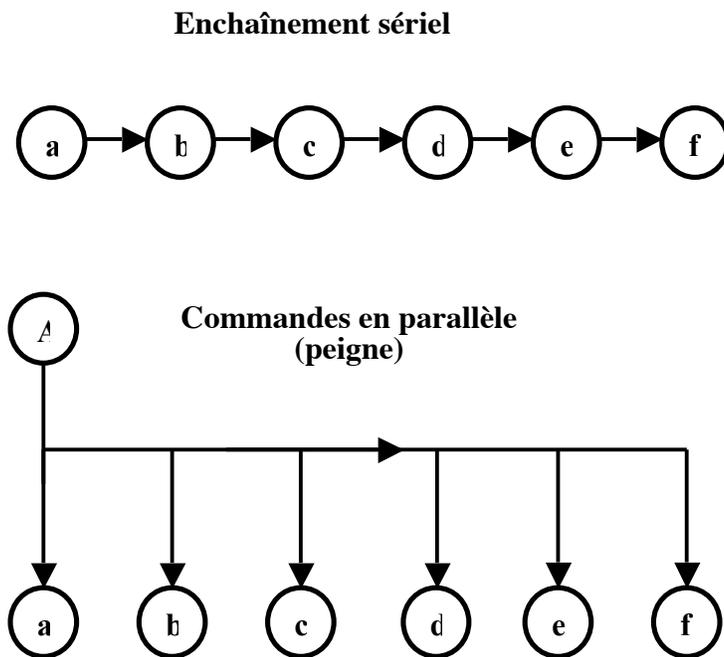
des systèmes de rétro-assistance, le programme moteur courant doit être interrompu et remplacé. Cette permutation d'un mode de contrôle rétroactif à un mode de contrôle proactif peut être identifiée dans le cadre du principe d'agencement hiérarchique des capacités motrices complexes (Gottsdanker, 1973; Megaw, 1974; Quinn et Sherwood, 1983; Barrett et Glencross, 1989). L'idée sous-jacente est que la nature des corrections appliquées à un mouvement en cours d'exécution dépend de l'importance des réorganisations à mettre en œuvre, c'est-à-dire de la position hiérarchique de l'élément à amender dans la chaîne de planification motrice. Cette hypothèse, qui rejoint la dissociation évoquée par Schmidt (1976, 1980) entre erreurs de sélection et erreurs d'exécution, implique que la modification des caractéristiques fondamentales d'un programme moteur (invariants) est conditionnée à l'implémentation d'un nouveau programme. Quinn et Sherwood (1983) ont, pour valider cette théorie, tiré argument du fait que le temps de réaction à une perturbation visuelle était significativement plus long quand le sujet devait modifier la structure même de son mouvement en l'inversant, que quand il devait simplement en augmenter la vitesse.

Une correction motrice initiée sur la base d'un signal proprioceptif généré à la date  $t$ , ne prendra forme qu'à la date  $t+n$  ( $n$  étant égal à la somme du temps de traitement de l'information proprioceptive, et des délais d'acheminement ascendant et descendant de l'influx nerveux pour des mouvements du bras). Un tel système de contrôle qui présente la double caractéristique d'être asservi et muni d'un délai, tend à osciller autour de sa position d'équilibre (Robinson 1986). Il est dès lors inapte à rendre compte des caractéristiques spatio-temporelles des mouvements visuellement guidés. Cette limitation majeure trouve une issue dans la notion de modèle interne (Hoff et Arbib 1993). Dès lors le système moteur doit posséder un profil prédictif de fonctionnement. L'ordre moteur efférent est initialement utilisé pour prédire l'état de l'effecteur à la date  $t$ . Lorsque arrivent, à la date  $t+n$ , les informations afférentes relatives à l'état du système à la date  $t$ , les données réelles sont comparées aux valeurs qui avaient été prédites. Cette comparaison est utilisée pour remettre à jour le modèle interne et affiner la prédiction relative à l'état courant de l'effecteur. Cette prédiction est alors comparée à l'état de référence à atteindre. La validité d'un tel modèle a récemment trouvé un support important dans une expérience de simulation montrant que seule une prise en compte combinée des informations efférentes et afférentes pouvait rendre compte de la capacité des sujets humains à déterminer la position de leur bras dans le noir (Wolpert et al., 1995).

### **I-2-3-2) Concept de programme moteur**

Il s'agit d'une série d'ordres (engrammes moteurs centraux) destinée aux muscles et nécessaire à une action coordonnée. Prendre une tasse de café, par exemple, et l'approcher de ses lèvres exige la coordination de millions de fibres musculaires. Deux possibilités d'organisation des séquences motrices sont envisageables. Dans le premier cas, plusieurs engrammes seraient mobilisés dans un enchaînement sériel où la réalisation de chacun d'entre eux dépendrait de la réalisation de celui qui le précède. La deuxième possibilité suppose l'envoi de toutes les commandes simultanément, en parallèle; il existerait au-dessus un engramme qui contiendrait l'image du mouvement à réaliser et qui dirigerait et guiderait l'exécution du mouvement (Figure 12).

D'après Bernstein (1967), une formule exacte des mouvements ou leurs engrammes doit exister dans le système nerveux central. Pour lui la preuve de son existence réside dans la présence de mouvements habituels ou automatiques. L'engramme représente le mouvement lui-même et non pas les commandes nerveuses. Ainsi, la prise en compte du contexte est faite par les sous-programmes au niveau central. Les problèmes posés pour la gestion des nombreux degrés de liberté (voir plus bas) d'un mouvement complexe, trouveraient leur solution par le fait que tous les détails d'organisation ne seraient pas codés par le programme, mais que les commandes motrices subiraient l'action des afférences sensorielles, limitant le nombre de paramètres à contrôler. Le programme moteur implique la mise en jeu de synergies au niveau d'exécution.



**Figure 12.** Dans le premier cas, plusieurs engrammes seraient mobilisés dans un enchaînement sériel où la réalisation de chacun dépendrait de la réalisation de celui qui le précède. La deuxième possibilité suppose l'envoi de toutes les commandes simultanément, en parallèle; il existerait au-dessus un engramme qui contiendrait l'image du mouvement à réaliser (A) et qui dirigerait et guiderait l'exécution du mouvement. (D'après Bernstein, 1967).

Par exemple, nous pouvons considérer qu'une action puisse être conçue en termes de segments majeurs, comme le transport et la saisie, qui à leur tour seraient chacun organisés en mouvements plus simples: pour prendre un verre, il faut étendre le bras, ouvrir la main et le saisir. Néanmoins, les différentes composantes de l'action ne se présentent pas sous la forme

d'une démarche séquentielle où chaque action attend la fin de la précédente. La main s'ouvre bien avant que l'objet ne soit pris (Jeannerod et Biguer, 1982).

Keele (1968) a considéré le programme moteur comme une série de commandes musculaires structurée avant le début d'une séquence motrice qui permet au mouvement de se dérouler de manière plus au moins satisfaisante indépendamment des boucles de rétroactions périphériques (Keele 1981).

### **I-2-3-2-1) Degrés de liberté**

Le nombre de degrés de liberté (Bernstein, 1967) d'une articulation est représenté par le nombre de rotations indépendantes qu'elle permet. Les articulations mobiles du corps humain sont capables de mouvements de rotation autour d'un ou plusieurs axes. Par exemple, l'épaule possède trois axes de rotation (flexion/extension, abduction/adduction, rotation axiale) et le coude dispose de deux axes (flexion/extension, pronation/supination), ainsi que le poignet (flexion/extension, abduction/adduction). Le nombre total de degrés de liberté du système est égal à la somme des degrés de liberté de chacune des articulations (Craig, 1955). Par exemple, si l'on fait abstraction des doigts, le nombre de degrés de liberté du membre supérieur est égal à 7.

Lorsque le membre supérieur est confronté à la préhension d'un objet, trois situations peuvent se présenter:

- le nombre de degrés de liberté disponible est inférieur au nombre requis pour réaliser la tâche. Le système est sous-déterminé, et le problème n'admet pas de solution.
- le nombre de degrés de liberté disponible est égal au nombre requis. Le système est déterminé, et le problème admet une solution unique.
- le nombre de degrés de liberté disponible est supérieur au nombre requis. Le système est redondant et le problème admet un répertoire presque infini de solutions.

La chaîne articulaire est en général redondante pour un mouvement de préhension donné vers un corps rigide. Cette ample gamme de possibilités devient un avantage dans la vie courante par exemple, pour surmonter un obstacle placé devant l'objet à prendre ou pour adapter la prise à un changement inattendu de sa disposition spatiale. Pourquoi une saisie adaptative à la tâche est-elle choisie parmi d'autres?

C'est en essayant de répondre à cette question que se sont développés plusieurs modèles théoriques qui tentent de détailler le contrôle moteur dans ses mécanismes. Le but de cette thèse n'est pas de passer en revue tout ce qui a été fait sur le sujet de façon exhaustive,

mais de guider le lecteur au travers des questions que nous nous sommes posées afin d'avancer dans la compréhension des mécanismes intimes de l'activité motrice. Parmi ces modèles nous évoquerons les suivants:

### **I-2-3-2-2) Introduction de contraintes**

Soechting (1989) suggère que pour établir une commande motrice adéquate le système moteur doit surmonter quatre indéterminations principales en fonction de la tâche:

- spatiale (une infinité de trajectoires permet de relier deux points de l'espace).
- cinématique (à chaque position de la main correspondent une infinité de postures).
- musculaire (un même mouvement articulaire peut être obtenu à partir de la contraction de différents groupes musculaires).
- dynamique (pour un déplacement articulaire donné, les couples de forces appliqués varient en fonction des niveaux de raideur musculaire).

Pour gérer efficacement les différents niveaux d'indétermination, le système moteur réduit la redondance articulaire par l'introduction d'un certain nombre de contraintes qui diminue le nombre de degrés de liberté (Bernstein, 1967). Plusieurs contraintes ont été évoquées. Selon Bernstein et ses disciples (Kugler et al., 1980; Turvey, 1990) le nombre de degrés de liberté du corps devrait être moins important que ce que laisse supposer la nature anatomique des effecteurs (limitantes biomécaniques, couplages et synergies musculaires et articulaires).

### **I-2-3-2-3) Le contrôle optimal**

D'autres modèles proposent le coût à minimiser du mouvement (Rosenbaum et al., 1996). Une cible visuelle peut être atteinte d'une infinité de manières. On peut modifier la trajectoire du mouvement, le nombre et la raideur des groupes musculaires recrutés ainsi que la posture finale du bras. Si chacune de ces actions est équivalente du point de vue de son effet, toutes diffèrent par leur coût énergétique. Une hypothèse consiste à considérer que le système nerveux fonctionne à l'économie et qu'il programme le mouvement selon le principe de moindre coût (contrôle optimal). La théorie du contrôle optimal fut d'abord appliquée à l'étude des mouvements monoarticulaires. Diverses variables visant à la minimisation de l'accélération, de l'énergie dépensée, ou de l'impulsion initiale, furent étudiées par Nelson (1983).

#### **I-2-3-2-4) La théorie modulaire**

Il peut encore s'agir de processus de segmentation fonctionnelle du mouvement (Arbib 1981, Jeannerod 1981). Cette théorie modulaire, sur laquelle reposent les travaux présentés ci-après est celle des canaux visuo-moteurs et sera décrite plus en détail.

#### **I-2-3-3) Mise en évidence de programmes moteurs**

L'existence de programmes moteurs pilotant le déroulement de l'action, a été démontrée dans le cadre de capacités motrices complexes impliquant la mise en jeu de séquences gestuelles. Certains comportements d'anticipation observés lors de ce type de tâche ne peuvent être expliqués que par l'existence d'une représentation de l'enchaînement gestuel, préalablement au déclenchement de l'action. Grâce à Gentner et al. (1980) on a ainsi pu mettre en évidence lors de la saisie de l'expression "an epic" sur un clavier d'ordinateur, que le mouvement de frappe relatif à la lettre "i" était parfois déclenché avant celui relatif à la lettre "e", sans pour autant que l'ordre final des lettres soit inversé. De même, Shaffer (1976) a pu montrer pour une tâche similaire que le temps de réaction du mouvement dirigé vers la première lettre dépendait des lettres suivantes. En outre, plusieurs auteurs ont pu établir que le temps de réaction dépendait de la complexité de la séquence motrice (Henry et Rogers 1960). Comme nous l'avons également vu, Johansson et Westling (Johansson et Westling 1984, Westling et Johansson 1984) ont pu montrer, pendant des mouvements de préhension, que les caractéristiques du geste étaient largement modifiées lorsque le poids ou la rugosité de l'objet à saisir changeaient. Marteniuk et al. (1987) montrent l'existence de variations de la cinématique du geste lorsque la consigne relative au devenir de l'objet était modifiée. Ces résultats indiquent que les mouvements visuellement guidés sont, au moins en partie, contrôlés de manière proactive.

La mise en évidence de mouvements dont la durée pourrait être inférieure au délai d'intervention des boucles d'asservissement visuelles et/ou proprioceptives, est un argument de poids en faveur de l'existence d'une programmation centrale du mouvement. La latence minimum d'intervention des boucles de rétrocontrôle sensorielle a pu être estimée aux alentours de 100 ms (voir Paillard, 1995). Ce résultat suggère que les 100 premières millisecondes du mouvement soient sous contrôle central. Il indique par ailleurs que les gestes dont la durée est égale ou inférieure à 100 ms ne peuvent être sous la dépendance de boucles périphériques de servo-assistance.

Un moyen de tester l'influence des mécanismes d'assistance périphérique sur l'initiation et le guidage du mouvement consiste à les rendre inopérants; soit en plongeant les sujets dans le noir, soit en étudiant des sujets désafférentés à la suite d'une lésion ou lors d'une anesthésie. Ces études ont permis de montrer que même si la capacité d'agir sur l'environnement était massivement altérée lorsqu'un sujet ne pouvait ni voir ni sentir sa main, la réalisation de mouvements relativement précis restait néanmoins possible (Taub et Berman, 1968; Polit et Bizzi, 1979; Kelso et Holt, 1980; Day et Marsden, 1982; Rothwell et al., 1982; Bizzi et al., 1984; Sanes, 1985; Ghez et al., 1990; Gordon et al., 1995). Bien que démonstratif de l'existence d'une organisation prédéterminée de l'action, le résultat précédant ne va pas sans une certaine ambiguïté. Si l'on admet que le système moteur utilise le paramètre de position initiale de la main pour planifier le geste (Bock et Eckmiller, 1986; Gordon et al., 1994), il apparaît que la privation de toute afférence sensorielle perturbe non seulement les mécanismes rétroactifs, mais aussi les processus de planification. Dès lors, il devient difficile de définir la part respective des facteurs centraux et périphériques dans les altérations motrices observées lorsqu'un sujet ne peut ni voir ni sentir sa main (les expériences de désafférentation pourraient aboutir à une surestimation du rôle des boucles de rétroaction périphériques). Pour lever cette incertitude, Ghez et al. (1990, 1995) soumièrent des patients désafférentés à une condition durant laquelle un contrôle visuel de la position de l'effecteur final était autorisé avant le déclenchement du geste. Ils observèrent, par rapport à la situation noir complet, une régression considérable des déficits moteurs (voir aussi Prablanc et al., 1979). Ce résultat validait les observations de Taub et Berman (1968) qui rapportèrent, chez des singes désafférentés présentant une activité motrice quasi-normale, l'existence de stratégies particulières permettant aux animaux de localiser la position de leur main avant le début du geste (les singes amenaient par exemple leur main en contact avec une zone corporelle non désafférentée, telle que le tronc).

Il apparaît que si les boucles d'assistance périphériques contribuent à la précision du geste, leur suppression n'exclut pas la possibilité de produire des mouvements coordonnés. En effet, les signaux de feed-back visuel semblent de peu d'importance durant le mouvement en soi du fait que les patrons de formation de la pince et la composante de coordination de l'atteinte et de saisie sont correctement réalisés dans des situations où la main reste invisible au sujet. De la même façon, la taille de l'ouverture maximale de la pince est corrélée avec la taille de l'objet en l'absence de feed-back visuel de la main (Jeannerod, 1984). Cela ne veut pas dire que la représentation correcte des propriétés d'un objet ne doive pas être calibrée et mise à jour par des influx venant de la rétine centrale (voir plus bas). Les mouvements de

préhension dirigés vers un objet présenté dans le champ visuel périphérique ne sont pas seulement plus lents et moins précis, mais la formation de la pince est incomplète et les doigts ne se forment pas correctement (Sivak et MacKenzie, 1992). De la même façon, la saisie d'objets visibles mémorisés met en jeu une ouverture de pince plus ample que la saisie directe d'objets visibles (Wing et al., 1986).

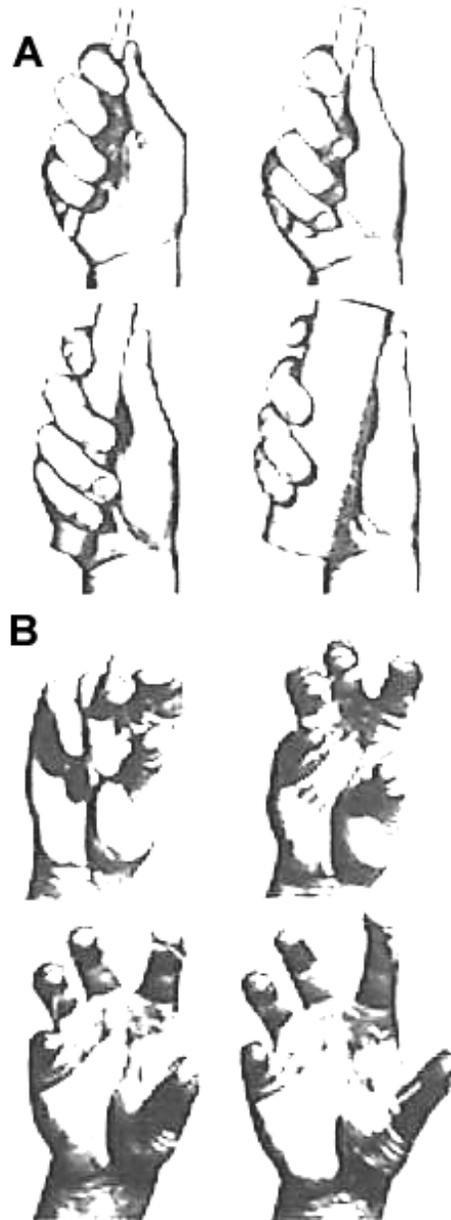
#### **I-2-3-4) Type de pince**

La main y compris le poignet est une structure complexe: trente neuf muscles peuvent produire les mouvements de vingt-sept os. Plusieurs muscles, par exemple les longs fléchisseurs, contrôlent plus d'une articulation (MacKenzie et Iberall, 1994). En conséquence ils peuvent participer à une ample variété d'actions qui dépasse les degrés de liberté normalement requis pour prendre un objet.

En utilisant la stabilité de la prise comme condition première au soutien d'un objet, Napier (1956) considéra que les mouvements de préhension humains peuvent être décrits selon deux patrons moteurs principaux: pince de précision et pince de puissance. Les patrons de la précision et de la puissance de la pince peuvent être utilisés alternativement ou simultanément pour presque tous les objets. La pince de puissance consiste à prendre les objets entre les doigts et la paume de la main. La pince de précision correspond à une saisie du bout des doigts (Figure 13).

L'importance du contexte sur le mouvement de préhension a été soulignée par les travaux de Marteniuk et al. (1987). Le patron de la pince n'est pas uniquement déterminé par la taille de l'objet. L'activité recherchée se trouve être le déterminant principal du type de prise pour chaque action donnée. Par exemple une baguette peut être soutenue avec une prise de précision, comme lors de l'écriture, ou une prise de puissance, comme pour marteler. Le type d'opposition choisi peut varier en cours de mouvement, sous l'influence de contraintes. Parfois on peut observer la combinaison des deux types différents de saisie selon les nécessités de la tâche (Figure 14).

Les deux prises diffèrent anatomiquement par les positions relatives du pouce et des autres doigts. La prise de précision est principalement caractérisée par l'opposition du pouce à l'un ou plusieurs des autres doigts.

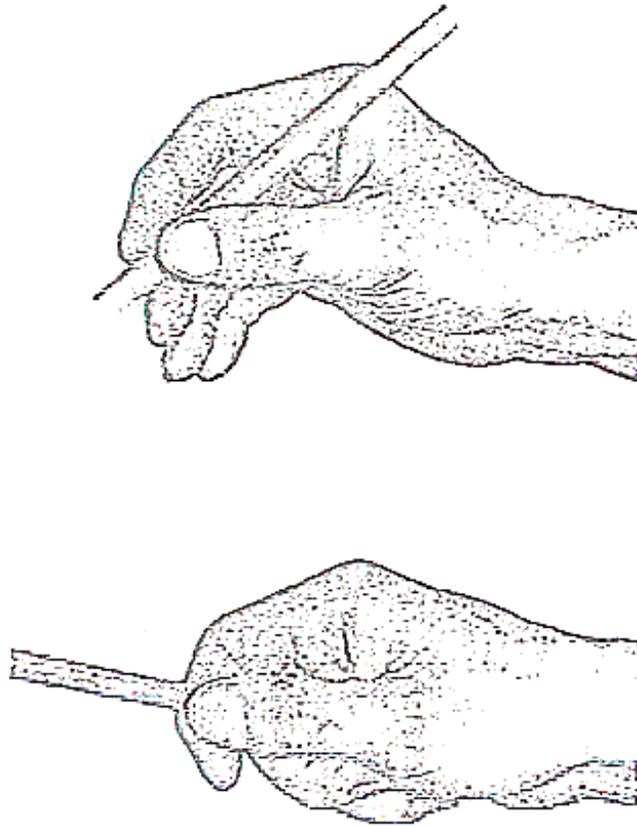


**Figure 13.** A) Pince de puissance et B) Pince de précision. (D'après Napier, 1956).

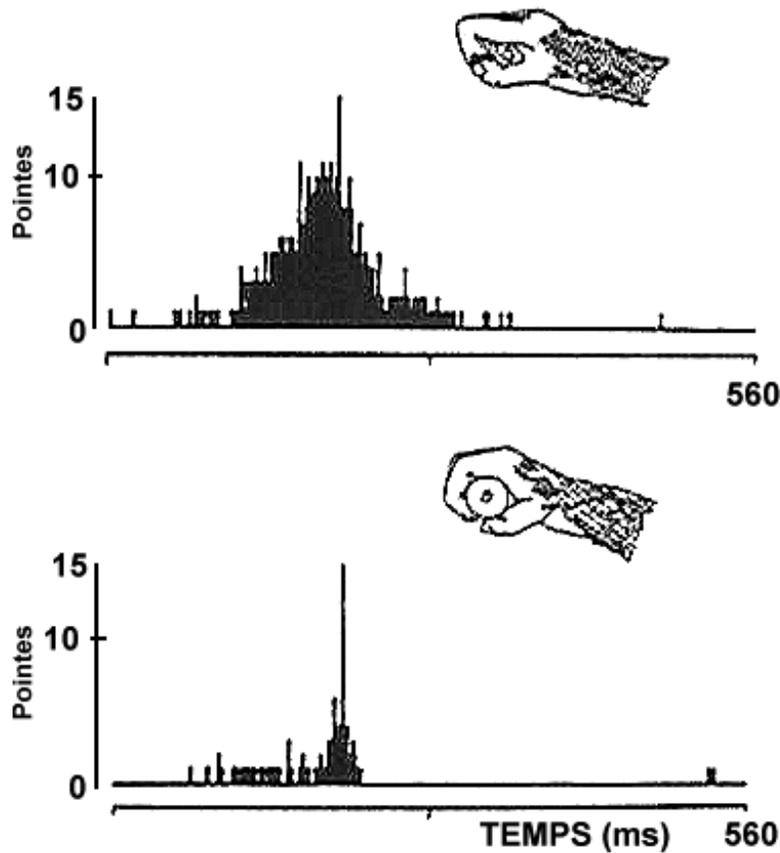
L'opposition signifie que le pouce se trouve en abduction et rotation par rapport aux articulations métacarpo-phalangiennes et carpo-métacarpiennes, de façon à ce que la surface de la pulpe du pouce soit diamétralement opposée à celle des autres doigts. Durant la prise de puissance, les doigts sont fléchis pour former un crochet avec la paume, le pouce est en adduction par rapport aux deux articulations et il n'y a pas d'opposition entre le pouce et les autres doigts (Napier, 1955).

Il peut être montré qu'un neurone corticospinal du singe, par exemple, qui peut décharger durant une pince de précision ne déchargera pas durant un mouvement d'une pince de puissance, en dépit du fait que les mêmes muscles soient impliqués dans les deux cas (Muir et Lemon, 1983; Lemon et al., 1986) (Figure 15).

Les deux types de prises ont différents degrés d'implication dans l'action de manipulation. Cette catégorisation permet de simplifier l'étude des mouvements complexes des doigts en limitant le nombre de configurations possible.



**Figure 14.** Une baguette peut être soutenue avec une prise de précision, comme lors de l'écriture, ou une prise de puissance, comme pour marteler (D'après Napier, 1956).



**Figure 15.** Spécificité des neurones durant la saisie. Sur l'image supérieure, l'animal réalise une pince de précision (petit objet), les deux neurones analysés déchargent préférentiellement dans cette circonstance. La figure inférieure montre sa faible activité lors d'une prise de force. (modifié de Rizzolatti et al. 1988).

### I-2-3-5) Axe d'opposition

L'axe d'opposition ou espace d'opposition, si plus de deux doigts sont impliqués, est l'axe par lequel se transmettent les forces nécessaires pour prendre et soulever l'objet (Napier, 1955; Iberall et al., 1986).

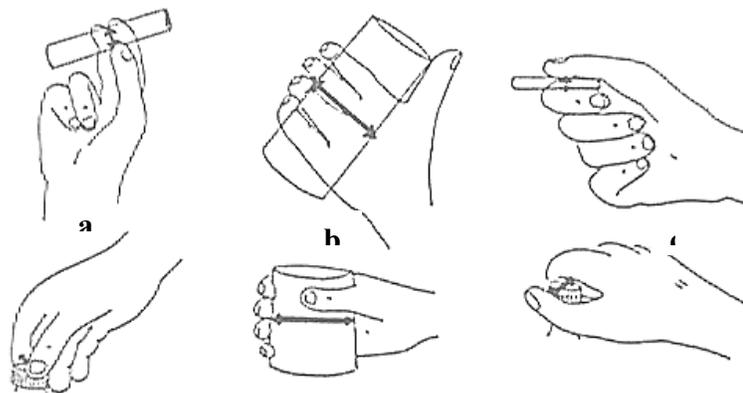
La définition est très stricte: un axe d'opposition qui ne passerait pas par le centre de l'objet serait inefficace car celui-ci glisserait et tomberait. Les contraintes imposées par la tâche font que seulement une partie des surfaces de la main et de l'objet vont interagir entre elles. Toute force statique ou dynamique appliquée à une partie de l'objet doit être

contrecarrée par une force opposée, de même intensité, selon un axe. Si les différentes forces qui s'opposent ne sont pas exactement dirigées selon cet axe, des mouvements parasites de l'objet apparaîtront, pouvant nuire à la stabilité de la saisie.

Iberall et al. (1986) définissent trois types d'oppositions (Figure 16). Le premier est l'opposition de pulpe: les objets sont pris entre la pulpe des doigts et sont maintenus parallèles à la paume de la main. Saisir ainsi les objets permet une grande précision. Le deuxième est l'opposition de paume: dans ce cas un ou plusieurs doigts appuient l'objet contre la paume de la main. On dispose alors d'une prise ayant une grande stabilité, et d'un espace d'opposition correspondant à des surfaces de contact entre l'objet et la main très importantes. Le troisième type d'opposition est l'opposition de côté, où la face interne du pouce et le côté de l'index sont utilisés. Ce dernier peut être soutenu par les autres doigts placés en dessous. L'objet est alors placé dans l'axe pronation-supination, axe permettant à la pince de garder toute sa vigueur lors des mouvements du poignet.

Le choix de l'un des types d'opposition est fait en fonction des caractéristiques de l'objet et de son utilisation future. La préparation des oppositions prend place pendant la formation anticipée de la pince qui va définir l'espace d'interaction entre l'objet et la main.

Le type de pince qui est formé par la main en contact avec l'objet représente la fin d'une séquence motrice qui débute bien avant l'action de saisir en elle-même. Les doigts commencent à modifier leur forme durant le transport de la main vers la position de l'objet. Ce processus de formation de la pince est très important à prendre en compte, car il montre dynamiquement comment la position statique de la main est finalement acquise. Des études non systématiques de cet aspect de préhension semblent avoir été faites jusqu'à l'étude du



**Figure 16.** Trois types d'oppositions. a) L'opposition de pulpe. b) L'opposition de paume. c) L'opposition de côté. (D'après Iberall et al., 1986).

du film réalisé par Jeannerod (1981). Préformer implique une ouverture progressive de la pince avec extension des doigts, suivie de sa fermeture jusqu'à ce qu'elle coïncide avec la taille de l'objet. Le temps pendant lequel la taille de la pince est la plus grande (taille maximale de la pince) est un point de repère clairement identifiable représentant 60% à 70% de la durée du mouvement d'atteinte, et se produisant donc bien avant que les doigts ne viennent au contact de l'objet (Jeannerod, 1981, 1984; Wing et al., 1986; Wallace et Weeks, 1988) (Figures 18 et 19A).

Une explication à ce patron ouverture-fermeture biphasique repose sur la géométrie du pouce et de l'index. Du fait que l'index est plus long que le pouce, la pince des doigts doit s'ouvrir de façon plus importante que ne le requiert la taille de l'objet, de façon à ce que l'index puisse tourner autour de l'objet et atteindre l'orientation adéquate de la pince. Le mouvement de l'index contribue largement à la formation de la pince, alors que la position du pouce tend à rester invariable par rapport au poignet (Wing et Fraser, 1983).

L'ouverture supplémentaire durant la préformation pourrait également représenter une marge de sécurité pour compenser les effets de la variabilité de l'atteinte. Ainsi, la taille maximale de la pince tend à devenir plus importante que ce qui est requis par la taille de l'objet dans un certain nombre de conditions où la variabilité de l'atteinte tend à augmenter (par exemple mouvements dirigés vers une cible située à la périphérie du champ visuel).

Le patron de formation de la pince ne devrait pas être réduit à des facteurs biomécaniques. Le patron des mouvements des doigts qui surgit avant et durant la prise reflète l'activité de mécanismes d'ordre visuo-moteur supérieur afin de détecter la forme de l'objet et générer des commandes motrices appropriées. Ceci est démontré par le fait que l'amplitude de l'ouverture de la pince durant la formation de celle-ci varie avec la forme des objets (Jeannerod, 1984; Wing et al., 1986; Wallace et Weeks, 1988). Marteniuk et al. (1990) trouvèrent qu'une augmentation de 1 cm dans la taille de l'objet faisait augmenter la taille de la pince de 0,77 cm. Ainsi, le problème pour le système moteur de la main est de construire un espace d'opposition qui prendrait en compte la forme de l'objet et la biomécanique de la main (Arbib, 1985; Iberall et al., 1986; Iberall et Arbib, 1990).

Stelmach et al. (1994), montrent que différentes positions d'un même objet dans l'espace de travail peuvent produire différents types de pinces ou différentes positions des doigts sur l'objet. Ceci suggère l'existence d'un ordre supérieur de mécanismes de coordination qui couple les différentes composantes de la préhension. Ces observations essaient de montrer que les mouvements et positions de la main durant un comportement orienté vers l'objet sont en grande partie déterminés à un niveau du système où se forment les représentations de l'objet.

### I-2-3-6) Les doigts virtuels

Arbib et al. (1985) définissent le concept de doigt virtuel. Il s'agit d'une conception fonctionnelle de la pince dans son ensemble. Lors de la saisie d'une chope, par exemple, un ou plusieurs doigts sont passés dans l'anse, alors que le pouce se referme au-dessus. Le choix du nombre de doigts utilisés, qui auront la même fonction, dépend de la taille de l'anse et du poids évalué de l'objet. Le nombre d'éléments réels qui composent le doigt virtuel est déterminé par l'interaction entre le système et l'objet (Figure 17). Les schémas moteurs (voir après) sont réalisés par des unités de saisie spécifiques (le doigt virtuel). Dans une pince de précision avec opposition des pulpes, par exemple le pouce est un doigt virtuel (VF1), le(s) doigt(s) qui s'oppose(ent) au pouce est (sont) un deuxième (VF2), et le(s) doigt(s) inutilisé(s) un troisième (VF3). En saisissant un objet de petite taille, VF2 sera composé de l'index uniquement, alors que pour une prise à pleine main, avec opposition de la paume, VF1 sera la paume et VF2 inclura habituellement les quatre doigts autres que le pouce.



**Figure 17.** Lors de la saisie d'une chope un ou plusieurs doigts sont passés dans l'anse, alors que le pouce se referme au-dessus. Le choix du nombre de doigts utilisés, qui auront la même fonction, dépend de la taille de l'anse et du poids évalué de l'objet. C'est de cette observation que naît l'idée de doigt virtuel correspondant au segment qui va être placé à l'intérieur de l'anse. Le nombre d'éléments réels qui compose le doigt virtuel est déterminé par l'interaction entre le système et l'objet. On conçoit aisément l'intérêt d'un tel concept dans la recherche de l'économie de paramètres à contrôler. Le programme de contrôle coordonné sélectionne le nombre de doigts virtuels nécessaires à la réalisation du but, dont la taille (le nombre de segments réels qui les composent) est définie par les caractéristiques de l'objet.

## II. La préhension dynamique: l'analyse cinématique de la préhension

### II-1) Concept de variables de contrôle

Une variable de contrôle est un paramètre directement contrôlé par le système nerveux. Par exemple, si le système nerveux central induit des déplacements rectilignes dans l'espace cartésien, on dira que la trajectoire de l'effecteur final constitue une variable de contrôle. A l'inverse si on pense que la posture finale à atteindre est fondamentale, la condition de variable de contrôle sera attribuée, par exemple, à l'axe d'opposition, et la trajectoire cartésienne deviendra une variable dépendante.

### II-2) Loi de Fitts

A partir des travaux de Woodworth (1899), diverses recherches ont contribué à signaler les conséquences de contraintes spatio-temporelles sur le mouvement. Les travaux de Fitts (1954) concernent l'influence de la précision sur les caractéristiques cinématiques des mouvements. Dans sa première expérience Fitts demande aux sujets de taper avec un stylet entre deux zones cibles de dimension et de distance de séparation variables. Dans la deuxième, la tâche consiste à transférer des disques empilés d'un support vers un autre, en changeant la taille des disques et la distance entre les tiges. Enfin, la troisième tâche consiste à transférer de petits cylindres situés dans des puits, en changeant la taille des cylindres et la distance entre les puits.

Fitts analyse les données en définissant deux paramètres, l'indice de difficulté ( $I_d$ ) et l'indice de performance ( $I_p$ ). Il donne la formule de calcul pour chacun d'eux:

$$I_d = -\log_2 (W_s/2A)$$

( $W_s$  est la tolérance,  $A$  l'amplitude du mouvement en pouces,  $I_d$  est exprimé en bits par réponse),

$$I_p = I_d/MT$$

( $MT$  est le temps de mouvement),

En postulant que  $I_p$  reste constant, cette loi prédit que le temps de mouvement

précision (inférée à partir du diamètre de la cible  $W$ ) demandée par la tâche augmentent. Toute complexification de la tâche implique une augmentation du nombre de données à prendre en compte par le sujet et donc un allongement de  $MT$  qui seul autorise le traitement des informations réafférentes. L'augmentation concomitante de  $MT$  et  $Id$  reflète la capacité limitée du canal de traitement de l'information.

$$MT = a + b \log_2 \cdot (2A/W) \text{ où } a \text{ et } b \text{ sont des constantes.}$$

De nombreux travaux ont par la suite tenté d'améliorer ces équations. Néanmoins, peu d'informations supplémentaires ont été obtenues concernant la dépendance du temps de mouvement vis-à-vis de la précision de la tâche (Schmidt et al., 1979).

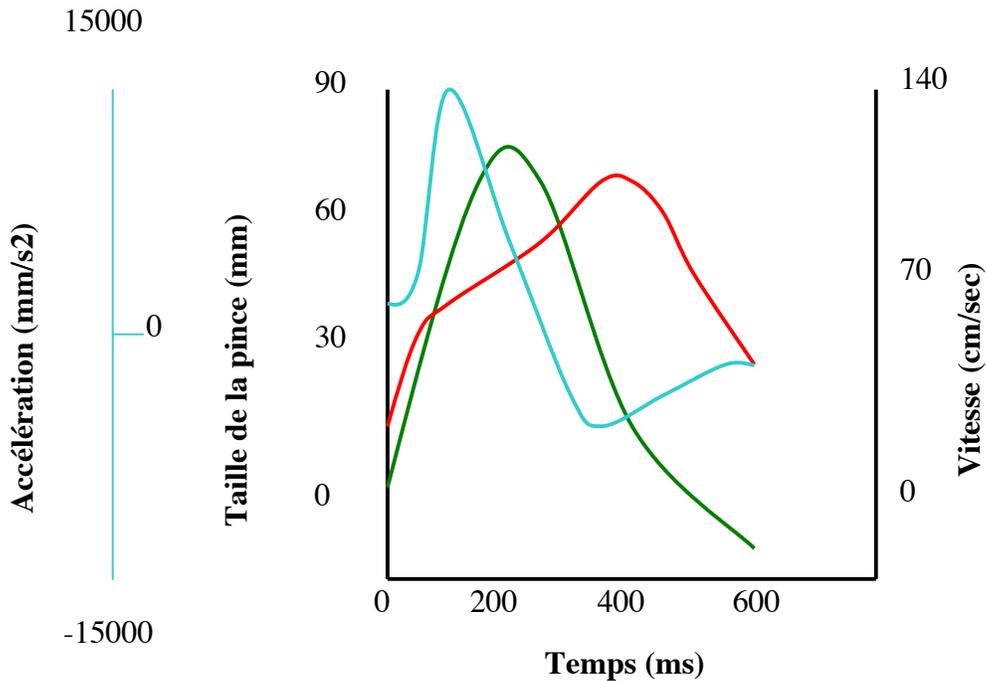
Diverses interprétations ont été proposées pour rendre compte de l'ensemble des relations liant la vitesse du mouvement aux contraintes de précision imposées par la tâche (voir Plamondon et Alimi, 1997). Schmidt (1979) propose la théorie de variabilité de l'impulsion motrice, suggérant que la variabilité terminale des mouvements est liée à sa précision. Cela implique que la variabilité produite par le système musculaire pourrait expliquer la relation entre la taille de la cible (variabilité de la position finale du mouvement), l'amplitude et la durée du mouvement. Dans ce contexte, le mouvement est préprogrammé, c'est-à-dire que l'ensemble de la séquence motrice est défini avant le début de son exécution. Ensuite, la vitesse est proportionnelle à l'impulsion de la force. La précision effective du mouvement est en relation avec la précision de la force développée. Finalement, la variabilité de la force est proportionnelle à la force développée. Il en résulte que la variabilité de l'amplitude de l'impulsion augmente à mesure que sa durée diminue. Les relations entre l'impulsion de force et le temps de mouvement montrent que sa diminution a deux effets opposés. La variabilité de l'amplitude de l'impulsion (inversement proportionnelle au carré du temps de mouvement) augmente, et sa durée diminue (elle est proportionnelle au temps de mouvement). Combinant les deux effets, Schmidt obtient une variabilité de l'impulsion proportionnelle à l'inverse du temps de mouvement. Par conséquent, le modèle prédit que la variabilité du mouvement est proportionnelle à son amplitude divisée par le temps de mouvement. Ceci implique que plus le mouvement est rapide et/ou son amplitude est grande, plus la variabilité est importante, c'est-à-dire plus la précision finale est faible.

Un certain nombre d'expériences suggère que la distribution représentative de la variabilité globale du premier sous-mouvement correctif présente une sous-estimation de la position spatiale de la cible ("undershoot") (Annett et al., 1958; Arbib et al., 1985; Milner

1992). Soechting (1984) a constaté lors d'une tâche de pointage effectuée vers des cibles situées dans un plan fronto-parallèle que l'accroissement des contraintes de précision se traduisait par un premier sous-mouvement dirigé vers une cible virtuelle située 2 à 3 cm en avant de la cible réelle. Cet "undershoot" pourrait être délibérément programmé pour optimiser la phase de correction, en évitant toute inversion des patrons gestuels (Barrett et Glencross, 1989).

### **II-3) Principe du découpage du mouvement en phases**

La majeure partie des travaux montre l'existence d'un allongement global du temps de mouvement lorsque sont augmentées les contraintes de précision de la tâche. Un certain nombre d'études semblent indiquer que cet allongement pourrait avoir pour origine principale une prolongation du temps de décélération. Ainsi, les gestes requérant une grande précision présentent un profil de vitesse fortement asymétrique (Soechting, 1984; MacKenzie et al., 1987; Marteniuk et al., 1987). Cette asymétrie s'avère d'autant plus marquée que la précision requise est importante (Milner et Ijaz, 1990). A l'inverse, les mouvements rapides ou spatialement imprécis se caractérisent par des profils de vitesse symétriques (Morasso, 1981). Dans ces circonstances, (lors de la diminution de taille de la cible), on peut observer l'augmentation du temps du mouvement qui pourrait être liée aussi, dans une certaine mesure, à un allongement de la phase d'accélération. Ces ajustements pourraient d'après Milner et Ijaz (1990) s'expliquer par l'existence de forces inertielles dont l'amplitude ne devrait jamais être trop importante à l'approche de la cible, lorsque des mouvements correctifs sont nécessaires. Il apparaît que l'allongement du temps de mouvement lié à une complexification de la tâche se répartit inégalement tout au long du profil de vitesse. Néanmoins, il convient de noter que la phase initiale du geste se présente, malgré les modifications quantitatives dont elle est l'objet, comme qualitativement stéréotypée. Annett et al. (1958) utilisent une tâche dans laquelle le sujet doit prendre un disque métallique sur un support, puis le transporter sur une courte distance afin de le placer dans une ouverture de diamètre variable. Quatre conditions de difficulté décroissante sont testées. Deux types d'enregistrements sont faits, un par l'étude du temps entre des contacts ou des ruptures de contacts électriques, et l'autre par cinématographie. L'analyse par film montre l'existence de deux phases pendant le déplacement

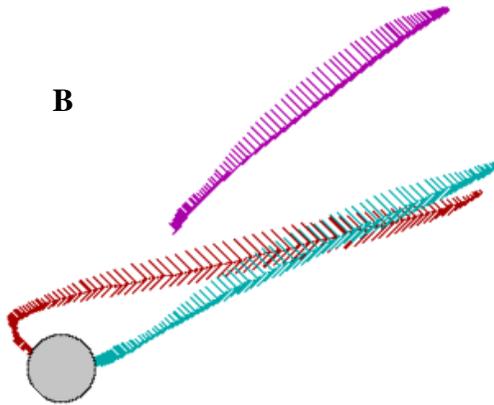


**Figure 18. Cinématique de la préhension.** La vitesse du poignet et l'amplitude de la pince sont calculées en fonction de la durée d'un mouvement normal pour un objet situé à 30 cm du sujet et à 20° à droite de l'axe corporel. La composante de transport se caractérise par un profil de vitesse asymétrique avec un seul pic. Quand la distance de la cible augmente, la vitesse maximale est plus importante. Lors de la phase de décélération, la vitesse diminue rapidement (pic de décélération) pour ensuite diminuer plus doucement ou parfois augmenter de nouveau. Le pic de décélération se produit entre 70% et 80% de la durée totale du mouvement. L'ouverture des doigts est supérieure à la taille réelle de l'objet. Le pic maximal d'ouverture se produit entre 100 et 120 ms après le pic de vitesse du poignet, coïncidant avec le pic de décélération. Les tracés montrent la taille de la pince (grip, en rouge, échelle en mm), la vitesse tangentielle (en vert, échelle en mm/sec) et l'accélération (en bleu, échelle en mm/s<sup>2</sup>). Noter l'écartement progressif de l'index et le pouce (en rouge) en fonction du temps (en vert) jusqu'à un maximum, puis la refermeture autour de l'objet. Voir Figure 19. (D'après Jeannerod 1981; 1984; 1986).

A



B



**Figure 19. A)** Le geste de saisie d'un objet se décompose en deux phases: transport de la main à proximité de l'objet et une phase de formation de la pince. L'ouverture entre le pouce et l'index montre une ouverture maximale qui se situe aux 3/4 de la composante de transport. Puis une phase de fermeture de la pince s'amorce pour s'ajuster à la taille de l'objet en fin de mouvement. **B)** Analyse du même mouvement avec un analyseur de déplacement informatisé. Reconstruction de la trajectoire du poignet (violet), de l'index (rouge) et du pouce (bleu). Les arêtes indiquent la variabilité du mouvement au cours de dix répétitions successives. (D'après Jeannerod, 1981 et Paulignan, 1991).

des disques de leur support vers leur réceptacle. Les auteurs observent un mouvement grossier vers la zone de la cible, puis une phase terminale lente beaucoup plus précise. La première

partie du mouvement a une durée constante (sauf pour la condition la plus facile). Le positionnement de l'objet pour l'introduction dans les ouvertures a une durée qui est variable et d'autant plus longue que les contraintes de précision sont grandes. L'index de difficulté doit être défini séparément pour chacune des phases. Carlton (1980) confirme le principe du découpage du mouvement en phases. Beggs et Howarth (1972) montrent que la courbe de vitesse asymétrique qui correspond à la présence des deux phases se met en place au cours de l'apprentissage du mouvement. Soechting (1984) souligne l'importance de la précision demandée par la tâche sur la présence de plusieurs phases de vitesse dans le mouvement. Il demande aux sujets de pointer sur une cible dont la taille peut varier entre 2,2 et 5 cm de diamètre. Les effets de la précision se font surtout sentir à la fin du mouvement quand la main est près de la cible, où lorsque la tolérance d'erreur diminue, le temps de mouvement peut augmenter de 30%, et il apparaît une phase d'approche à basse vitesse.

Ces observations sont en faveur du concept proposant une première phase de nature balistique, c'est-à-dire dépendante d'un contrôle purement proactif. Cette phase aurait ainsi exclusivement pour but d'amener l'effecteur à proximité de l'objectif pour que puisse se développer une composante d'ajustement terminale destinée à assurer l'acquisition de la cible. Ce modèle de fonctionnement suggère l'existence d'une partition des mouvements en deux composantes, l'une rapide qui permet de couvrir la majeure partie de la distance main-cible, l'autre lente présentant un nombre plus ou moins grand de corrections et qui prend place à proximité de l'objectif (Figures 18 et 19).

## **II-4) Boucles de rétrocontrôle périphérique**

### **II-4-1) Vision périphérique et vision centrale**

Devant la constatation d'une durée de mouvement pouvant être inférieure au délai d'intervention des boucles visuelles ou proprioceptives, il est licite de suggérer l'existence d'une programmation centrale. De nombreux auteurs se sont intéressés à la latence de l'influence des réafférences sur le mouvement (voir Paillard, 1995). Keele et Posner (1968) ont demandé aux sujets de pointer vers des cibles dans un temps de mouvement imposé. Ils comparent alors les essais réalisés avec et sans vision de la main en supprimant aléatoirement

l'éclairage au début du mouvement. Le temps minimum nécessaire à l'établissement de l'influence des réafférences visuelles est estimé comme étant le temps de mouvement le plus court pour lequel le pointage est plus précis quand la lumière reste allumée, la valeur de ce temps se situe entre 190 et 260 ms. Cette latence est en faveur d'hypothèses selon lesquelles une partie au moins du mouvement se fait en boucle ouverte, sans utilisation des informations visuelles.

Durant les vingt dernières années, des travaux utilisant les mêmes protocoles ont montré que ces valeurs comprises entre 190 et 290 ms constituent une surestimation de la latence. Un premier exemple est fourni par Carlton (1981). L'origine de ces travaux découle de l'observation d'un mouvement de pointage qui montre que le sujet ne regarde pas sa main, mais la cible. La fovéalisation de la main est alors tardive suggérant l'impossibilité de mettre en jeu des corrections fines, au moins pendant une partie du mouvement. Ainsi il en découlerait une possibilité d'erreur quant à la mesure du temps nécessaire pour que les afférences visuelles interviennent pour corriger le mouvement. Pour préciser ce problème, Carlton (1981) place devant les sujets une collerette supprimant la vision de la main pour 25, 50, 75 ou 93% du mouvement. Il montre dans un premier temps que supprimer 25 ou 50% de la vision n'affecte pas les temps de mouvement. En couplant ce protocole avec une étude cinématique par cinématographie rapide, il démontre qu'après l'apparition de la main dans le champ visuel, il faut en moyenne 135 ms pour observer les corrections du mouvement.

Une autre illustration se trouve dans les travaux de Zelaznik et al. (1983). Dans sa première expérience, le sujet doit pointer, avec un stylet, sur une cible placée à 10 cm. Le début et la fin de ce mouvement sont déterminés par des interrupteurs. Les auteurs comparent les résultats avec et sans vision de la scène pour des temps de mouvement imposés, et étudient l'effet de la présence, sur le déroulement de l'essai, de l'incertitude sur la disponibilité du contrôle visuel. Les résultats démontrent que connaître la disponibilité future des réafférences visuelles potentialise les différences avec ou sans vision. Le temps minimum nécessaire pour l'intervention de ces afférences serait alors de 100 ms. Elliott et Allard (1985) ont montré aussi une potentialisation dans l'utilisation des boucles de rétrocontrôle visuel, lorsque le sujet savait par avance que le mouvement se déroulerait en situation de boucle fermée. Il semble ainsi que les sujets se préparaient différemment pour les situations "vision" et "non-vision", et que cette préparation facilitait l'utilisation du feed-back visuel.

Cependant, le sujet pourrait ne pas utiliser la vision pour corriger le mouvement, mais comme source d'informations sur le contexte dans lequel il se déroule. La latence d'intervention des boucles de rétrocontrôle visuel dépend pour partie de la capacité du sujet à

détecter l'erreur réalisée (Cordo, 1987; Young et Zelaznik, 1992). Aussitôt, la rapidité de cette détection pourrait conditionner la célérité d'occurrence des sous-mouvements correctifs, et la capacité à utiliser les afférences visuelles pour amender le geste. Une nouvelle expérience confirme cette réflexion. La lumière, quand elle est présente, n'intervient qu'au début du mouvement et cela permet de confirmer le rôle des afférences visuelles sur la précision du mouvement, et ce, pour des durées de 120 ms. Les auteurs ont vérifié la limite inférieure pour laquelle ils n'obtiennent plus de corrections. Ils la trouvent à 70 ms.

Cette hypothèse a été vérifiée par Elliott et Allard (1985) qui mirent en évidence un abaissement du temps de correction visuelle du geste lorsqu'était facilité le processus de décodage de l'erreur par une augmentation artificielle de l'amplitude de cette dernière (avec l'utilisation de lunettes prismatiques). Ce résultat pourrait suggérer une relative sous-estimation des latences des feed-backs visuels dans les conditions type "distorsion" ou "double saut".

Un résultat comparable fut obtenu par Paulignan et al. (1991b). Les sujets, qui avaient pour consigne de saisir un cylindre translucide placé devant eux, réagissaient dans les 100 ms, lorsque la position du cylindre était modifiée latéralement, au départ du mouvement. Des délais similaires furent observés dans le cas de perturbations sagittales (Gentilucci et al., 1992, 150 ms).

Ainsi, l'ensemble de ces travaux suggère qu'il faille environ 100 ms aux réafférences visuelles pour influencer le mouvement en cours, dans les conditions où il se déroule normalement. Cependant de tels résultats doivent être considérés avec précaution dans la mesure où les corrections observées en situation de double saut pourraient relever de mécanismes de rétrocontrôle non seulement visuel, mais aussi proprioceptif ou efférent. Rien ne permet de montrer que la vision de l'effecteur ait été utilisée par les sujets comme base de correction du mouvement (voir Prablanc et Martin 1992). La mise en évidence de boucles de rétrocontrôle visuo-visuel à latence extrêmement courte contredit le postulat selon lequel la phase initiale du geste se comporterait de manière purement balistique. Des latences d'intervention inférieures à 100 ms suggèrent l'existence de corrections visuelles rapides influençant précocement la phase de transport du membre vers la cible (Paillard, 1995) ou l'existence d'une configuration spatiale du membre supérieur préprogrammée.

Carnahan et al. (1993) suggèrent que le délai d'intervention du feed-back visuel soit dépendant de la finalité du mouvement à réaliser. Ces auteurs ont ainsi montré que les corrections réalisées en situation de "double saut" étaient, en valeurs relatives plus précoces pour des mouvements de préhension (modifications de trajectoires antérieures au pic de

vitesse) que pour des mouvements de pointage (modifications de trajectoires postérieures au pic de vitesse). Cette différence aurait pour origine le plus ou moins grand degré de pré-programmation du mouvement. Paulignan et al. (1991a et b) ont mis en évidence, relativement à une tâche de préhension, des latences d'intervention des mécanismes de rétrocontrôle visuel différents selon la modification des caractéristiques positionnelles (100 ms) ou formelles (330 ms) de l'objet. Le traitement des informations réafférentes serait dans ce second cas beaucoup plus long dans la mesure où il nécessiterait la mise en jeu de processus corticaux de reconnaissance et d'identification (Jeannerod et al., 1992). Une explication alternative pourrait renvoyer à l'existence d'une inhibition des voies visuelles périphériques associées aux corrections précoces du mouvement, lorsque la vision centrale est engagée dans l'analyse des caractéristiques formelles d'un stimulus complexe (Von Grünau, 1978; Mountcastle et al., 1981; Paillard et Amblard, 1985).

Un certain nombre d'études a montré que les délais de corrections visuelles du mouvement variaient selon que les erreurs réalisées par le sujet nécessitaient pour leur amendement une simple modulation du patron moteur initial ou un renversement de ce dernier (Megaw, 1974; Georgopoulos et al., 1981; Quinn et Sherwood, 1983; Gielen et al., 1984; Carlton et Carlton, 1987). Cette différence pourrait s'expliquer sur la base de la dissociation conceptuelle proposée par Schmidt (1976, cf. Quinn et Sherwood 1983) entre erreurs de sélection et erreurs d'exécution. Les premières, nécessitant l'implémentation d'un nouveau programme moteur seraient temporellement plus coûteuses que les secondes dont la correction reposerait sur le simple ajustement d'un programme moteur déjà existant.

L'étude des coordinations visuo-manuelles impliquées dans l'atteinte d'une cible fixe a permis de mettre en évidence l'existence d'une activation initiale simultanée des muscles moteurs oculaires et brachiaux (Biguer et al., 1982). En raison de contraintes inertielles plus faibles pour le globe oculaire que pour le bras, ce parallélisme des commandes motrices mène à une organisation temporelle de type séquentielle (Jeannerod et Prablanc, 1978). La capture fovéale de la cible est ainsi réalisée avant, et même dans le cas de fortes excentricités juste après le début du mouvement de la main. Ce résultat implique que la phase initiale rapide de transport du membre vers la cible est réalisée sous contrôle de la vision périphérique, tandis que la phase terminale lente est achevée en vision centrale.

Si tous les auteurs s'accordent à souligner le rôle essentiel du contrôle visuel terminal pour la précision du geste (Conti et Beaubaton, 1976; Carlton, 1981; Cordo, 1987; Meyer et al., 1982), le débat semble beaucoup plus ouvert en ce qui concerne l'éventuelle implication de la vision périphérique au processus de réduction d'erreur. Ainsi Bard et al. (1985),

réenvisagèrent totalement la problématique en postulant une implication particulière de la vision périphérique dans le codage des informations directionnelles. Utilisant un dispositif expérimental permettant de limiter les contraintes du mouvement à cette seule dimension critique, ces auteurs constatèrent dans une série d'expériences une amélioration significative des erreurs directionnelles lorsque le sujet pouvait voir la première moitié de la trajectoire du bras. Dans une autre expérience d'exclusion sélective d'une partie du champ visuel, Bard et al. (1985) montrent que la présence de la seule vision périphérique se traduit par une diminution des erreurs directionnelles, les erreurs en amplitude restant inchangées. Cependant, cette implication de la vision périphérique dans le processus de réduction des erreurs directionnelles ne put être confirmée par Sivak et Mackenzie (1990, 1992). Ces auteurs n'observèrent aucune augmentation des erreurs directionnelles pour des mouvements de préhension en situation d'occlusion de la rétine périphérique.

#### **II-4-2) Informations proprioceptives**

Les expériences de désafférentation ont permis de démontrer que la suppression des informations sensorielles proprioceptives entraînait, en l'absence de toute perturbation efférente, des altérations majeures du comportement moteur (Day et Marsden, 1982). Lorsqu'une vibration est appliquée au tendon distal du biceps brachial durant un geste de pointage impliquant une extension de l'avant-bras, le sujet surestime le degré d'extension du coude et a tendance à pointer en deçà de la cible (Kasai et al., 1992). Ce résultat semble confirmer l'existence d'une comparaison en ligne des positions proprioceptives de l'effecteur et visuelles de l'objectif. La connaissance de la position initiale de la main constitue un pré-requis indispensable à la réalisation de comportements moteurs adaptés: la précision du geste s'améliore significativement lorsque le sujet dispose de deux informations (vision et proprioception) au lieu d'une seule (proprioception) pour localiser l'effecteur avant le début du mouvement (boucle fermée statique; Prablanc et al., 1979).

La saisie ne peut être réduite à ses aspects visuo-moteurs. C'est l'homologue moteur d'une fonction plus large. Durant la prise en main (et la manipulation pour laquelle la saisie est une condition préalable), des signaux venant de la vue et du toucher sont traités pour l'identification de l'objet. La pulpe des doigts a parfois été considérée par certains auteurs, (Sherrington, [1906];1947) comme la "macula" somesthésique. Ainsi la main apporte l'objet à manipuler dans le champ de vision central, de façon à ce que "les plus fins mouvements des doigts puissent être sous le contrôle simultané des centres des maculas visuelle et tactile"

(Phillips, 1985). La vision peut être sujette à des illusions qui viennent de problèmes de taille et de distance (la taille doit être extraite de la distance apparente), ou le problème de la reconstruction en 3D (la troisième dimension visuelle est extraite d'une carte en deux dimensions utilisant des signaux de la perspective).

Le toucher, et en particulier le toucher actif, n'est pas sujet à ces contraintes du fait qu'il implique l'intégration directe de la taille et du volume. De plus, le toucher est indispensable pour percevoir les propriétés d'un objet comme sa dureté, sa compliance, sa texture, sa température, son poids, etc., qui peuvent difficilement être appréciés par la seule vue. C'est une des raisons pour lesquelles l'atteinte et la saisie doivent être fonctionnellement interrelationnées. Atteindre est une condition préalable à la saisie, sa finalité est de transporter les zones spécialisées de la main au contact des objets pour acquérir et utiliser l'information liée à l'objet. Atteindre est donc une simple transition entre le traitement visuel préalable au contact et au traitement somesthésique durant la manipulation.

## **II-5) Manipulation de l'objet**

### **II-5-1) La spécification de la force**

Ce paramètre doit, au moins en partie, être spécifié par avance durant la phase de préformation, de façon à ce qu'une force adaptée soit appliquée sur l'objet en début de prise. Soulever un objet implique une séquence d'événements coordonnés où la force de la pince (pour saisir l'objet) et la force de charge (pour le soulever) varient de façon parallèle. Le ratio de la force de la pince/force de charge doit être supérieur au ratio de glissement, lui-même déterminé par le coefficient de friction entre la peau et la surface de l'objet. Si l'on change le coefficient de friction (en recouvrant l'objet de soie par exemple) on modifie également la force de pince de façon à ce que la force de charge reste invariable et que le ratio force de pince/force de charge augmente quand les forces de frictions diminuent. En revanche, en augmentant le poids de l'objet, on obtient une augmentation de la force de pince et de celle de charge et un ratio force de pince/force de charge inchangée (Johansson et Westling, 1987).

Les contributions respectives des mécanismes anticipatoires et des réflexes d'ajustement de la précision de la pince de force ont été largement étudiées. Il apparaît que les changements adaptatifs de celle-ci sont fortement dépendants de signaux tactiles afférents. La démonstration en est faite par l'adaptation de la pince de force à la disparition de la sensation de friction de la pulpe des doigts obtenue lors d'une anesthésie. La durée de la phase initiale

isométrique du mouvement de soulèvement (phase de pré charge, 100 ms environ), est suffisante pour que les afférences tactiles des récepteurs d'adaptation rapide entrent en jeu, la latence entre le début du glissement et le changement du rapport de force étant de l'ordre de 75 ms. De plus, ces récepteurs d'adaptation rapide sont très sensibles aux signaux de glissement (Westling et Johansson, 1984; Johansson et Westling, 1987). Ces signaux peuvent être utilisés pour mettre à jour les forces initiales basées sur la représentation interne des propriétés de l'objet et pour l'apprentissage sensori-moteur. Il est possible que les signaux liés à la taille de l'objet soient également utilisés pour construire une représentation (voir Johansson et Westling, 1988).

### **II-5-2) Relation cortico-motoneuronale**

Sherrington ([1906], 1947) a noté, dans ses différentes expériences sur la stimulation électrique du cortex moteur chez différentes espèces animales, que plus l'espèce "montait" dans l'échelle phylogénétique, plus les mouvements déclenchés par la stimulation étaient localisés dans une portion réduite de la musculature. C'était uniquement chez les singes que les mouvements limités à un doigt pouvaient être obtenus. Cette propriété reflète le degré de sélectivité des connexions cortico-motoneuronales des primates supérieurs. Néanmoins, des expériences de stimulation peuvent donner une fausse idée de la relation cortico-motoneuronale. A la place, des études récentes suggèrent un large degré de flexibilité de la relation entre le cortex moteur et les muscles distaux. Il peut être montré (comme nous l'avons vu dans la Figure 15) qu'un neurone corticospinal du singe, par exemple, qui peut décharger durant un mouvement donné (une pince de précision par exemple), ne déchargera pas durant un mouvement d'un autre type (une pince de puissance, par exemple), en dépit du fait que les mêmes muscles soient impliqués dans les deux cas (Muir et Lemon, 1983; Lemon et al., 1986). Ce résultat indique qu'un motoneurone donné peut être connecté à plusieurs ensembles de cellules corticales et chaque ensemble est activé en relation avec un certain type de mouvements et non avec la contraction de certains muscles. La conséquence logique de ces découvertes est qu'il existe plusieurs représentations corticales du même muscle, chaque représentation étant mise en jeu en fonction du type de mouvement à réaliser.

Des expériences de micro stimulation du cortex moteur ont en fait montré de larges recouvrements entre les zones corticales contrôlant les motoneurons individuels (Wiesendanger, 1986). L'image de la représentation corticale des mouvements du doigt se complique encore si l'on considère le fait que les cellules pyramidales corticales sont

habituellement connectées à plus d'un motoneurone (jusqu'à deux ou trois, Buys et al., 1986). Cette divergence fut démontrée par le marquage intracellulaire des axones corticospinaux (Shinoda et al., 1981). Des données expérimentales chez des sujets humains confirment également un mode d'organisation des commandes corticales "tâche dépendant", plutôt qu'une organisation somatotopique dans le sens habituel. Des expériences utilisant des stimulations magnétiques transcrâniennes illustrent ce point. La réponse d'un muscle donné de la main (le premier interosseux dorsal par exemple) à un stimulus appliqué au même locus cortical fût testée durant la réalisation de différents types de mouvements. La réponse différait selon que le muscle était contracté isolément ou en association avec d'autres muscles, durant la réalisation par exemple, d'une pince de précision, (Flament et al., 1993). Chaque tâche serait caractérisée par un patron d'activité donné des cellules corticales.

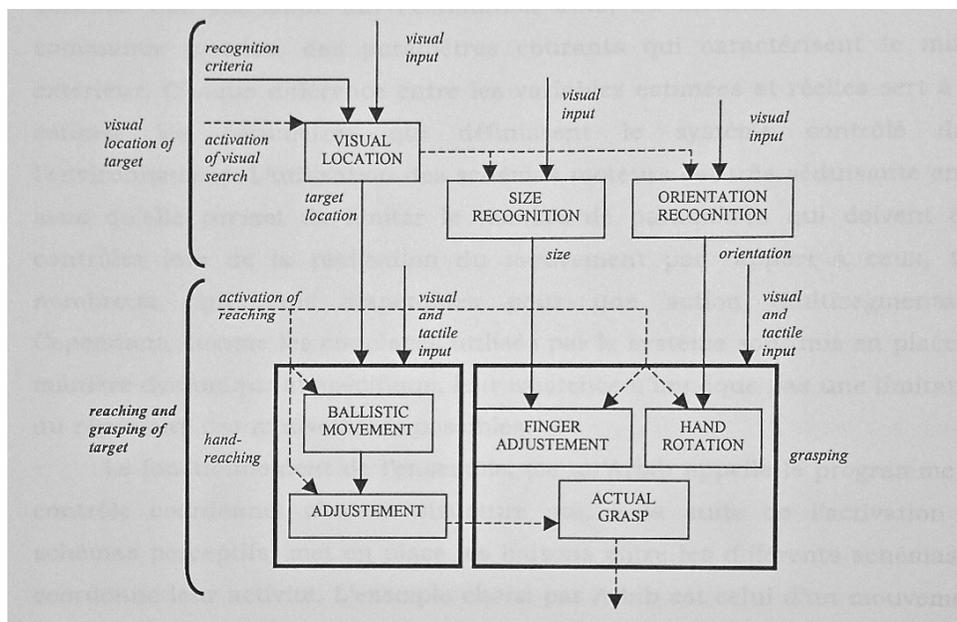
Ces expériences rendent difficile la conception d'un modèle simple pour la production de mouvements indépendants des doigts. Il se pourrait que les mouvements de chaque doigt soient contrôlés par une population spécifique de neurones. Pour obtenir les mouvements combinés de plusieurs doigts, les populations correspondantes seraient activées. Comme alternative, la coordination entre les doigts pourrait être réalisée par un autre type de populations neuronales, contrôlant les muscles de plusieurs doigts. Selon Schieber (1990), ces explications sont probablement fausses, pour la simple raison que les muscles des doigts ne sont en fait pas indépendants les uns des autres (ils sont mécaniquement couplés au niveau de leurs tendons). Ainsi la production de mouvements indépendants de l'un des doigts reposerait sur des mécanismes empêchant l'activation musculaire des autres doigts, de façon à ce que les mouvements du doigt isolé soient extraits des synergies grossières comme ouvrir et fermer la main. Si ce modèle se révélait correct, il faudrait plus de neurones pour produire le mouvement d'un seul doigt que pour produire le mouvement de plusieurs d'entre eux.

### **III. La théorie modulaire**

#### **III-1) Les schémas moteurs**

Arbib (1980, 1981) fait appel à une conception modulaire postulant l'existence d'unités fonctionnelles dont la mise en jeu se ferait en parallèle (Figure 20). Sa théorie repose

niveau de la perception Arbib suggère l'existence d'unités d'interactions entre l'organisme et le monde extérieur. L'ensemble de ces unités compose une représentation du monde extérieur à base de schémas perceptifs. La perception d'un stimulus dans l'environnement telle qu'elle est conçue dans ce modèle fait appel à l'existence de surfaces de contrôle. Chaque caractéristique du stimulus évoque un domaine d'interaction (schéma perceptif) entre la cible et l'organisme au niveau de cette surface. La mise en jeu de ces schémas est propre à la tâche. La présentation d'un objet activera chez le sujet un ensemble de schémas perceptifs, un pour la localisation de l'objet, un pour sa forme, etc. Pour un cerveau soumis à la perception d'un environnement, un ensemble de schémas d'interaction perceptifs est activé à un instant donné, correspondant ainsi à une certaine représentation de l'espace. Les différentes unités qui composent cette représentation ne sont pas isolées. La crédibilité et la cohérence de leur activation, à savoir ce qui est représenté par le schéma, est effectivement présent dans l'environnement, et dépendra de l'influence des autres unités activées au même instant. Le regroupement de l'activité des schémas mis en jeu permet la reconnaissance du stimulus et la sélection des schémas activés le caractérisant. L'activation de ces unités perceptives est à l'origine de la mise en jeu de schémas moteurs, qui répondent aux caractéristiques du stimulus les ayant évoquées. Chaque schéma moteur est à l'origine d'une partie de la réponse motrice.



**Figure 20.** Modèle des schémas moteurs proposé par Arbib (1981) Chacun de ces modules indépendants correspond à un domaine d'interaction du système avec une caractéristique du stimulus. Noter la présence de schémas visuels fonctionnant en parallèle pour la localisation, la forme et l'orientation de la cible. Ces schémas perceptifs sont connectés

Leur mode de fonctionnement utilise des synergies, c'est-à-dire des ensembles fonctionnels qui, selon les besoins du mouvement à réaliser, peuvent être des groupes de muscles d'une ou plusieurs articulations dont l'activité est synchronisée. Définir des schémas moteurs, correspondant à une interaction du système nerveux avec le monde extérieur, implique l'existence d'une procédure d'identification qui compare le résultat actuel de l'activation d'un schéma moteur avec le but recherché. Cette procédure d'identification trouve sa justification dans la nécessité pour le système de s'adapter aux conditions changeantes de l'environnement dans lequel le mouvement se déroule. Elle est fondée sur l'estimation faite, au moment de l'envoi de la commande motrice, des paramètres courants qui caractérisent le milieu extérieur. Chaque différence entre les variables estimées et réelles sert à ré-estimer les paramètres qui définissent le système contrôlé dans l'environnement. L'utilisation des schémas moteurs est très séduisante en ce sens qu'elle permet de limiter le nombre de paramètres qui doivent être contrôlés lors de la réalisation du mouvement par rapport à ceux, très nombreux, qui sont disponibles pour une action multisegmentaire. Cependant, comme les couplages utilisés par le système sont mis en place de manière dynamique et spécifique, leur existence n'implique pas une limitation du répertoire des mouvements possibles.

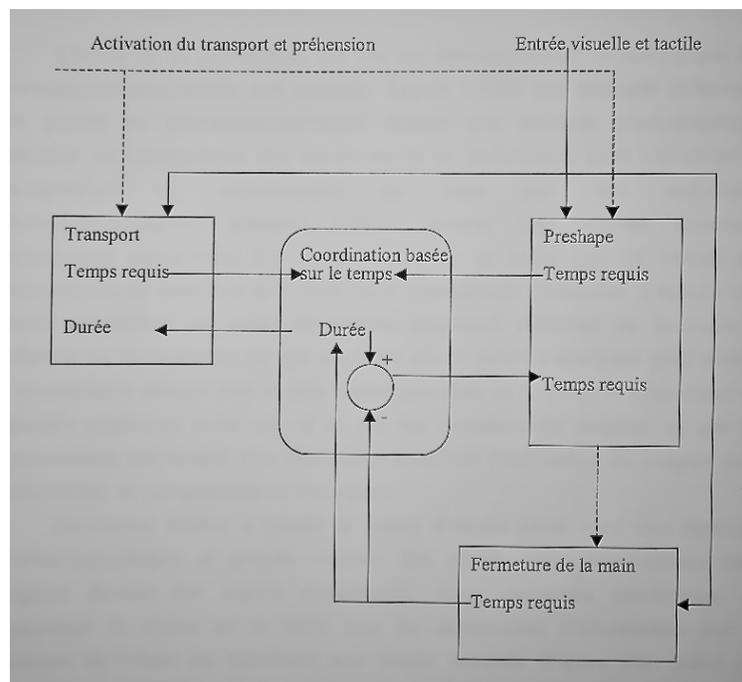
Le fonctionnement de l'ensemble, (ce qu'Arbib appelle le programme de contrôle coordonné) c'est la structure qui, à la suite de l'activation de schémas perceptifs, met en place les liaisons entre les différents schémas et coordonne leur activité. L'exemple choisi par Arbib est celui d'un mouvement de préhension. La première étape consiste à analyser visuellement les caractéristiques de l'objet. La présence de celui-ci dans l'environnement va mettre en jeu des schémas perceptifs correspondant à deux types d'interactions. Le premier a trait à la localisation de l'objet dans l'espace qui, en cas d'activation du schéma moteur correspondant, provoquera un mouvement dirigé vers la cible. Ce premier ensemble n'est pas concerné par l'utilisation de l'objet. Le deuxième ensemble d'interactions concerne les paramètres de la saisie de l'objet. En effet, sa présence active plusieurs schémas perceptifs tels que ceux de reconnaissance de la taille et de l'orientation. Les liens seront alors établis avec deux schémas moteurs correspondants d'ajustement de la position des doigts et de rotation de la main qui font partie de la structure de coordination qui régit la saisie de l'objet. Ainsi, le programme de contrôle se trouve constitué non seulement par des connexions entre les unités perceptives et les schémas moteurs, mais également par les activations des différents schémas. Les schémas moteurs sont réalisés par des unités de saisie spécifiques (le "doigt virtuel"). Dans une pince de précision avec opposition des pulpes le pouce est un doigt virtuel (VF1), le(s) doigt(s) qui s'oppose(ent) au pouce est (sont) un autre (VF2), et le(s)

doigt(s) inutilisé(s) un troisième (VF3). En saisissant un objet de petite taille, VF2 sera composé de l'index uniquement, alors que pour une prise à pleines mains, avec opposition de la paume, VF1 sera la paume et VF2 inclura (habituellement) les quatre doigts autres que le pouce. Les schémas agissant sur ces unités fonctionnelles sont assemblés en des postures adaptées de la main: la posture sélectionnée durant la préformation de la main définit la configuration qui permet d'appliquer à l'objet les forces requises (Iberall et al., 1986).

Le positionnement précis de la pulpe des doigts à la surface de l'objet est une condition préalable à la prise en main et à la manipulation qui suivent. Ces conditions définissent un espace d'opposition correspondant à l'axe de saisie indissociable de l'objet (voir Mackenzie et Iberall, 1994). Ensuite, la main sera transportée (schéma d'"approche") et le poignet lui fera effectuer une rotation (schéma de "rotation") de façon à l'approcher de la position correcte. Ainsi, l'hypothèse du schéma explique comment la saisie interagit avec d'autres fonctions du membre supérieur comme l'atteinte. Etant donné que la formation préalable au contact avec l'objet d'une pince est un facteur critique qui gouverne des autres segments du membre supérieur, des études sur l'atteinte isolée de la saisie ignorent bon nombre des aspects-clé de son contrôle. La redondance cinématique de tout le membre, et non uniquement de ses segments distaux, est exploitée pour construire l'espace d'opposition adapté.

En accord avec Arbib (Jeannerod et al., 1995), la théorie des schémas fournit une analyse rigoureuse du comportement ne demandant pas d'engagement préalable formant l'hypothèse d'une localisation neuronale. Les schémas sont des unités permettant cette analyse. Les schémas perceptuels sont tributaires du codage perceptuel alors que les schémas moteurs fournissent des unités de contrôle pour le mouvement. Le concept de schémas pouvant se combiner pour former des programmes de contrôle coordonnés qui, à leur tour, contrôlent l'inclusion (en phase) ou l'exclusion (hors phase) des patrons de la coactivation des schémas est fondamentale pour pouvoir comprendre la position de Arbib (Figure 21). Il en est de même pour le passage de paramètres de contrôle depuis le perceptuel aux schémas moteurs. La notion de schéma est itérative (un schéma peut être analysé après un programme de contrôle coordonné de schémas fins et ainsi de suite jusqu'à ce qu'une localisation neuronale soit trouvée). Le niveau d'activité d'un schéma perceptuel représente un "niveau de confiance" selon lequel l'objet représenté par le schéma est effectivement présent, tandis que le schéma moteur pourrait désigner son "degré de disponibilité" afin de contrôler une partie de l'action. Les instances de schémas pertinents se renforcent mutuellement et atteignent un niveau d'activité supérieur afin de construire la solution globale du problème, tandis que dans les situations pour lesquelles le développement d'un consensus ne peut être obtenu, les

schémas perdent de leur activité et par conséquent, ne font pas partie de la solution. Selon ce point de vue, un schéma fonctionnellement défini peut être réparti au travers de plus d'une région cérébrale. De la même façon, une région cérébrale donnée peut participer à divers schémas. A mesure que les schémas se développent ou évoluent, Arbib observe que de nouveaux schémas surgissent plus en tant que modulateurs des schémas existants que comme de nouveaux systèmes fonctionnellement indépendants. Par exemple, dans l'action de prendre un objet, un schéma modulerait d'autres schémas qui définiraient une pince indifférenciée. Le schéma modulateur l'adapterait à la forme ou à l'utilisation de l'objet.

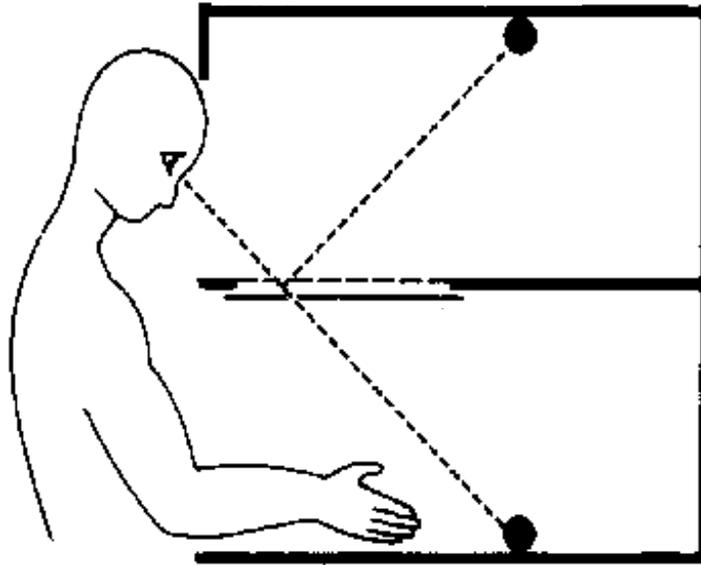


**Figure 21.** Détail de la coordination temporelle des schémas moteurs pour le transport et la prise (Hoff et Arbib, 1993). Le diagramme est un exemple d'un schéma défini comme un programme de contrôle coordonné de schémas fins. Les lignes pointillées indiquent l'activation au schéma. Les lignes pleines transportent la codification des variables importantes. Dans ce cas, le programme coordonnant (rectangles à angles mous) est en relation avec trois schémas moteurs (rectangles). Si l'un des schémas moteurs (transport, "preshape" ou fermeture de la main) requiert plus de temps, il établit la durée totale spécifiée par le modèle de coordination basé sur le temps. Les schémas fournissent ainsi les trajectoires optimales du bras et de la main pour une durée spécifiée. Les paramètres du mouvement s'ajustent "on-line" (avec 100ms de retard) en réponse à une perturbation inattendue comme celle conçue par Paulignan et al. (1991).

### III-2) Les canaux visuo-moteurs

L'étude de la préhension est liée au développement technologique des instruments permettant son analyse. Napier (1956) par exemple différencie les pinces de puissance/précision depuis une analyse photographique statique. La cinématique des mouvements de préhension peut s'analyser en enregistrant les mouvements du bras par des techniques cinématographiques. Morasso (1981) observe une vitesse invariable uniquement concernant les déplacements de la main lors de l'étude des mouvements de direction différente mais d'amplitude constante. L'épaule et le coude présentent un profil de vitesse angulaire différent en fonction de l'objectif du mouvement. Ce qui implique que le point à analyser pour décrire le mouvement devrait être le plus distal possible: or le point le plus distal du membre supérieur n'est affecté ni par les rotations du poignet, ni par les mouvements des doigts. Ces arguments justifient l'utilisation du poignet pour caractériser la composante de transport.

Jeannerod (1981) a étudié la saisie d'objets réels avec une méthode cinématographique à grande vitesse. Un miroir semi-réfléchissant était disposé devant les sujets permettant, dans certaines conditions, de supprimer la vision de la main tout en maintenant l'information sur la position de l'objet en montrant son image virtuelle (Figure 22). Dans ces expériences les déplacements de la main et des doigts sont étudiés dans un plan vertical par une seule caméra. Jeannerod décrit deux composantes principales des mouvements de saisie: le transport de la main au voisinage de l'objet et la configuration dynamique de la posture particulière des doigts. Le premier résultat fourni par ces études est la description de la cinétique de la phase de transport de la main à proximité de l'objet. Elle est obtenue par l'analyse cinématique des déplacements du poignet. La courbe de vitesse du poignet en fonction du temps présente un seul pic dont l'amplitude est proportionnelle à la distance à parcourir. Cette courbe asymétrique en forme de cloche, présente une décélération supérieure à l'accélération. Pendant la phase de décélération, l'auteur observe une inflexion sur la courbe de vitesse qui se produit entre 70 et 80% du temps total du mouvement. Sur les courbes d'accélération cette inflexion correspond à une réaccélération qui permet de définir une phase à basse vitesse terminant le mouvement (voir Figures 18 et 19).



**Figure 22.** Miroir semi-réfléchissant permettant, dans certaines conditions, de supprimer la vision de la main tout en maintenant l'information sur la position de l'objet, en montrant son image virtuelle. (D'après Jeannerod, 1984).

Pour la composante de manipulation de l'objet, l'observation montre que dès le début du mouvement, les doigts s'écartent jusqu'à un maximum puis se referment sur l'objet. Le paramètre choisi alors pour caractériser cette phase est l'analyse de l'évolution de la distance entre l'extrémité du pouce et de l'index qui forment une pince. La taille maximale de celle-ci est supérieure et proportionnelle aux dimensions de l'objet. C'est-à-dire que la configuration de la pince commence à se définir durant le transport de la main vers l'objet à saisir avant que l'information tactile (somesthésique) provenant de la cible ne soit accessible. Les résultats de Jeannerod (1981, 1984, 1986) suggèrent que le début de la phase à basse vitesse du transport de la main serait le signal du commencement de la fermeture des doigts sur l'objet.

Initialement, Jeannerod (1981) et Jeannerod et Biguer (1982) proposèrent l'existence de modules activés en parallèle par une afférence visuelle capable de contrôler la musculature du membre supérieur. De façon plus spécifique, le traitement des caractéristiques extrinsèques des objets comme leur position spatiale résulterait de l'activation musculaire proximale

(articulation de l'épaule), alors que le traitement des caractères intrinsèques de l'objet comme sa taille activerait les muscles des segments plus distaux (articulations des doigts). Même si les objets sont perçus comme des entités phénoménologiques, les systèmes sensoriels détectent des caractéristiques et non des objets (Jeannerod et al., 1995). Jeannerod propose que les objets possèdent des attributs essentiels dirigeant l'action vers eux à travers de commandes motrices adaptées à chaque propriété. Dans cette optique, les caractéristiques des objets peuvent se diviser en intrinsèques, comme sa taille, sa forme ou sa texture et extrinsèques comme sa localisation spatiale ou sa distance par rapport au sujet. Cela revient à dire que l'objet porte implicitement la présence d'un programme de hiérarchie supérieure aux canaux indépendants administrant temporellement l'activation et la coordination des composantes intégrées de l'action. On peut donc admettre que la théorie d'un programme unique n'est pas incompatible avec l'hypothèse de canaux indépendants. Ainsi que nous l'avons vu, Arbib (1981) a proposé un modèle fonctionnel dans lequel l'activation de chaque composante se réalise de façon indépendante au travers d'afférences visuelles spécifiques produisant une réponse spécifique coordonnée.

Avec l'avènement de techniques informatisées appliquées chez les sujets sains ou porteurs de lésions cérébrales, il est possible d'identifier certains des mécanismes cérébraux impliqués. Les données également obtenues à partir d'études neurophysiologiques chez le primate ont rendu possible la description du patron des mouvements manuels durant des actions dirigées vers un objet. Dans leur ensemble, ces données rendent possible la description des trajectoires, des coordonnées et de la position finale des doigts et permettent d'établir le temps de réponse ainsi que la durée du mouvement et sa variabilité. Face à ces nouvelles données, il s'avère nécessaire d'actualiser les hypothèses initiales des canaux visuo-moteurs (Paulignan et Jeannerod, 1996).

L'une des contributions majeures apportée par l'analyse de ce point de vue modulaire est représentée par les expériences de Paulignan et al. (1991a, 1991b) dites "de perturbation". Son hypothèse de travail reposait sur le fait que si l'indépendance fonctionnelle des canaux était correcte, alors les mécanismes de correction devraient être également spécifiques à chaque canal lors de l'altération inopinée d'une caractéristique de l'objet (intrinsèque aussi bien qu'extrinsèque). Par exemple, le changement de position de l'objet ne devrait pas affecter la formation de la pince et le changement de taille de l'objet ne devrait pas non plus perturber le transport de la main vers l'objet. Ces travaux ont mis en évidence des latences d'intervention des mécanismes de rétrocontrôle visuel différentes selon qu'étaient modifiées les caractéristiques positionnelles (100 ms) ou formelles (330 ms) de l'objet. Bien qu'il existe

dans l'espace ou dans le temps des points de correspondance entre les deux phases, le traitement des informations réafférentes est dans le second cas beaucoup plus long dans la mesure où il nécessite la mise en jeu de processus corticaux de reconnaissance et d'identification (Jeannerod et al., 1992).

La majorité des études orientées vers un changement de position de l'objet soutiennent l'indépendance des deux composantes (Chieffi et al., 1992; Gentilucci et al., 1991, 1992; Paulignan et al., 1991a, 1991b). Ces expériences permettent d'observer que la distance est sans effet sur la taille de la pince. Néanmoins, Jakobson et Goodale (1991) et Chieffi et Gentilucci (1993) montrèrent que la taille de la pince tendait à augmenter avec la distance à l'objet sur le plan sagittal. Dans le premier cas, les auteurs observèrent que la pince augmentait en amplitude à mesure que la distance parcourue par la main augmentait. Néanmoins, la différence trouvée au niveau du diamètre de la pince pour le même objet mais pour une distance différente fut de 5 mm: ce résultat est très proche de la limite de la précision du système Watsmart utilisé pour analyser les mouvements et qui se trouve être de 1 mm. (Marteniuk et al., 1990). Jakobson et Goodale suggèrent l'existence d'un programme unique dirigeant les deux composantes en proposant que l'augmentation de la taille de la pince soit un mécanisme compensatoire des erreurs de transport ou de saisie. Chieffi et Gentilucci (1993) pour leur part, présentent aux sujets des objets de tailles différentes (de 1 à 6 cm) situés à 7 ou 17.5 cm de la position de départ des doigts. Ils retrouvent, eux aussi une petite augmentation de la pince dépendant de la distance. Néanmoins, comme ils le laissent entendre, si les deux composantes sont l'expression du même programme, alors les erreurs de transport dues à la variabilité de la trajectoire du poignet devraient se corriger en ajustant la taille de la pince. Ils ont donc comparé la variabilité du poignet avec l'augmentation de la pince et n'ont observé une augmentation de la pince en fonction de la distance que pour l'objet le plus petit. On ne peut donc interpréter ce résultat comme une dépendance de la pince par rapport aux caractéristiques extrinsèques du fait que cet effet devrait se retrouver quelque soit le diamètre des objets.

La première étude systématique concernant l'influence de la taille de l'objet sur la taille de la pince fut réalisée par Jeannerod (1981). De nombreuses études confirmèrent cette relation (pour une révision voir Paulignan et Jeannerod, 1996). Marteniuk et al. (1990) vérifient que l'augmentation du diamètre de l'objet de 1 cm produit une augmentation de la taille de la pince de 0.77 cm. Bootsma et al. (1994) obtiennent une valeur similaire. Néanmoins, Marteniuk et al. (1990) observèrent au cours de la même expérience que le changement de taille de l'objet modifiait la composante de transport aux dépens de la phase de

décélération qui comprend le positionnement final des doigts. Il est à remarquer que la surface de l'objet disponible pour le positionnement des doigts variait entre 7.98 et 79.8 cm<sup>2</sup>. C'est-à-dire que selon la loi de Fitts (1954), à mesure que l'objet diminuait de taille, la précision nécessaire augmentait. Bootsma et al. (1994) démontrèrent, en différenciant la surface disponible pour le positionnement des doigts et la taille de l'objet, que la modification isolée de cette dernière ne changeait pas le transport quand la superficie accessible restait la même.

Plus récemment, Desmurget et al. (1998) arrivèrent à la conclusion que les composantes proximale et distale fonctionnaient comme un tout lors de la réalisation d'expériences où l'orientation d'objets situés dans différentes positions était perturbée et où ils constatèrent que la configuration angulaire finale était la même dans les mouvements perturbés que non perturbés pour une orientation/position donnée. Cette position finale est obtenue à la suite d'une reconfiguration angulaire qui implique de façon identique l'épaule, le coude et le poignet. C'est-à-dire que la théorie des canaux visuo-moteurs ne peut expliquer ses résultats dans la mesure où la perturbation de l'orientation (considérée par ces auteurs comme une caractéristique intrinsèque de l'objet) affecte les deux composantes de façon identique (transport et préhension). Néanmoins, comme le propose également cet auteur, à partir de l'analyse du seul comportement concernant la pince de force, on ne peut exclure la présence d'un fonctionnement modulaire qui puisse s'exprimer au travers des mouvements plus fins des doigts. Par ailleurs, ce n'est pas nécessairement parce que les angles impliqués présentent une corrélation linéaire qu'ils ne sont pas indépendants (Biryukova et al., 1999).

### **III-3) Conclusions**

L'hypothèse modulaire pourrait être utilisée pour conceptualiser les découvertes physiologiques faites dans les régions frontale et pariétale du cerveau du singe. Comme nous l'avons vu au début de cette présentation dans l'analyse du rôle du cortex frontal, au niveau de l'aire prémotrice F5 les schémas moteurs sont représentés par des neurones qui codifient différents actes moteurs. Plusieurs types de schémas peuvent être distingués. Certains définissent des catégories générales de l'action comme prendre ou soulever. D'autres indiquent la façon dont les objets doivent être saisis ou soulevés. Dans ce cas, chaque schéma spécifie les effecteurs appropriés pour l'action: pouce et index pour une prise de précision, l'ensemble des doigts pour manipuler l'objet, tous sauf le pouce pour une opposition palmaire. Finalement, un groupe de schémas est impliqué dans la segmentation temporelle de l'action (schéma de coordination). La présence de F5 dans la proposition fonctionnelle a plusieurs

relativement réduit d'éléments, le nombre de variables à contrôler est bien moindre que si les mouvements étaient décrits en terme de motoneurones ou de muscles. Dans ce contexte, on comprend facilement la proposition fonctionnelle des doigts virtuels ou de l'espace d'opposition. En second lieu, la récupération (ou "retrieval") d'un mouvement approprié se voit simplifiée. Seul un schéma ou un nombre réduit de schémas sera sélectionné ou coordonné, autant pour un mouvement produit de l'intérieur que pour un mouvement survenu en réponse à des stimuli externes. Dans ce dernier cas, le mouvement se résume à harmoniser la taille et l'orientation de l'objet à l'aide du schéma approprié. Enfin, il facilite l'acquisition d'associations même arbitraires, entre le stimulus et le schéma, par exemple: saisir un objet de couleur jaune et non de couleur rouge. Finalement, ainsi que nous le disions plus haut, en F5 se trouvent des neurones qui déchargent face à un objet saisissable en définissant le type de pince selon la taille de l'objet. Cela est d'autant plus évident pour les petits objets qui requièrent une pince de précision. De la même façon, la présence des neurones "miroirs" met en évidence que l'aire F5 s'active pour des événements partageant un même objectif en plus de la présence de l'objet. Dans les deux cas, le stimulus reçoit comme réponse neuronale la conception d'une pince appropriée.

La région pariétale participe aux mouvements visuellement guidés, ainsi que nous l'avons vu. Nous rappelons que Mountcastle et al. (1975) classifient les neurones du lobule pariétal inférieur directement impliqués dans le mouvement du membre supérieur en deux classes: projection du bras et manipulation. Taira et al. (1990) trouvent un groupe de neurones impliqué dans le mouvement de la main dans l'aire AIP intimement lié avec ceux de l'aire préfrontale F5. L'activité des ces neurones de l'aire AIP ne se trouve pas influencée par les changements de position des objets dans l'espace, mais elle est liée plus étroitement aux mouvements des doigts qu'à la musculature proximale. Pour leur part, Sakata et al. (1992, 1992) classifièrent ces neurones en trois groupes en fonction de la lumière ambiante: moteur dominant (pas de différence entre un objet dans l'obscurité ou illuminé), visuel et moteur (moins actifs dans l'obscurité) et visuel dominant (activation exclusive à la lumière). Beaucoup de ces neurones étaient également activés par la vue des objets durant la fixation sans saisie. De plus, des neurones sensibles à l'orientation de l'axe longitudinal en trois dimensions du stimulus visuel furent décrits dans la partie caudale du bord postérieur du sulcus intra-pariétal (Kusunoki M et al., 1993). Néanmoins, il semble que les caractéristiques 3D soient traitées hors de l'AIP et que l'output de chaque traitement soit envoyé vers l'AIP. Il en résulte que les neurones visuels de la région pariétale codent les caractéristiques 3D des

objets de façon adéquate afin de guider les mouvements de saisie. Ces neurones peuvent être interprétés comme le substrat neuronal des schémas perceptifs.

Même si les neurones pariétaux présentent d'étroites similitudes avec les neurones de F5, il faut cependant remarquer la présence de différences essentielles. Les réponses visuelles face aux objets tridimensionnels sont plus fréquemment objectivables dans les aires pariétales qu'en F5. En revanche, les neurones "miroirs" se trouvent au niveau de l'aire préfrontale et n'ont pas été décrits en AIP. En ce qui concerne les propriétés motrices, les neurones moteurs pariétaux dominants codent aussi des actes moteurs comme la pince de précision, la préhension à pleine main et la rotation du poignet. Néanmoins, la plupart des neurones pariétaux semble représenter l'action dans son entier, du fait qu'ils commencent à décharger avec la formation de la pince et poursuivent quand le singe soutient l'objet. Cette propriété contraste avec la notion selon laquelle les neurones de F5 sont plus souvent liés à une fraction particulière de l'action. De plus, ils se projettent de façon importante au niveau de l'aire motrice primaire où les neurones codent des mouvements encore plus segmentaires (Lemon et al., 1986).

L'inactivation transitoire de l'aire AIP par injection d'un agoniste du GABA (muscimol) dans la région rostrale du bord postérieur du sulcus intra-pariétal produit de légers changements de la performance des mouvements visuellement guidés durant des tâches de préhension. Les erreurs ne s'observent parfois que pour des tâches difficiles requérant une pince de précision ou la perte du "preshaping" lors de la prise d'un cube ou d'une sphère. Une franche dissociation est en revanche observée entre la prise et le transport (Gallese et al., 1994). Le "preshaping" se trouve altéré (après une injection dans l'aire rostrale du bord postérieur du sulcus), alors que l'injection caudale provoque une altération du transport. Ce résultat renforce l'hypothèse selon laquelle l'implication des neurones pariétaux dans la manipulation a un rôle essentiel dans la transformation visuo-motrice utilisée pour saisir les objets.

## **IV. L'imagerie motrice**

L'imagerie motrice est actuellement un chapitre important des sciences cognitives. L'une des majeures avancées conceptuelles des trois ou quatre dernières années fut de découpler le phénomène mental et donc la simulation d'une action de sa représentation consciente. De nouvelles méthodologies où le sujet doit passer par une étape de simulation mentale avant de donner sa réponse concernant la faisabilité du mouvement ont été mis en application. Elles permettent le recueil d'indices objectifs, comme le patron de réponse ou le temps de réponse, pouvant ensuite être corrélés aux événements neuronaux observés au cours de cette activité mentale.

### **IV-1) A quel point les actions simulées et exécutées sont-elles similaires?**

Cette similarité est clairement illustrée par les résultats obtenus par l'utilisation du paradigme de chronométrie mentale. On sait par exemple, que les actions simulées prennent le même temps que celles réellement réalisées (voir Jeannerod, 1995). Sirigu et al. (1996) arrivèrent à la même conclusion en demandant aux sujets de mentalement bouger leur index entre deux cibles imaginaires. Les mouvements mentalement imaginés étaient rythmés par un métronome fonctionnant à un rythme croissant. Les sujets devaient indiquer quand il leur devenait impossible de suivre la fréquence avec leurs mouvements mentaux. La fréquence du métronome pour laquelle les mouvements mentalement simulés ne pouvaient plus suivre se trouvait être très proche de la fréquence limite des mouvements réels de l'index entre les deux cibles, suivant ainsi la loi de Fitts. Ce résultat suggère que les mouvements simulés suivent des régularités qui régissent le comportement moteur (voir aussi Decety et Jeannerod, 1996). Cette nouvelle approche de l'imagerie motrice qui se concentre sur le vecteur (les mécanismes cérébraux impliqués) plus que sur le contenu de l'image motrice fut fondamentale pour sortir des expériences dans lesquelles les seules données obtenues se fondaient sur des éléments subjectifs. Si une image motrice accepte une relation avec l'action qu'elle simule, alors, certaines propriétés de l'action doivent se retrouver exprimées dans l'image.

La simulation motrice repose ainsi, au moins en partie, sur des mécanismes communs à l'exécution motrice. De fortes preuves concernant ce point surgissent de deux sources expérimentales principales qui seront détaillées dans cette section et la suivante. Il s'agit d'études fondées sur le métabolisme cérébral des patients présentant des lésions cérébrales et

cérébrale utilisant la TEP (Tomographie par Emission de Positons) ont partiellement répondu aux questions sur l'activation des structures motrices corticales et sous-corticales lors d'imagerie motrice. Ces expériences furent surtout utiles pour démontrer l'existence de réseaux corticaux cohérents impliqués dans l'élaboration de l'imagerie motrice (voir Decety et al., 1994). Ces réseaux impliquent des structures directement concernées par l'exécution motrice, comme le cortex prémoteur, le cervelet latéral, les ganglions de la base; cela comprend aussi les aires impliquées dans la planification de l'acte comme le cortex préfrontal dorsolatéral, le cortex frontal inférieur et le cortex pariétal postérieur (Parsons et Fox, 1998; Grafton et al., 1996; Mellet et al., 1998; Deiber et al., 1998). L'étude de Grafton et al. (1996) comparait l'activation corticale lors de l'imagerie motrice de mouvements de saisie et lors de l'observation de ces mêmes mouvements réalisés par un acteur. Dans les dernières conditions, l'aire motrice supplémentaire (AMS), l'aire 6 latérale, l'aire 45 du gyrus frontal inférieur et l'aire 40 du lobule pariétal postérieur étaient impliquées.

La comparaison avec l'exécution motrice révèle que les zones corticales activées durant l'imagerie ne se recoupent que partiellement avec les zones d'exécution. Dans l'AMS par exemple, l'imagerie motrice implique le pré-AMS (Deiber et al., 1998; Gerardin et al., 1999), une région antérieure à l'AMS proprement dit dont l'activation est limitée durant l'exécution. Une dissociation similaire s'observe au niveau du cortex pariétal (Gerardin et al., 1999). Enfin, le cortex frontal inférieur qui est activé durant la simulation mentale et réprimé durant l'exécution fut proposé comme étant le site de l'inhibition motrice durant la simulation mentale (Deiber et al., 1998). L'étude de Deiber et al. (1998) met en évidence le fait que les réseaux neuronaux activés au cours de l'imagerie et les performances motrices sont distincts. Dans les conditions "uniquement imaginer", l'activation s'observait dans le cortex inféropariétal controlatéral, le pré-AMS, le cingulaire antérieur, le cortex prémoteur et le cortex préfrontal. Dans les conditions "imaginer, puis bouger", une activation supplémentaire fut observée au sein du cortex sensori-moteur controlatéral et le cervelet latéral. De plus, dans le dernier cas de figure, l'activité du cortex préfrontal inférieur se trouvait diminuée suggérant l'implication de cette aire dans l'inhibition motrice au cours de l'imagerie motrice.

Les effets de lésions cérébrales sont également de bons indicateurs du rôle de certains de ces sites cérébraux dans le contrôle de l'imagerie motrice. Les résultats montrent en somme, que les conditions affectant le système moteur épargnent la capacité d'élaborer une image motrice. Sirigu et al. (1995) montrèrent qu'un patient présentant une hémiparésie secondaire à une dégénérescence corticale limitée au cortex moteur primaire restait capable de produire une imagerie motrice avec sa main atteinte, bien que les mouvements mentalement

simulés fussent ralentis dans les mêmes proportions que les mouvements exécutés. Néanmoins, dans les deux conditions, la loi de Fitts était respectée (i.e., les mouvements étaient plus rapides pour des tâches plus aisées). De la même façon, les mouvements mentalement simulés et les mouvements exécutés se trouvent ralentis chez les patients porteurs de maladie de Parkinson (Dominey et al., 1995). Les lésions pariétales, au contraire, semblent altérer la capacité de produire l'imagerie. Chez un patient présentant une atteinte pariétale postérieure unilatérale, Sirigu et al. (1996) observèrent une dissociation entre l'exécution et la simulation des mouvements de tapotement du bras controlésionnel. Bien que ralentis par rapport au bras ipsilatéral, les mouvements exécutés respectaient la loi de Fitts, alors que les mouvements simulés ne la respectaient pas.

#### **IV-2) L'imagerie motrice en tant qu'activateur subliminal du système moteur**

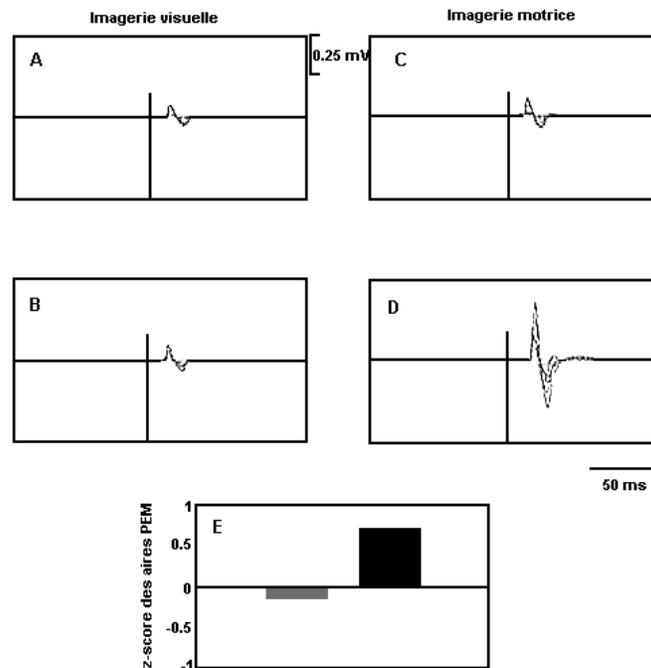
Le point de discussion principal concernant les mécanismes neuronaux de l'imagerie motrice porte actuellement sur le degré d'implication des voies motrices et plus particulièrement, sur le cortex moteur. Les études les plus récentes obtiennent des résultats divergeants selon que la TEP ou la IRMf (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle) sont employées. Des études approfondies menées par Deiber et al. (1998) utilisant la TEP ne montrèrent pas d'activation significative du cortex moteur primaire ni du cervelet latéral lors de l'imagerie motrice des mouvements du doigt. En revanche, des études par IRMf démontrèrent sans ambiguïté que l'activation de pixels durant la contraction musculaire (un muscle intrinsèque de la main par exemple) se produit également durant l'imagerie d'un mouvement impliquant le même muscle (Roth et al., 1996). Roth et al. (1996) démontrent l'implication du cortex moteur primaire dans la simulation motrice. Des sujets normaux réalisaient (mentalement et réellement) une séquence de mouvements d'opposition des doigts. Chez 4/6 des sujets, le cortex moteur primaire controlatéral au mouvement imaginé se trouvait activé à un taux correspondant à environ 30% de l'activation retrouvée lors de la réalisation du mouvement. Porro et al. (1996) démontrèrent minutieusement ce point en comparant l'intensité du signal de la IRMf durant une tâche contrôle (imagerie visuelle) avec deux tâches "motrices": la performance motrice et l'imagerie de mouvements d'opposition répétitifs des doigts. Les signaux de la IRMf furent augmentés au cours des deux tâches motrices au niveau du site présumé du cortex moteur primaire, dans la portion postérieure du gyrus précentral. Porro et al. (1996) eurent également déterminer que les niveaux activés durant la tâche motrice

et l'imagerie motrice représentèrent une large fraction de la population totale des pixels activés lors de la performance motrice (il faut noter que la question de savoir si les pixels contenaient des cellules corticospinales ne peut être résolue par ces méthodes). Il ressort que l'activation du cortex moteur primaire reportée durant l'imagerie motrice n'atteint que 30% du niveau observé lors de l'exécution (Roth et al., 1996; Porro et al., 1996; pour une confirmation indirecte de ces résultats au moyen d'électroencéphalographie quantifiée et de techniques neuromagnétiques, voir aussi Cochin et al., 1999; Schnitzler et al., 1997; Lang et al., 1998), mais elle est néanmoins significativement supérieure à celle obtenue au cours de la représentation mentale d'une scène visuelle statique.

Le rôle des voies motrices primaires dans l'imagerie motrice peut également être analysé à l'aide de la mesure de l'électroexcitabilité corticospinale. La stimulation magnétique transcrânienne (SMT) du cortex moteur fut utilisée pour déclencher les potentiels évoqués moteurs (PEM) des muscles du bras durant des mouvements simulés de celui-ci. Les PEM montrèrent une augmentation de l'amplitude, mais uniquement du ou des muscles impliqués dans les mouvements imaginaires. De la même façon, les PEM montrèrent une augmentation sélective de l'amplitude dans les fléchisseurs du poignet quand le sujet simulait mentalement une flexion du poignet, alors que les PEM des muscles extenseurs antagonistes restaient inchangés. De plus, d'autres types d'imageries (i.e. visuel) n'affectèrent les PEM d'aucun autre muscle enregistré (Fadiga et al., 1999; Hashimoto et Rothwell, 1999; Kasai et al., 1997). Fadiga et al. (1999) ont analysé l'excitabilité corticospinale durant l'imagerie motrice de mouvements du bras et des doigts au moyen de la SMT (Figure 23). Les PEM étaient plus amples pour les muscles impliqués dans le mouvement imaginé. De plus, la SMT appliquée au cortex moteur droit augmentait l'excitabilité corticospinale du côté gauche uniquement, alors qu'appliquée au cortex moteur gauche elle augmentait de façon bilatérale. Une conséquence logique de l'augmentation de l'excitabilité du cortex moteur réside dans le fait qu'elle soit propagée vers le niveau du motoneurone. Ce dernier point reste néanmoins controversé.

Bonnet et al. (1997) trouvèrent une augmentation des réflexes spinaux durant la pression isométrique simulée du pied. L'augmentation trouvée fût plus marquée pour le membre utilisé pour simuler la pression que pour le membre controlatéral. De plus, les réflexes-T furent supérieurs aux réflexes-H. En revanche, Hashimoto et Rothwell (1999) ne

trouvèrent pas d'augmentation significative des réflexes H du membre supérieur durant les mouvements simulés du poignet, ce qui suppose que le système moteur puisse générer ces commandes sans recourir au rétrocontrôle sensoriel (voir également Yahagi et al., 1996). Aucune étude ne trouva d'augmentation significative de l'activité électromyographique (EMG) des muscles impliqués au cours de la simulation mentale. Ainsi, les divergences observées entre ces résultats pourraient n'être qu'apparentes, et dues aux notables différences entre les zones où les réflexes des muscles spinaux furent testés: les changements d'excitabilité devraient être moins marqués au niveau du membre supérieur lors du mouvement du poignet qu'au niveau du membre inférieur lors d'une activité posturale comme la pression du pied.



**Figure 23.** On demanda au sujet d'imaginer le flexo-extension du bras droit. La simulation mentale du mouvement fut rythmée par un signal sonore. La stimulation magnétique transcrânienne (SMT) fut appliquée sur le cortex moteur d'un côté et les potentiels évoqués moteurs (PEM) furent enregistrés sur un muscle fléchisseur controlatéral (biceps brachialis). Exemple d'un sujet typique. A) et B): expérience de contrôle où la SMT fut appliquée durant l'imagerie visuelle d'une barre lumineuse se contractant ou se relâchant. Aucun changement ne fut observé sur le PEM des fléchisseurs. C): Enregistrement des fléchisseurs durant la phase d'extension de l'imagerie motrice. D): PEM enregistrés après l'application de la SMT lors de la phase de flexion. E) Ces PEM se rencontrent sélectivement et significativement augmentés; le rectangle noir correspond au z-score de l'aire du PEM du muscle fléchisseur durant la flexion imaginée, le

## **Dispositif expérimental**

## **I. Le système d'analyse du mouvement**

L'enregistrement tridimensionnel du mouvement se fait grâce à un système optoélectronique OPTOTRAK® 3020 (Northern Digital Inc) dont le fonctionnement est fondé sur l'utilisation de marqueurs actifs (diodes émettrices d'infrarouges) placés en différents points (du membre supérieur par exemple) dont on mesure la position dans un plan à l'aide d'une caméra sensible uniquement aux infrarouges. Nous allons dans un premier temps examiner séparément les différentes composantes du système.

Le système OPTOTRAK® (Figure 24) comprend une caméra, des marqueurs, une unité de contrôle, et deux PC. Le premier PC joue le rôle de terminal et il permet la sauvegarde des données. Un second PC connecté au premier par l'intermédiaire du port parallèle pilote l'apparition de cibles visuelles vers lesquelles le sujet devra pointer. Par cette connexion ce PC envoie un signal qui synchronise l'apparition et l'extinction de la cible avec le début et la fin de l'acquisition des données par l'OPTOTRAK®.

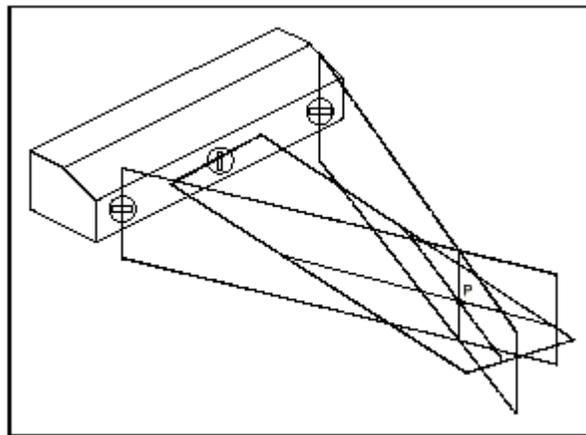
La caméra est un appareil de mesure de mouvement à distance en 3 dimensions pré-calibré. Le Senseur de Position qui est le dispositif de détection de mouvement de l'OPTOTRAK® est composé de trois CCD (Charge-Coupled Device ou DCC, Dispositif Couplé à la Charge) unidimensionnels montés sur une barre stabilisée. Seul un unique Senseur de Position est nécessaire pour mesurer les positions tridimensionnelles des marqueurs. Un DCC est un dispositif photoélectrique constitué d'une ou plusieurs rangées de pixels sensibles à la lumière. Ce dispositif mesure la quantité de lumière qui vient frapper chaque pixel. Ce type de DCC qui est utilisé dans l'OPTOTRAK® possède une rangée de 2048 pixels. Cette unique rangée de pixels est utilisée pour déterminer la position moyenne des infrarouges arrivant sur le dispositif. Dans un système OPTOTRAK® 3020, trois DCC sont contenus dans le Senseur de Position, le rendant capable de générer des coordonnées



**Figure 24.** Le sujet en train de prendre un objet est enregistré par le système OPTOTRAK®. La distance entre la caméra et la table a été réduite pour photographier l'ensemble.

3D à lui seul. Le centroïde est la position moyenne de l'émission infrarouge d'un marqueur au travers du dispositif DCC. Considérant que chaque DCC possède 2048 pixels, une valeur de 1024 pour le centroïde indiquerait que le marqueur émet une lumière infrarouge au centre de ce DCC. Un algorithme est utilisé pour mesurer précisément la position moyenne de l'émission infrarouge, qui occupe en général plusieurs pixels. Cet algorithme habituel permet une bien meilleure résolution que la quantité effective de pixels du dispositif. Par exemple, une résolution de 1:200,000 peut être obtenue avec un dispositif DCC qui ne contient que 2048 pixels.

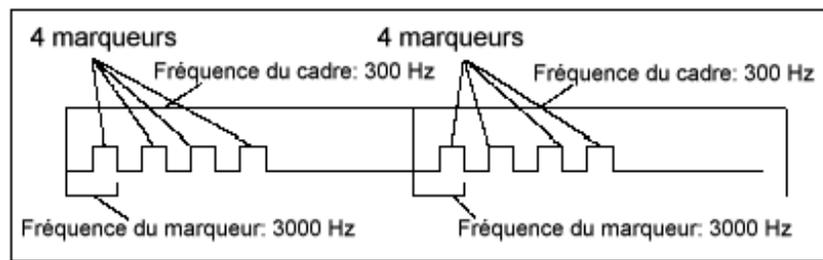
Les marqueurs sont composés de diodes émettrices de lumière infrarouge lorsqu'on y fait passer du courant. Reliées à un câble et à un raccord, les diodes sont utilisées pour définir le point que l'on veut mesurer. Un marqueur doit être "détecté" par un minimum de trois lentilles couplées afin de déterminer une mesure en 3D de celui-ci. La lumière infrarouge est analysée par trois capteurs ('position sensor') situés dans la caméra. Ce sont des capteurs linéaires à une dimension dont deux sont orientés à angle droit du troisième. De façon à générer une position 3D du marqueur, chaque capteur unidimensionnel détecte un plan dans lequel se trouve le marqueur. En déterminant l'intersection de ces trois plans, il est possible de reconstruire la localisation 3D du marqueur. Le point d'intersection des trois plans est appelé la localisation 3D du marqueur (Figure 25).



**Figure 25.** Reconstruction 3D utilisant l'intersection de plans.

La précision des mesures se situe à deux niveaux: au niveau spatial, les capteurs étant dans une position fixée en usine, la précision spatiale est optimale, elle est de 0.1 mm en mesure statique et dynamique. Au niveau temporel, la mesure de précision est calculée par rapport au nombre de fois où chaque marqueur s'allume par seconde, qui peut aller jusqu'à

3500 pour un marqueur, est la mesure de précision temporelle (Figure 26). Le taux du cadre est le nombre de fois que chaque marqueur est échantillonné par seconde et il est exprimé en Hertz. Le taux du cadre maximal représente approximativement la fréquence maximale du marqueur divisée par le nombre de marqueurs visible. Nous avons utilisé une fréquence de 250 Hz.



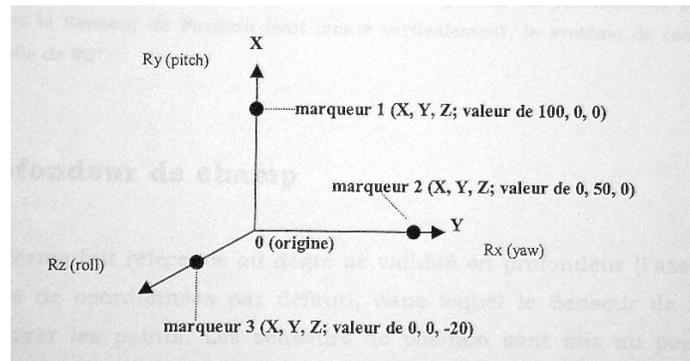
**Figure 26.** Diagramme illustrant la relation entre la fréquence du cadre et la fréquence du marqueur (2 cadres de données).

Ce système crée un espace dans lequel toutes les distances sont conservées. Pour s'affranchir des changements de position de la caméra par rapport au dispositif expérimental, il est préférable d'utiliser un système de coordonnées propre défini par l'utilisateur. Dans ce but on utilise trois marqueurs fixes disposés selon un triangle rectangle. Le repère orthogonal (O, i, j) ainsi formé sera utilisé pour le calcul ultérieur des coordonnées spatiales. Le programme Optoaxe® permet de recalculer (changement de repère établi à l'aide d'une matrice de rotation), les coordonnées du marqueur dans ce nouveau cadre de référence. Pour cela on doit indiquer le marqueur qui définit l'origine du repère, celui qui détermine l'axe des Y, et enfin celui qui détermine les deux autres plans.

## II. Système de coordonnées

Il fournit un système d'axes géométriques dans lequel les positions des marqueurs seront mesurées. En d'autres termes, il fournit un cadre de référence pour les positions des

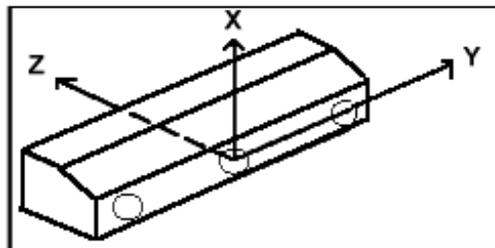
Position possède un système de coordonnées pré-calibré qui se rapporte au système de coordonnées global et qui est établi dans le système de coordonnées par défaut (Figure 27). Lors d'un événement pour lequel on veut mesurer la localisation des marqueurs dans un système autre que le système de coordonnées par défaut, il faudrait établir un nouveau système de coordonnées défini par l'opérateur au moyen du processus de calibration.



**Figure 27.** Diagramme montrant comment seraient mesurés trois échantillons de marqueurs dans le système de coordonnées par défaut de l'OPTOTRAK®.

## II-1) Système de coordonnées par défaut

Il est établi à la fabrication. Par défaut, chaque Senseur de Position est pré-calibré dans le système de coordonnées droitier suivant (quand le Senseur de Position est monté horizontalement): X est orienté vers le haut, Y est orienté vers la droite quand on fait face au Senseur de Position et Z est orienté directement vers le Senseur de Position (Figure 28). L'origine de ce système de coordonnées se trouve sur la lentille centrale du Senseur de Position.



**Figure 28.** Illustre la localisation et l'orientation du système de coordonnées par défaut. Noter que si le Senseur de

### **III. Profondeur de champ**

Ce terme fait référence au degré de validité en profondeur (l'axe Z dans le système de coordonnées par défaut), dans lequel le Senseur de Position peut mesurer les points. Les senseurs de position sont mis au point pour optimiser leur performance à diverses distances. Il est généralement possible de mesurer un point au-delà de la distance recommandée au Senseur de Position (en augmentant la puissance du marqueur), néanmoins il n'est pas recommandé de mesurer des points situés à une distance inférieure de celui-ci à celle indiquée. Bien que le marqueur puisse être visible à une distance inférieure à celle recommandée, sa position 3D pourrait être imprécise du fait d'une mauvaise mise au point du signal du marqueur. Les Senseurs de Position de mise au point éloignée ne doivent pas être utilisés à moins de 2.2 mètres, les unités de mise au point intermédiaire à moins de 2,0 mètres et les unités de mise au point rapprochée à moins de 1.5 mètres.

#### **III-1) Champ de vision**

Ce terme fait référence à l'intervalle latéral (axes X et Y dans le système de coordonnées par défaut) dans lequel le Senseur de Position peut mesurer le point (i.e., détecter le marqueur). Ce champ de vision est limité par l'intersection des champs visuels de chacune des trois lentilles assemblées dans le Senseur de Position. Chaque ensemble de lentilles possède un champ récepteur de 34° à l'intérieur duquel le marqueur peut être détecté.

### **IV. Cycle de fonctionnement**

Il permet de spécifier le pourcentage de période du marqueur disponible (i.e., marqueur "temps réel") pour lequel celui-ci émettra la lumière infrarouge. L'augmentation du paramètre du cycle de fonctionnement implique que le marqueur sera activé durant un plus long intervalle de temps, ce qui a pour résultat de renforcer le signal du marqueur. Le cycle de fonctionnement doit être augmenté chaque fois que le sujet se trouve éloigné du Senseur de Position du fait que l'éloignement entre celui-ci et le sujet fait diminuer la puissance du signal du marqueur (ce qui peut éventuellement causer sa perte de vue). Il faut noter que lorsqu'un paramètre de cycle de fonctionnement augmente la puissance du signal du marqueur, il diminue également leur durée de vie. Le domaine disponible pour le paramètre de cycle de fonctionnement est 0-25%. Il faut modifier le paramètre de cycle de fonctionnement avec

précaution car la combinaison de cadres de haute fréquence, de cycle de fonctionnement et de voltage peut endommager les marqueurs. Une fois que les marqueurs ont été activés (mis en marche), on doit être capable de les soutenir sans qu'il ne se produise d'échauffement. Pour illustrer la façon dont le cycle de fonctionnement est utilisé, il faut considérer que la fréquence du marqueur est de 2.000Hz et le cycle de 30%. La fréquence de 2.000Hz du marqueur limitera le maximum de la "période du marqueur" (i.e., le marqueur temps réel) à 500 msec. De plus les marqueurs n'émettront des infrarouges que durant 30% de la période du marqueur. Désormais, les marqueurs ne seront effectifs que pendant 150 msec.

#### **IV-1) Dynamique du cycle de fonctionnement**

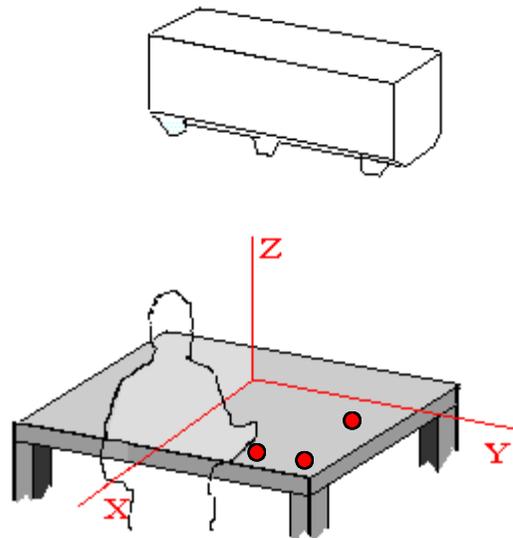
En validant ce signal, l'OPTOTRAK® ajustera automatiquement la durée d'activation du marqueur. Par exemple, si le Senseur de Position ne peut "voir" le marqueur, il augmentera le cycle de fonctionnement. De la même façon, si le marqueur émet trop d'infrarouges, le senseur de position augmentera le cycle de fonctionnement. Cette caractéristique tend essentiellement à égaliser la puissance perçue de tous les marqueurs en modifiant le cycle de fonctionnement de chacun d'entre eux.

#### **IV-2) Niveau de contrôle dynamique (Dynamic Rate Control ou DRC)**

Ce terme se rapporte au niveau d'amplification utilisé pour obtenir la lecture du marqueur. Une valeur de 0% indique qu'un minimum d'amplification est nécessaire au Senseur de Position pour détecter le marqueur, alors qu'une valeur de 100% indique que le maximum d'amplification est requis. Si les valeurs sont toujours de 100%, il conviendra d'augmenter la puissance du marqueur en augmentant son voltage et/ou le cycle de fonctionnement. Si cette valeur est toujours de 0%, il faudra alors diminuer la puissance du marqueur en diminuant le voltage et/ou le cycle de fonctionnement.

### **V. Appareillage**

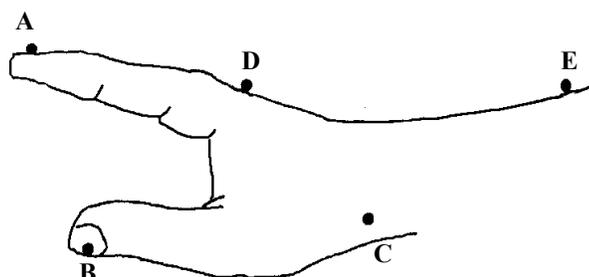
Une table (2.00 x 1.00m) est placée entre la caméra et le sujet. Sa surface est habillée d'un revêtement en acrylique noir de texture uniforme. Le sujet est assis sur un fauteuil devant la table, face à la caméra (Figure 24).



**Figure 29.** La caméra est située à 2.5 mètres au-dessus de l'espace de travail avec alignement de son axe optique avec la verticale. Noter les trois marqueurs sur la table permettant d'évaluer l'acuité du système.

Le point de départ du mouvement est matérialisé par une rondelle en plastique. Sur la table se trouve une rangée de 6 diodes espacées chacune de  $10^\circ$  (excentricité de  $10^\circ$  à gauche à  $40^\circ$  à droite) ainsi que des cibles éclairées et réparties de façon aléatoire. Leur position et leur taille exactes seront détaillées dans les expériences suivantes.

La caméra est située à 2.5 mètres au-dessus de l'espace de travail avec alignement de son axe optique avec la verticale (Figure 29). Trois marqueurs sont placés sur la table afin d'évaluer l'acuité du système. Deux marqueurs sont respectivement collés sur les ongles du pouce et de l'index (expérience 1 et 3). Un autre est placé au poignet, sur la styloïde radiale (expérience 1). Ces marqueurs servent à mesurer les deux principales composantes de la préhension: la composante de saisie (variations de la distance entre les marqueurs du pouce et de l'index au cours du temps) et la composante de transport (variations de position du marqueur du poignet au cours du temps). Deux marqueurs supplémentaires sont utilisés pour mesurer l'angle du poignet: un sur la face dorsale de la main au voisinage immédiat de l'articulation métacarpophalangienne de l'index et l'autre au niveau de l'avant-bras (expérience 1). La position des marqueurs sur le membre supérieur est schématisée dans la Figure 30.



**Figure 30.** Positions de marqueurs sur le membre supérieur. Deux marqueurs sont respectivement collés sur les ongles de l'index (A) et du pouce (B) (expérience 1 et 3). Un autre était placé au poignet, sur la styloïde radiale (C) (expérience 1). Enfin deux marqueurs supplémentaires ont été utilisés pour mesurer l'angle du poignet: un sur la face dorsale de la main au voisinage immédiat de l'articulation métacarpophalangienne de l'index (D) et l'autre au niveau de l'avant-bras (E) (expérience 1).

## VI. Traitement des données

Les coordonnées des marqueurs initialement repérées dans le système de référence par défaut de l'OPTOTRAK<sup>®</sup> sont ensuite converties par le programme Optoaxe<sup>®</sup> en coordonnées repérées par rapport au plan de la table. Il est nécessaire d'effectuer une calibration, à l'aide des cibles et du point de départ, afin de connaître les coordonnées de l'axe de symétrie de la table et la position réelle de chaque cible.

### VI-1) Filtrage des données

Les données sont filtrées à 10 Hz. avec un filtre Butterworth à double passage pour éliminer le bruit de fond lumineux, rééchantillonnées à 100 Hz, puis mises au format ASCII avant d'être traitées. Chaque signal, ici la position des diodes, peut être considéré comme une combinaison de sinusoides étant chacune caractérisée par sa fréquence. Le filtre utilisé ici est un passe-bas, muni d'une fréquence appelée fréquence de coupure au-delà de laquelle les sinusoides sont supprimées. Il fait deux passages, un du début vers la fin des données, et l'autre en sens inverse, permettant ainsi d'annuler les déphasages éventuels. Pour choisir la fréquence de coupure il faut ensuite calculer la valeur du coefficient RMS (Root Mean Square) qui est l'index de la déformation que subit la courbe de position originale lorsqu'elle est filtrée.

Ce programme a été appliqué à un ensemble de positions de diodes utilisé lors d'un mouvement réel. Les coefficients ont été calculés pour une gamme de valeurs de la fréquence de coupure (ici entre 0 et 30 Hz). Les valeurs de déformation des trajectoires, en fonction de la fréquence de coupure, selon chaque axe de mesure pour chacune des diodes mesurées, donnent une courbe de type exponentielle inversée. Au-delà de 10 Hz, le gain, en terme de moindre déformation du signal, est faible. Ceci nous a amené à choisir cette fréquence de coupure.

## **VI-2) Fenêtrage des enregistrements**

Il est ensuite nécessaire de sélectionner la partie de l'enregistrement qui nous intéresse. En effet, les programmes d'acquisition que nous avons employés enregistrent les positions des marqueurs pendant 2 (expérience 1)-5 secondes (expérience 3), les mouvements exécutés font moins de 2 (expérience 1)-3 secondes (expérience 3). Il faut donc éliminer les parties précédant et suivant le mouvement que nous voulons étudier.

Pour ce faire, nous avons défini deux critères de sélection. Le premier pour le début du mouvement, a été de choisir le début du déplacement des doigts, par observation de la courbe résultante ( $z$  non nul). Pour le deuxième, définissant la fin du mouvement, puisqu'il ne nous était pas possible de disposer de contacts électriques entre la main et l'objet, nous avons utilisé la stabilisation de la pince (distance entre le pouce et l'index) qui correspond au moment de la saisie de l'objet. A cet instant, la courbe représentant l'amplitude de l'ouverture de la pince en fonction du temps marque un plateau.

Pour optimiser cette étape du traitement, le logiciel Optodisp® (INSERM) affiche en même temps les courbes qui servent de critères, à savoir la résultante de la position des doigts en fonction du temps et la valeur de l'ouverture de la pince en fonction du temps (Figure 31). Il permet la recherche automatique de tous les fichiers par l'utilisation de noms comportant des caractères génériques, la sélection sur chaque courbe, et enfin il sauvegarde automatiquement le fichier amputé des parties inutiles.



**Figure 31.** Logiciel Optodisp® (INSERM). Deux marqueurs sont respectivement collés sur les ongles de l'index et du pouce. De gauche à droite Visualisation 3D; Visualisation Vitesses (mm/s); Visualisation Temporelle (secondes) (D'après Expérience 3).

### VI-3) Calcul des paramètres

L'étude cinématique du mouvement nécessite le calcul de différents paramètres qui le caractérisent. Chaque paramètre fait appel à un programme de calcul spécifique et les résultats sont stockés dans un fichier qui lui est propre.

L'ouverture de la pince en fonction du temps est calculée par la différence entre les coordonnées des diodes placées sur le pouce et l'index, sur chacun des axes de mesure.

La vitesse du poignet est obtenue en calculant la dérivée première, axe par axe, des coordonnées de la position de la diode fixée en ce point.

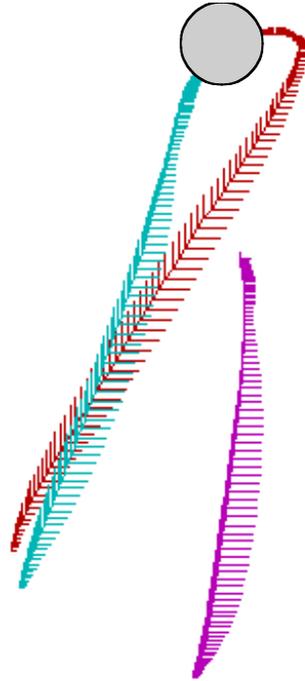
L'accélération est obtenue en dérivant la résultante de la vitesse, ce qui permet d'avoir les accélérations de signe positif et les décélérations de signe négatif. Ce sont les vitesses et les accélérations tangentielles.

Afin de pouvoir établir une moyenne condition par condition pour chaque sujet, les essais individuels sont normalisés dans le temps. En effet, les mouvements individuels peuvent avoir des durées variables. On les ramène donc tous à un nombre de points identiques, ce qui permet ensuite de les regrouper. Cependant, on perd alors toute information temporelle réelle, les dates étant exprimées en pourcentage du temps total.

Une fois ces paramètres calculés, nous pouvons alors regarder leur évolution en fonction du temps réel ou normalisé et relever les dates et amplitudes des différents pics. Différents programmes de présentation et d'étude des valeurs ont été développés.

Le premier programme (Optodisp®-INSERM) détermine l'amplitude et la date des pics. Il donne une représentation graphique sur l'écran des différents paramètres, pince, vitesse et accélération (Figure 31). Ce programme permet aussi de visualiser les trajectoires dans le plan.

Le deuxième programme visualise les trajectoires dans l'espace des diodes enregistrées pour des fichiers de moyennes d'essais. Chacun des points est représenté avec la variabilité selon chaque axe (Figure 32).



**Figure 32.** Représentation des trajectoires moyennes de trois diodes en plan de phase. Elles sont placées sur le pouce (en bleu), l'index (en marron) et le poignet (en violet). Les déviations standard selon l'axe (horizontal) et l'axe Y (vertical) sont tracées pour chacun des échantillons prélevé pour chaque diode mesurée. Un objet cylindrique est représenté en gris.

Le troisième programme calcule un index de variabilité à partir de chaque fichier de moyenne et du fichier de variabilité spatio-temporelle qui l'accompagne. Il est basé sur une méthode de calcul développée par Georgopoulos et al. (1981). Pour chacun des 100 points des courbes de moyenne normalisées, nous calculons l'aire de l'ellipse dont les axes sont constitués par la variabilité en ce point dans chaque direction mesurée. Ces surfaces sont ensuite additionnées et donnent une valeur globale en millimètres carrés. La différence avec les auteurs précités, est que dans leur cas, ils n'utilisent que 25 points. L'utilisation de cet index permet d'avoir une idée de la variabilité de l'ensemble des phases du mouvement. L'étude détaillée peut être faite en suivant l'évolution de la variabilité résultante en fonction du temps.

# **Expérience 1**

## I. Résumé

Le mouvement de préhension de la main droite a été enregistré chez le sujet normal au moyen d'un analyseur informatisé de mouvement. Les mesures se sont appliquées à la cinématique des marqueurs actifs disposés en différents endroits de la main et du bras mobilisé, un sur chacune des extrémités du pouce et de l'index, un sur l'articulation métacarpophalangienne, et un sur la peau immédiatement à côté du processus styloïde du radius au niveau du poignet. Des objets cylindriques de différents diamètres (3, 6, 9 cm) ont été utilisés comme cible. Ces derniers ont été placés dans six différentes positions de l'espace de travail se trouvant sur un cercle centré par l'axe passant par la tête du sujet. Les positions étaient espacées de 10 degrés en commençant à 10 degrés sur la gauche de l'axe sagittal, jusqu'à 40 degrés à droite.

Les composantes de transport ainsi que de la préhension se sont trouvées influencées par la distance entre la position de repos de la main et la position de l'objet. La durée du mouvement, le délai du pic de vitesse du poignet et le délai à l'ouverture maximal de la pince ont variés en fonction de la distance de l'objet, indépendamment de sa taille. La variabilité spatiale du poignet et des doigts décroît très fortement durant la phase de mouvement précédant le contact des doigts avec l'objet. Ceci nous indique que la position finale du pouce et de l'index est une variable de contrôle de la transformation visuo-motrice durant la préhension.

L'orientation de l'axe d'opposition (défini comme la ligne unissant l'extrémité du pouce et de l'index en fin de mouvement) a été mesurée. Différents cadres de référence ont été utilisés. Quand un cadre centré sur l'objet a été utilisé, l'orientation de l'axe d'opposition se trouve modifiée de 10 degrés d'un objet à l'autre. En revanche, quand un cadre centré sur le corps du sujet a été utilisé (avec la tête ou l'avant-bras comme référence), cette orientation se trouve relativement invariable pour les différentes positions et tailles des objets. Le degré de flexion du poignet s'est trouvé peu affecté par la position de l'objet.

Ce résultat associé à la constance de l'axe d'opposition, montre que les mouvements de préhension vers un objet cylindrique sont organisés de façon à minimiser les changements de posture de l'avant-bras.

## **II. Sujets et méthodes**

### **II-1) Sujets**

Quatre sujets droitiers (1 homme et 3 femmes) ont participé à cette expérience. Tous étaient indemnes d'affection neurologique. Tous ont donné leur consentement. Avant l'expérience, la méthode utilisée leur a été expliquée et le but de l'étude leur a été révélé après l'expérience.

### **II-2) Procédure**

Les objets utilisés comme cibles au cours de l'expérience étaient des cylindres de plastique de 9 cm de haut et de 3 diamètres distincts (3, 6 et 9 cm). Leur poids était respectivement de 100, 200 et 300 g. Les cylindres étaient placés debout sur une table horizontale à laquelle le sujet était confortablement assis. Les objets étaient présentés l'un après l'autre dans six positions centrées par la tête du sujet en commençant à 10 degrés à gauche de l'axe sagittal du sujet (-10 degrés), 0 degré (sur l'axe sagittal) et 10, 20, 30, et 40 degrés à droite (Figure 33). La main du sujet était au repos immédiatement à droite de l'axe sagittal du corps, de façon à ce que la pointe du pouce et de l'index soient situés sur cet axe. Cette position correspond approximativement à une distance de 25 cm du centre du corps. La distance entre la position de repos et la position de l'objet mesurée par une diode émettrice de lumière (LED) placée sur le poignet, était de 52 cm pour le positionnement à -10° et respectivement 48.6, 46.3, 44.9, 44.9 et 45.8 cm pour les suivantes.

La présentation des objets a été randomisée pour la position ainsi que la taille. Il était indiqué aux sujets d'atteindre, saisir et soulever les objets en utilisant une prise de précision. Il leur était demandé d'effectuer des mouvements précis et rapides sans bouger leur tronc. Le TOP départ pour initier le mouvement était donné par un signal lumineux d'un LED de couleur rouge placé sur la table devant chaque position des objets. L'enregistrement se prolongeait 2 secondes après le TOP départ. Dix mouvements étaient enregistrés pour chaque position et taille des objets.

### **II-3) Enregistrement des mouvements**

Les mouvements du bras droit ont été enregistrés au moyen d'un système OPTOTRAK® 3020. La position spatiale des marqueurs actifs a été échantillonnée à 250 Hz par une camera composée de trois senseurs infrarouges linéaires. La camera était placée à 2,5 m au-dessus de l'espace de travail avec alignement de son axe optique avec la vertical (Figures 24 et 29).

Deux marqueurs étaient respectivement collés sur les ongles du pouce et de l'index. Un autre était placé au poignet, sur la styloïde radiale (Figure 30). Ces marqueurs ont servi à mesurer les deux principales composantes de la préhension, en d'autres termes la composante de saisie (les variations de la distance entre les marqueurs du pouce et de l'index au cours du temps) et la composante de transport (les variations de position du marqueur du poignet au cours du temps). Deux marqueurs supplémentaires ont été utilisés pour mesurer l'angle du poignet: un sur la face dorsale de la main au voisinage immédiat de l'articulation métacarpophalangienne de l'index et l'autre au niveau de l'avant-bras.

Afin d'évaluer l'acuité dynamique du système (Haggard et Wing 1990), la position des trois marqueurs montés sur une structure rigide a été enregistrée lors d'un déplacement pseudo planaire de la structure dans un mouvement parallèle à la table ou lors d'une rotation dans l'espace. La distance entre les trois marqueurs était traitée dans 2500 fenêtres pour chaque condition. Le taux maximum obtenu pour la distance moyenne était de 0,7 mm, et la déviation standard maximale obtenue pour chaque condition était de 0,1 mm. Cette mesure dynamique confirme la précision nominale de 0,1 mm donnée par le système OPTOTRAK® 3020. Dans cette étude nous ne considérons comme significatives (nous ne prenons en compte) que les différences supérieures à cette valeur, en dépit du fait qu'une différence statistiquement significative peut être observée pour des différences moindres.

## **III. Traitement des données**

### **III-1) Paramètres cinématiques**

Après acquisition, les données de positions ont été filtrées à l'aide d'un filtre Butterworth de deuxième ordre à double passage. Une fréquence de coupure de 10 Hz a été utilisée.

Le début du mouvement était déterminé visuellement comme la première valeur croissante d'au moins sept points sur l'enregistrement de la position du pouce. La finalisation du mouvement était déterminée de façon similaire sur la courbe exprimant la distance entre le pouce et l'index, comme le point pour lequel la distance entre les doigts cessait de décroître.

Les paramètres cinétiques ont également été mesurés sur la trajectoire des marqueurs. Pour la composante de transport, la vitesse tangentielle des marqueurs du poignet a été mesurée. Pour la composante de saisie, les valeurs de la distance maximale entre les doigts (pince d'ouverture maximale), et le temps (délai) de la pince d'ouverture maximale ont été mesurés. Enfin, l'angle du poignet en fin de mouvement a été mesuré.

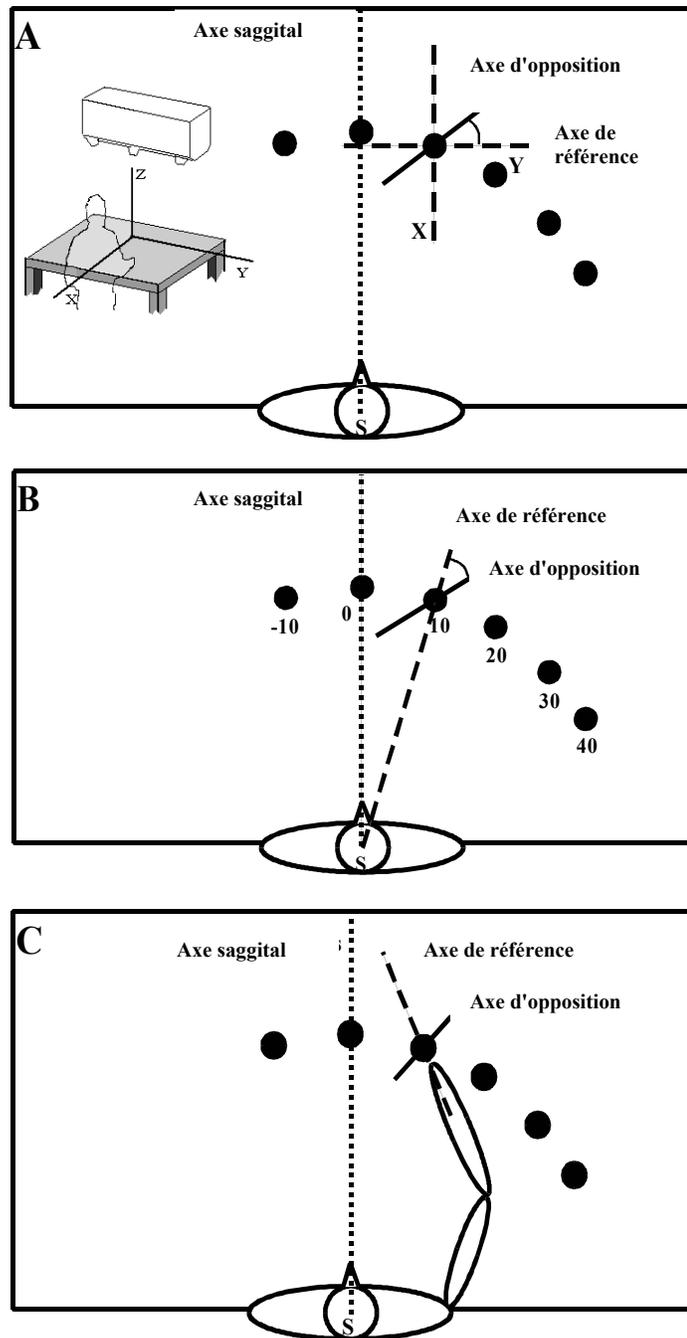
### III-2) Paramètres spatiaux

La cinématique des trois marqueurs principaux et leur variabilité au cours d'épreuves répétées ont été mesurées en trois dimensions. La variabilité spatio-temporelle a été quantifiée après normalisation du temps des données. Les déviations standards des positions moyennes de X, Y et Z de chaque marqueur ont été calculées pour chacun des 100 points des courbes de moyenne normalisées (Georgopoulos et al. 1981). La variabilité a été exprimée de la façon suivante:

$$A = \sqrt{sdX^2 + sdY^2 + sdZ^2}$$

Pour reconstruire l'axe d'opposition, les positions de la pointe du pouce et de l'index ont été échantillonnées en fin de mouvement. L'axe d'opposition est définie comme la ligne unissant ces deux points. Son orientation a été mesurée pour chaque position et taille des objets et en fonction de plusieurs cadres de référence à partir du centre de l'objet (cadre centré sur l'objet) ou depuis une partie du corps (cadre centré sur le corps).

**Cadre centré sur l'objet.** L'espace de travail a été défini par les axes X, Y et Z du système OPTOTRAK®. L'axe Y a servi de référence pour le calcul de l'angle d'orientation de l'axe d'opposition (Figure 33A). Pour permettre de comparer les valeurs de cet angle pour les mouvements en direction des objets de position et de taille différents, le centre de l'objet a été considéré au



**Figure 33.** Représentation schématique des différents espaces de travail référentiels utilisés pour calculer l'orientation de l'axe d'opposition depuis la position de la caméra placée au-dessus de la table. Le sujet (S) est confortablement assis face à la table. Les objets furent placés dans six positions depuis  $-10^\circ$  à  $40^\circ$ , centrés sur l'axe corporel du sujet. Les axes X et Y représentent les axes mesurés par la caméra. L'orientation de l'axe d'opposition se calcule selon l'angle défini par la ligne qui unit les doigts à l'axe référentiel. Quand l'espace de travail référentiel est l'objet (A), le centre de l'espace est donné par le centre de l'objet en question. L'axe référentiel est l'axe Y du système de mesure. Quand l'espace de travail référentiel est le sujet (B), l'axe de référence est défini par la ligne traversant perpendiculairement l'axe vertical de la tête et au centre de l'objet. Quand l'espace de travail référentiel est l'avant-bras (C), l'axe de référence est représenté par

cours de chaque épreuve, comme le centre de l'espace de travail. De cette façon, les coordonnées X et Y de la position des doigts sur l'objet (et ainsi l'axe d'opposition) se referaient au même point pour toutes les épreuves.

**Cadre centré sur le corps** L'axe de référence a été défini comme la ligne joignant le centre de la tête du sujet et le centre de l'objet (Figure 33B). L'orientation de l'axe d'opposition a été calculé par rapport à cet axe de référence. Pour comparer l'orientation de l'axe d'opposition pour les mouvements dirigés vers des objets de tailles et de positions distinctes, l'axe de référence a été soumis à une rotation autour de la tête du sujet, de façon à ce que les axes d'opposition soient superposables pour toutes les épreuves.

**Cadre centré sur l'avant-bras** L'axe de référence a été défini comme la ligne reliant l'avant-bras au LED fixe sur le poignet en fin de mouvement (Figure 33C).

Une mesure répétée ANOVA intra-sujet 3 (taille) x 6 (position de la cible) a été effectuée pour chaque paramètre. Un niveau significatif de 0,05 a été choisi. Un test de Newman-Keuls a été utilisé comme test post-hoc.

## **IV. Résultats**

### **IV-1) Composante de transport**

#### **IV-1-1) Durée du mouvement**

Il a été observé un effet significatif de la position de l'objet sur la durée du mouvement ( $F(5,25)=7,07$ ;  $P<0,0003$ ). L'analyse post-hoc montre une tendance de la durée du mouvement à covarier avec l'amplitude du mouvement. Elle était plus importante pour les objets impliquant une distance supérieure entre la main et l'objet (Figure 34A). La taille de l'objet n'a pas montré avoir d'influence sur la durée du mouvement.

#### **IV-1-2) Vitesse**

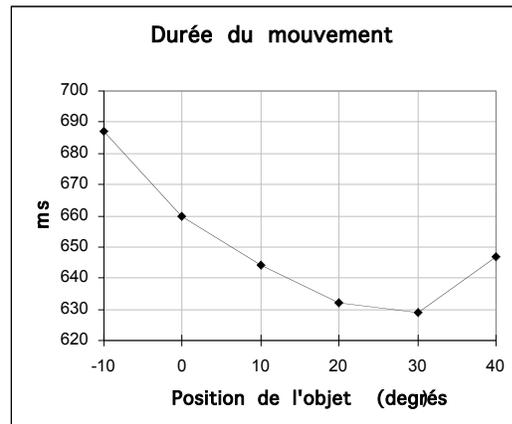
Il a été observé un effet significatif de la position de l'objet sur le délai pour atteindre le pic de vitesse maximale ( $F(5,25)=11,44$ ;  $P<0,0001$ ). Là encore, plus grande était la distance devant être parcourue par la main, plus tard se produisait le pic de vitesse (Figure 34B). Un effet de la position de l'objet sur l'amplitude du pic de vitesse a également pu être observé ( $F(5,25)=4,50$ ;  $P<0,046$ ). Le pic de vitesse était supérieur pour des mouvements orientés vers la position des objets à  $-10^\circ$ ,  $30^\circ$  et  $40^\circ$  que pour des mouvements orientés vers les objets placés dans la zone centrale de l'espace de travail. Cependant cette différence ne dépassait pas 10% des valeurs du pic.

#### **IV-2) Composante de saisie**

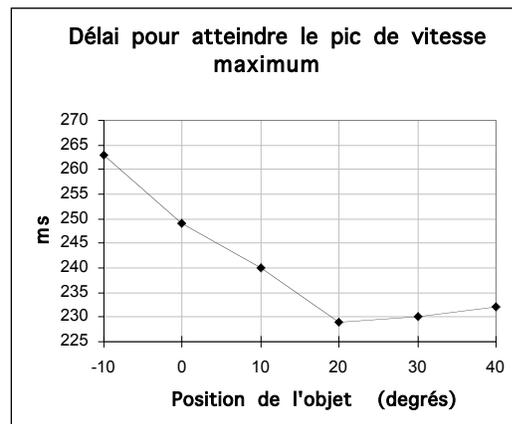
##### **IV-2-1) Effet de la taille de l'objet sur l'ouverture de la pince**

L'effet habituel de la taille d'un objet sur l'ouverture maximale de la pince a été observé, i.e. plus grand est l'objet, plus ample est l'ouverture de la pince ( $F(2,10)=151,91$ ;  $P<0,0001$ ). Il a également été observé un effet principal significatif de la taille de l'objet sur le temps nécessaire pour atteindre la pince d'ouverture maximale ( $F(2,10)=7,58$ ;  $P<0,01$ ). L'analyse post-hoc révèle que cet effet était principalement dû aux mouvements dirigés vers les objets les plus grands pour lesquels le délai pour constituer la pince d'amplitude maximale était plus long (de 40 ms) que pour les petits objets.

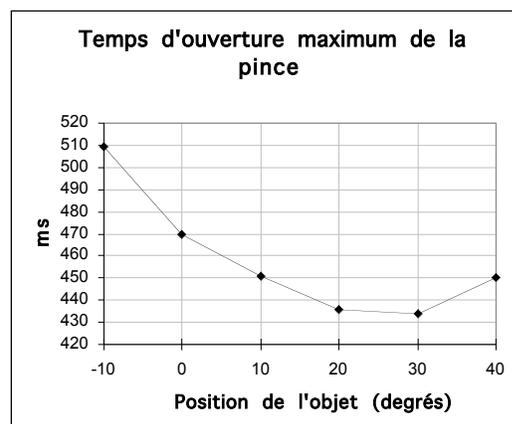
A



B



C



**Figure 34.** Effets de la position de l'objet sur les paramètres temporels du mouvement. A) Durée du mouvement B) Délai pour atteindre le pic de vitesse maximale C) Temps d'ouverture maximale de la pince.

#### IV-2-2) Effet de la position de l'objet sur l'ouverture de la pince

Le temps d'ouverture maximale de la pince s'est trouvé affecté par la position de l'objet ( $F(5,25)=14,79$ ;  $P<0,0001$ ). Il était supérieur pour les objets situés à  $-10^\circ$  (i.e., placés à une distance supérieure de la main) que pour les mouvements dirigés vers un objet situé à l'autre extrémité de l'espace de travail (Figure 34C). L'amplitude de la pince d'ouverture maximale était moindre quand les mouvements se produisaient vers un objet situé à  $-10^\circ$  qu'à  $40^\circ$  pour une taille donnée ( $F(5,25)=14,79$ ;  $P<0,0001$ ).

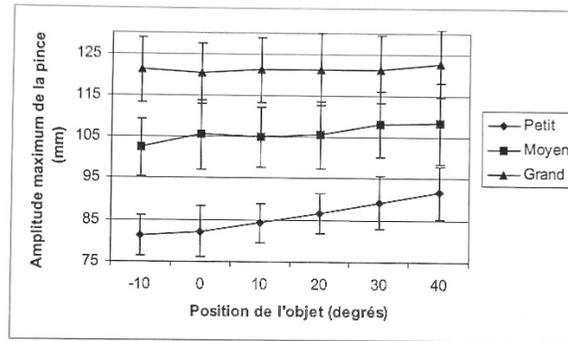


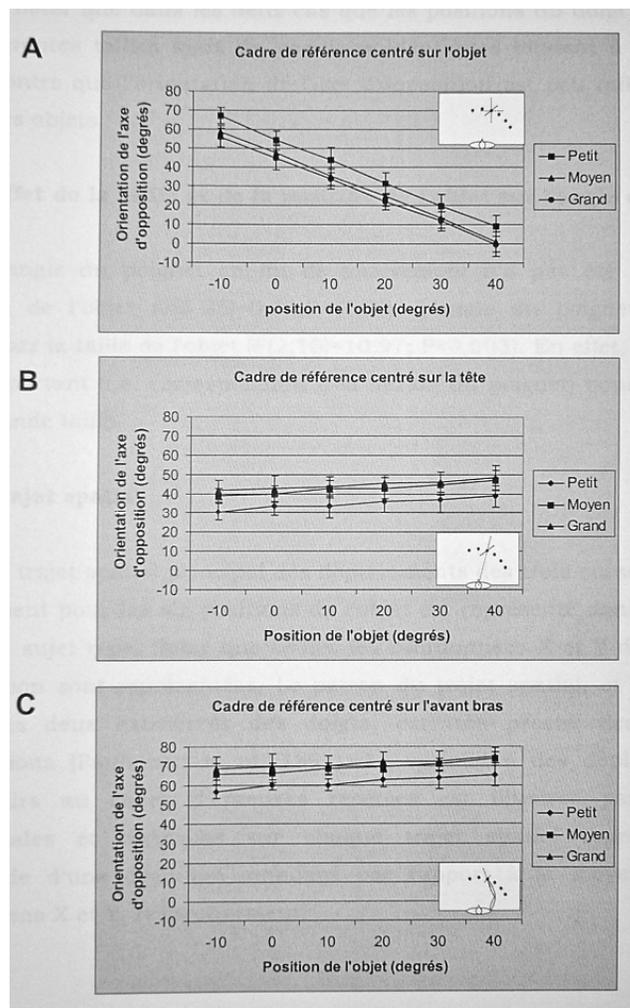
Figure 35. Effets de la position de l'objet sur l'ouverture de la pince.

Cet effet était plus marqué pour les objets de petite taille et montrait une tendance à la "saturation" pour ceux de grande taille (Figure 35). Il est important de noter que les différences mesurées dans ces expériences étaient jusqu'à dix fois supérieures à la résolution spatiale du système d'enregistrement.

#### IV-2-3) Effet de la position et de la taille sur l'orientation de l'axe d'opposition

Une différence marquante a été observée selon que l'orientation de l'axe d'opposition était exprimée par rapport au cadre de référence centré par l'objet ou par rapport à celui centré par le corps. Dans le cadre centré sur l'objet, l'orientation de l'axe d'opposition varie de façon monotone comme une fonction de la position de l'objet. La différence entre un objet et le suivant était pratiquement exactement de  $10^\circ$  (Figure 36A). Par contre, dans le cadre centré par le corps, la variation totale d'orientation entre l'objet situé à  $-10$  degrés et celui situé à  $40$  degrés ne dépassait pas  $10^\circ$  (Figure 36B). La même constatation a pu être faite pour les trois tailles des objets. Une faible variation de l'angle d'opposition a pu également être observée

Ce résultat est illustré plus loin dans la Figure 37 pour les cadres centrés par l'objet et la tête du sujet. Les positions de la pointe de l'index et du pouce d'un sujet représentatif ont été déterminées pour les trois tailles d'objets et leurs six positions. Dans la Figure 37A, où les coordonnées centrées sur l'objet ont été utilisées, la position de l'index apparaît clairement distincte pour chaque position de l'objet. Dans la Figure 37B, où les coordonnées centrées sur la tête du sujet ont été utilisées, les différentes positions de l'index sont superposées.



**Figure 36.** Orientation de l'axe d'opposition par rapport au cadre de référence. A) centré sur l'objet. B) et C) centré sur le sujet.

Il est à noter que dans les deux cas que les positions du doigt sur les objets de différentes tailles mais de positions identiques tendent à être alignées. Ceci montre que l'orientation de l'axe d'opposition est peu influencée par la taille des objets.

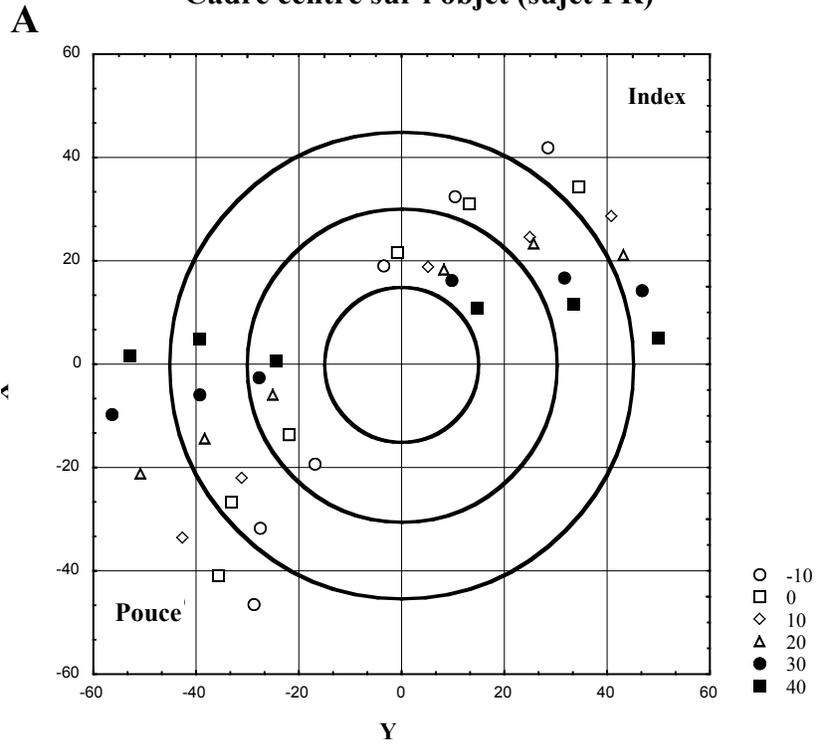
#### **IV-3) Effet de la taille et de la position de l'objet sur l'angle du poignet**

L'angle du poignet en fin de mouvement n'a pas été affecté par la position de l'objet ( $F(5,25)=0,52; P<0,7558$ ). L'angle du poignet s'est trouvé affecté par la taille de l'objet ( $F(2,10)=10,97; P<0,003$ ). En effet, il a été trouvé plus important (i.e. correspondant à la flexion du poignet) pour les objets de plus grande taille.

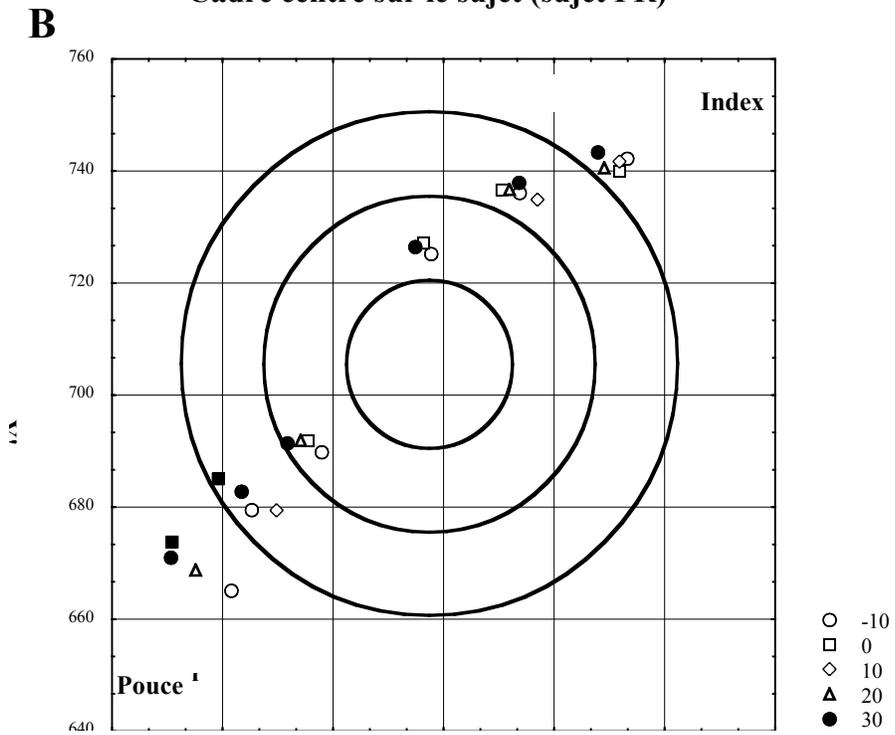
#### **IV-4) Trajet spatial**

Le trajet spatial principal des déplacements des trois curseurs durant le mouvement pour les six positions de l'objet est représenté dans la Figure 38 pour un sujet type. Noter que seules les coordonnées X et Y des marqueurs de position sont représentées. Le patron du trajet spatial, et en particulier ceux des deux extrémités des doigts, est très proche des précédentes descriptions (Paulignan et al. 1991). La variabilité des déplacements des marqueurs au cours d'épreuves répétées est illustrée par des barres horizontales et verticales sur chaque trajet spatial représentant une amplitude d'une déviation standard par rapport à la moyenne dans les dimensions X et Y, respectivement.

**Cadre centré sur l'objet (sujet PR)**



**Cadre centré sur le sujet (sujet PR)**



**Figure 37.** Effet de la taille et de la position de l'objet sur la position finale des doigts. La position des doigts est calculée dans chaque espace de travail référentiel. A (centré sur l'objet), B (centré sur la tête du sujet). Noter que la position finale des doigts se modifie avec la position et la taille de l'objet quand on est centré sur l'objet. En revanche, quand l'espace de travail est centré sur la tête, la position finale des doigts se superpose dans les différentes positions des objets. Les trois cercles représentent les trois tailles des objets.

La variabilité en fonction du temps, exprimée sous la forme:  $A = \sqrt{sdX^2 + sdY^2 + sdZ^2}$ , est illustrée dans la Figure 39 pour chacun des trois marqueurs. Il est clair que la variabilité n'était pas uniformément distribuée au cours de la durée du mouvement, étant plus longue durant la phase précoce de celui-ci (durant la phase d'accélération) et décroissant brutalement quand la main s'approchait de l'objet. Durant cette phase tardive, comme dans l'exemple de la Figure 39, la variabilité du trajet spatial des doigts devient moins marquée que celle du poignet. Une comparaison statistique des quatre sujets portant sur le dernier point enregistré sur les trois courbes de variabilité a révélé un effet significatif quand le marqueur (poignet, index ou pouce) est le facteur considéré ( $F(2,6)=31,67$ ;  $P<0,0006$ ). L'analyse post-hoc a montré que le point correspondant au poignet était significativement différent de ceux correspondant aux doigts.

## V. Discussion

### V-1) Effet de la position de l'objet sur le mouvement de préhension

Les présents résultats améliorent notre compréhension du mouvement de préhension. Contrairement aux études précédentes qui se limitaient à des mouvements d'amplitudes différentes dans le plan sagittal (ou à une zone limitée de l'espace de travail proche du plan sagittal), nous avons ici exploré des mouvements dirigés vers des objets amplement distribués dans l'espace de travail. Il est cependant à noter, que du fait de la répartition des objets, ceux-ci se trouvent positionnés relativement concentriquement par rapport à l'axe vertical du sujet. Les objets situés à différentes positions se trouvaient également à des distances distinctes de la position de repos de la main. C'est pourquoi les effets produits par les mouvements de changements de direction et d'amplitude sur le patron de préhension se sont trouvés partiellement confondus.

La position de l'objet dans l'espace de travail affecte en premier lieu la cinétique de la phase d'extension de la préhension (la composante de transport). La durée du mouvement, la durée de la phase d'accélération (délai au pic de vitesse) et l'amplitude du pic de vitesse ont été trouvées significativement influencées. Les résultats rendent majoritairement compte de changements liés à la distance à laquelle l'objet est situé: comme il est montré dans les Figure 34A et B, l'effet de la distance sur la durée du mouvement et la durée de l'accélération se produit quelque soit la position de l'objet. Le pic de vitesse, cependant, était corrélé à

l'observe habituellement l'amplitude du mouvement varie le long d'une direction (e.g. Jeannerod, 1984).

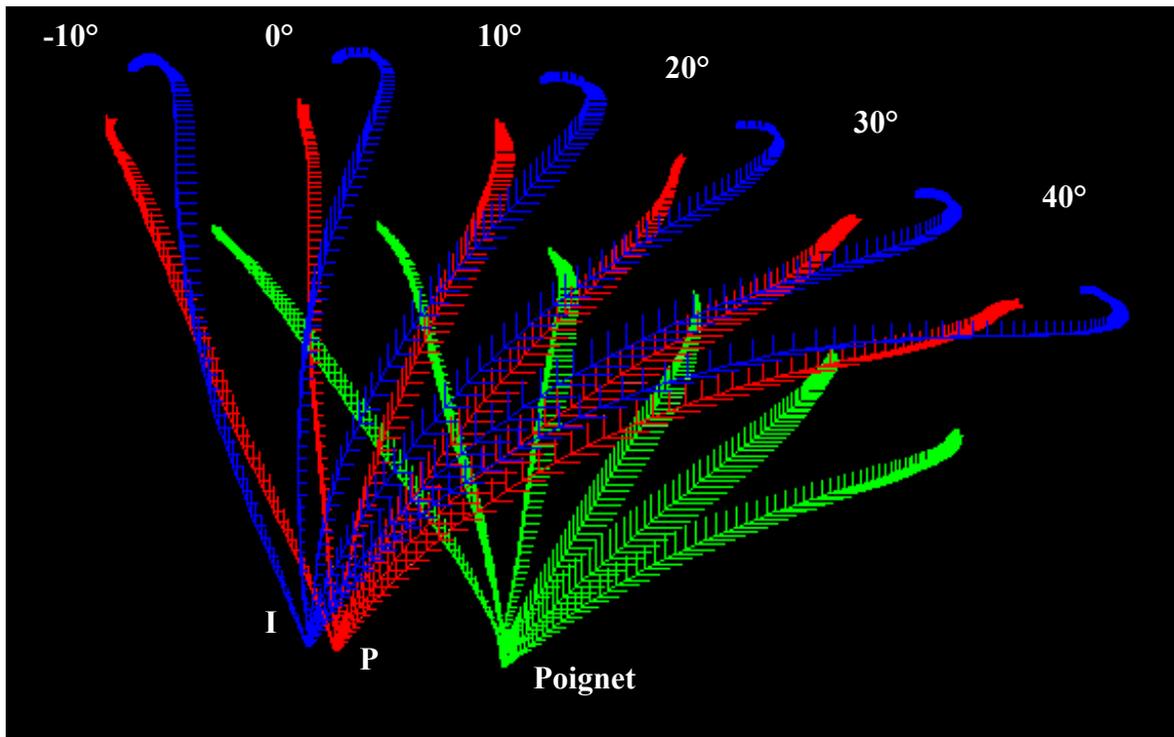
Des effets similaires ont été observés pour la composante de prise. Le délai à la pince d'ouverture maximale et l'amplitude de la pince de maximale ouverture étaient affectés par la position de l'objet. La taille de la pince constituée par les doigts, par exemple, tend à être supérieure pour un objet de même taille mais situé du côté droit (et donc à une distance plus courte de la position de repos de la main) que lorsque celui-ci est placé sur la partie gauche du champ de présentation. Ce résultat est en apparence contradiction avec les précédents montrant que la taille de la pince tend à augmenter avec la distance à laquelle est placé l'objet dans le plan sagittal (Jakobson and Goodale 1991; Chieffi and Gentilucci 1993). On ne peut exclure la possibilité qu'en augmentant la distance de l'objet dans chaque direction on obtienne une augmentation de l'ouverture maximale de la pince comme l'ont décrit ces auteurs.

Ce que nos résultats révèlent ainsi, est une relative condition isotrope de l'espace de travail par rapport à l'organisation du mouvement de préhension. Ce résultat est relativement surprenant, au moins en ce qui concerne la composante de transport. Des mouvements dans différentes directions impliquent des combinaisons distinctes dans la rotation des articulations. Un mouvement dirigé vers l'objet situé à l'extrême gauche met en jeu une adduction de l'épaule et une extension du coude, alors qu'un mouvement en direction de l'objet situé à l'extrême droite met en jeu une abduction de l'épaule et une extension modérée du coude. En dépit de ces différences marquées dans la configuration du membre, le même cadre temporel gradué pour la distance est utilisé pour l'exécution du mouvement.

## **V-2) Détermination de l'axe d'opposition**

Un autre point de discussion concerne l'introduction de l'axe d'opposition comme un paramètre descriptif de la préhension. Bien que ce concept ait déjà été utilisé par divers auteurs (Napier 1955; Iberall et al. 1986), seules quelques études sur l'orientation de l'axe d'opposition sont disponibles dans la littérature (Carey et al. 1996; Gentilucci et al. 1996). La présente expérience apporte d'importants et nouveaux résultats sur la façon dont sont sélectionnés les points où l'extrémité des doigts entre en contact avec la surface de l'objet. Le premier résultat montre que le trajet dans l'espace de l'extrémité des deux doigts au cours de mouvements répétés vers un même objet tend à converger vers le point de contact, ainsi que l'indique la diminution brutale de la variabilité au cours de la phase finale de la trajectoire.

Ceci suggère fortement que la position finale des doigts (et donc l'orientation de l'axe d'opposition) soit une variable contrôlée de la préhension.

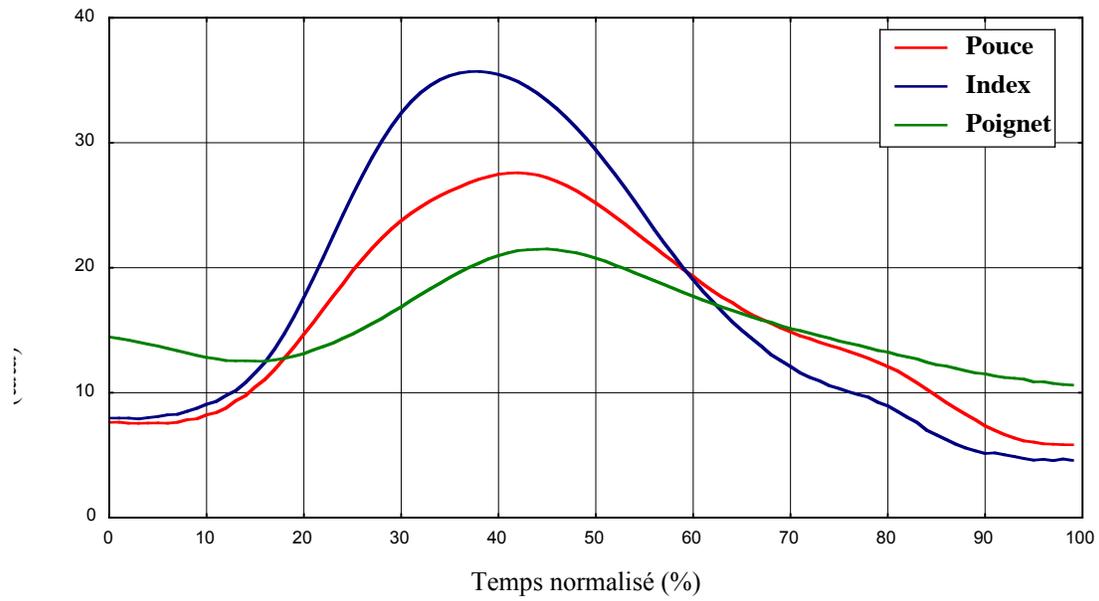


**Figure 38.** Trajectoire spatiale Moyenne XY du trajet spatial de 10 mouvements du poignet, pouce (P) et index (I) du même sujet (PR). Les mouvements dirigés vers les diverses positions des objets ont été superposés. Les lignes horizontales et verticales unies au trajet spatial représentant l'amplitude d'une déviation standard par rapport au trajet spatial moyen dans les dimensions X et Y.

Le deuxième résultat montre que cette position est déterminée non pas par rapport à des coordonnées externes (visuelles), mais par rapport à des coordonnées centrées par le corps. Quand on effectue les mesures dans un cadre de référence centré par l'objet, la différence dans l'orientation de l'axe d'opposition entre des positions extrêmes des objets était de 70°. Alors que si cette mesure était effectuée dans un cadre de référence centré par le corps, l'orientation de l'axe d'opposition tendait à être invariante. Comme il est montré dans les Figures 36B et C, la différence d'angle entre l'axe d'opposition pour les objets à l'extrême gauche et à l'extrême droite était de 10° seulement. Du fait que l'angle du poignet ne varie pas pour les différentes positions de l'objet, les résultats exposés plus haut impliquent que l'avant-bras et la main se déplacent comme un tout, indépendamment de la position de l'objet. Ceci a été obtenu en combinant une rotation de l'articulation de l'épaule (pour faire coïncider la position de l'objet dans l'azimut) et de l'articulation du coude (pour faire coïncider la distance de l'objet au corps).

Cela ne signifie pas que dans les conditions normales il ne soit pas possible de conserver une position invariable du bras en dépit de la forme de l'objet: mais le sujet effectue une rotation de son corps autour de l'objet jusqu'à ce que l'orientation de l'axe d'opposition proposé par l'objet devienne compatible avec la position optimale du bras. Le fait que la position de l'axe d'opposition soit traitée par rapport au corps fait de cette possibilité un moyen économique en terme de nombre de degrés de liberté impliqués. Quoiqu'il en soit, dans les conditions expérimentales comme les nôtres qui imposent une position fixe du corps par rapport à l'espace de travail, cette possibilité est exclue.

### Viabilité résultante pour un petit objet situé à 10 degrés



**Figure 39.** Variabilité des mouvements de préhension. Valeurs de la déviation standard résultante par rapport à la trajectoire moyenne des marqueurs infrarouges du pouce, de l'index et du poignet en fonction de la durée du mouvement.

## **VI. Perspectives**

De récentes découvertes montrent que l'activation cérébrale au cours de la représentation mentale d'un acte moteur implique des structures similaires à celles participant à l'exécution réelle du mouvement. Il serait raisonnable de considérer le système moteur comme une continuité entre les mécanismes représentationnels de l'action et l'action en elle-même (performance).

L'étape représentationnelle est incluse dans le concept d'image motrice (Jeannerod et Decety, 1995). L'image motrice est une condition cognitive que nous sommes capables de ressentir avec un minimum d'entraînement lors de situations de la vie quotidienne, comme observer l'action d'une autre personne en désirant l'imiter, anticiper les effets d'une situation, programmer, prétendre ou éviter de bouger ou encore se souvenir d'une action (Williams et al., 1995; Annet, 1995). L'axe d'opposition se présente comme une variable contrôlée de la préhension dans un mouvement réel. Il est licite de considérer qu'il pourrait se comporter de la même façon pour les mouvements imaginaires; c'est à dire dans un contexte où les sujets doivent juger de l'efficacité d'une saisie en fonction de l'orientation de l'axe sans nécessairement passer à l'acte. Au cours de l'expérience 2, les sujets devaient répondre si la prise était efficace en fonction de l'axe imaginaire proposé.

## **Expérience 2**

## **I. Résumé**

Cinq sujets normaux furent assis face à un moniteur placé horizontalement. Un récipient cylindrique rempli d'eau fut placé au centre de l'écran du moniteur. Il fut demandé aux sujets de soulever le cylindre de plastique et de verser l'eau dans un autre récipient en utilisant une pince de précision formée par le pouce et l'index de leur main droite. Après avoir répété plusieurs fois le mouvement, les cylindres furent retirés et les stimuli présentés sur l'écran de l'ordinateur. Chaque stimulus représentait l'image de la surface supérieure du cylindre au même endroit où le récipient réel se trouvait situé lors de la série d'entraînement. Chaque cercle était marqué de deux points de contact définissant un axe d'opposition à différentes orientations par rapport au plan frontal.

La tâche des sujets consistait, lors de l'apparition du stimulus, à répondre le plus vite possible quant à la faisabilité de la réalisation de l'action initialement pratiquée, c'est-à-dire, saisir le cylindre rempli d'eau et verser son contenu dans le second récipient en plaçant les doigts selon l'axe d'opposition marqué sur le cercle. Les temps de réponse furent plus longs pour les prises jugées plus difficiles du fait de l'orientation de l'axe d'opposition. Ce résultat montre que les mouvements imaginaires prennent en considération les limitations biomécaniques du membre supérieur suggérant que l'image motrice opérerait dans des coordonnées égocentriques.

## **II. Introduction**

Il serait raisonnable de supposer qu'il existe une étroite relation entre la simulation mentale d'une tâche motrice et sa réalisation concrète. Dans les deux cas, des structures communes s'activent comme les cortex frontal et pariétal, les ganglions de la base et le cervelet (Decety et al., 1994). Chez les patients présentant des atteintes du système nerveux central et dont les symptômes principaux compromettent la réalisation des mouvements comme dans la maladie de Parkinson, on observe des difficultés pour concrétiser les tâches motrices et pour représenter les mouvements mentalement simulés (Dominey et al., 1995). Les simulations mentales et la réalisation concrète d'un acte moteur pourraient avoir en commun des structures impliquées non seulement dans la phase d'exécution, mais également dans la phase préparatoire du mouvement. Di Pellegrino et al. (1995) ont observé que les neurones du cortex préfrontal du singe normalement activés lors de la phase préparatoire du

mouvement le sont également lorsque l'animal regarde l'expérimentateur effectuer ce même mouvement. Ces résultats suggèrent qu'il existe un mécanisme mental pouvant codifier la représentation d'un mouvement indépendamment de son exécution réelle et que ce mécanisme pourrait être lié à la programmation de la tâche motrice.

Parsons (1987, 1994) évoque que les tâches motrices mentalement simulées mettent en jeu non seulement la transformation visuo-motrice de plusieurs segments articulaires, mais également les limitations mécaniques des mouvements réels. Il étudie l'étroite relation entre le temps requis pour identifier la main droite ou gauche sur une image et celui nécessaire à la reproduction de la configuration de la main. Cela laisse supposer qu'un mouvement mentalement simulé pourrait résoudre une tâche visuelle impliquant l'action d'un segment de membre en trois dimensions. Les similarités existant entre l'action simulée et l'action exécutée sont clairement illustrées par les résultats obtenus en utilisant le paradigme de chronométrie mentale. Il est reconnu, par exemple, que l'action simulée requiert le même temps que l'acte réellement exécuté (voir Jeannerod, 1995) et reproduit la relation vitesse/précision (Fitts, 1954) observée lors de mouvements alternés réels (Sirigu et al., 1996). Cette approche de l'imagerie motrice se focalisant plus particulièrement sur les mécanismes cérébraux mis en jeu que sur le contenu de l'image motrice est fondamentale pour construire des expériences où les uniques données recueillies étaient auparavant basées sur des rapports subjectifs. Si une image motrice présentait une relation quelle qu'elle soit avec l'action qu'elle simule, alors les propriétés appartenant à l'action devraient être exprimées dans cette image.

Dans la présente expérience, les sujets devaient déterminer si la prise était possible en fonction d'une pince de précision imaginaire formée par le pouce et l'index de la main droite. Quel est le système de référence utilisé (par notre système représentationnel) afin d'identifier l'axe au long duquel nos doigts transmettent les forces nécessaires pour saisir et soulever l'objet? Cette question est fondamentale pour la saisie de l'objet. La définition de l'axe d'opposition durant la phase de préparation du mouvement est suggérée par l'analyse de la cinématique de préhension de l'expérience 1. Des résultats similaires furent recueillis par Paulignan et al. (1991), ils montraient que la variabilité de la trajectoire du pouce et de l'index tendait à décroître à leur arrivée à proximité de l'objet. Cela laissait penser que la position finale des doigts possédait une orientation prédictive avant le contact. Si les mouvements imaginaires suivent les règles qui sont celles régissant habituellement le comportement moteur (Decety et Jeannerod, 1996) alors, l'évaluation prospective de la faisabilité de la prise impose au sujet de choisir un cadre de référence permettant d'accomplir la tâche.

### **III. Sujets et méthode**

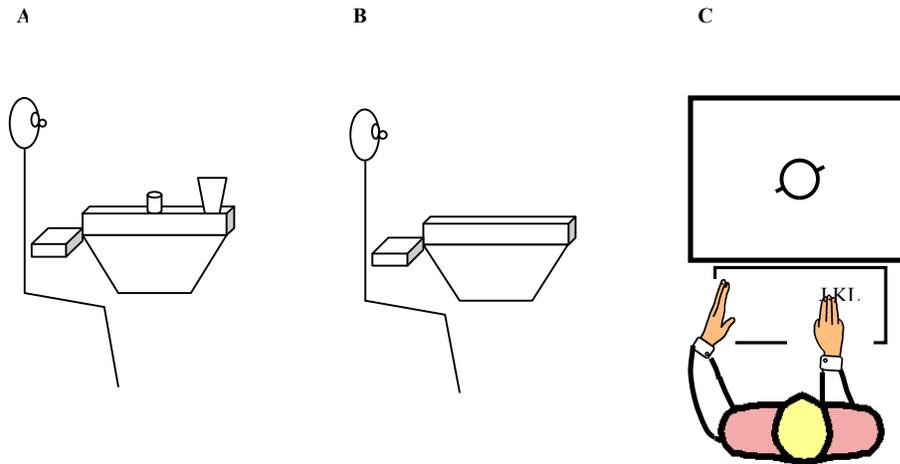
#### **III-1) Sujets**

Cinq sujets droitiers (3 hommes et 2 femmes), de 23 à 39 ans ne présentant aucun trouble neurologique détectable participèrent à l'expérience. Tous furent informés et donnèrent leur consentement. Avant l'expérience, la méthode utilisée leur fut expliquée, et après l'expérience, le but de l'étude leur fut révélé.

#### **III-2) Dessin expérimental**

Les sujets furent confortablement assis face à un écran de 15" orienté horizontalement et dont la surface se trouvait positionnée perpendiculairement à l'axe du corps à une distance d'environ 45 cm sous la ligne orbitoméatale. Il leur était demandé de placer le clavier sur leurs genoux et de le tenir à l'aide de leur main gauche (Figure 40). L'expérience débutait par une série préliminaire de façon à clarifier les instructions: un récipient cylindrique opaque rempli d'eau (5 cm de haut, 3 cm de diamètre et pesant 30 grammes) fut placé au centre de l'écran du moniteur à une distance de 50 cm du plan du corps. Un second récipient de plastique était placé derrière le premier. Les sujets devaient soulever le cylindre en plastique rempli d'eau, verser l'eau dans le second récipient et le remettre à sa place de départ en utilisant une pince de précision formée par l'index et le pouce de la main droite (Napier, 1956). On leur demandait également d'observer attentivement l'axe défini par les points de contact des doigts sur la surface du cylindre au long duquel les forces s'appliquaient durant la prise (l'axe d'opposition).

Il leur était explicitement interdit d'utiliser la main gauche ou d'autres doigts que l'index et le pouce de la main droite. Ils avaient également pour instruction de ne pas se lever, de ne pas utiliser de pince verticale et de ne pas réaliser de mouvement de pronation/supination du poignet pour accomplir le mouvement de saisi. Cet exercice fut répété au moins 20 fois avant que les deux objets soient retirés de la vue des sujets.

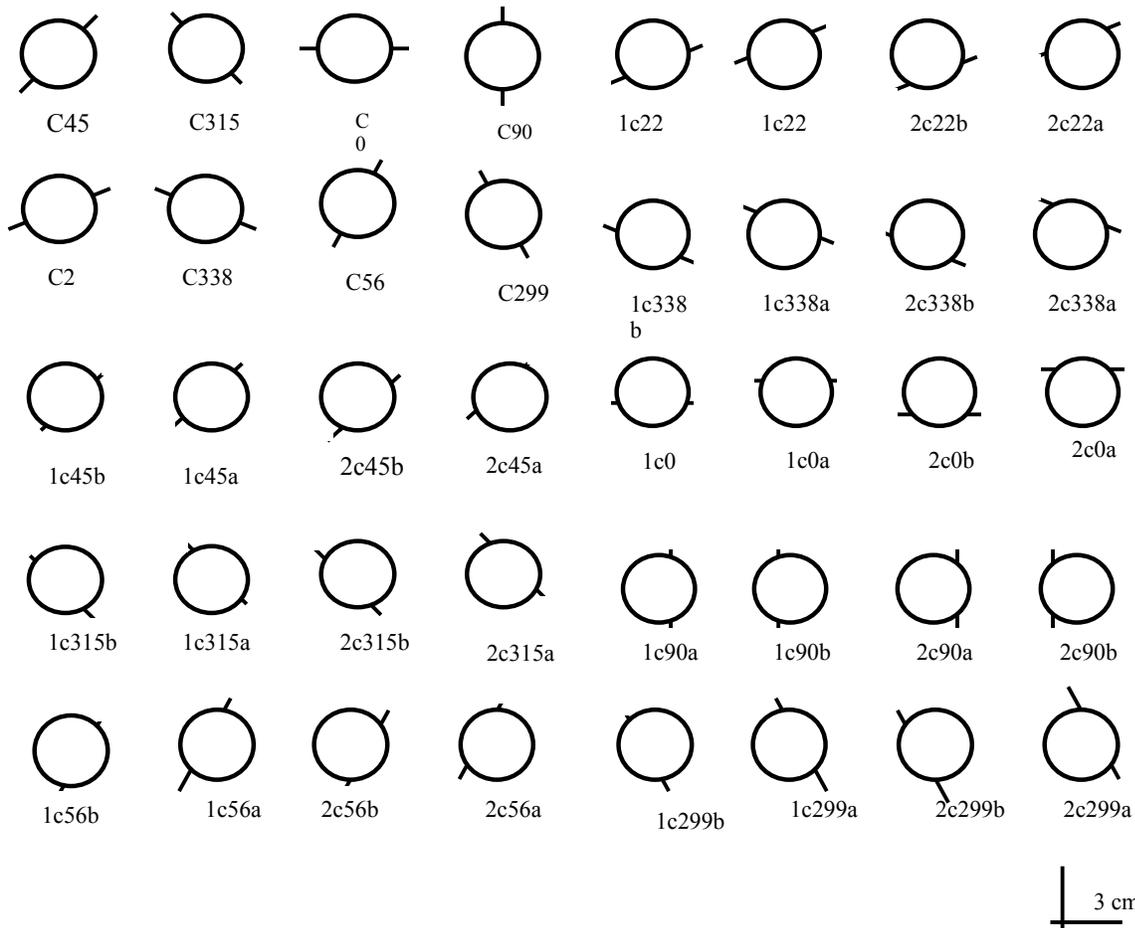


**Figure 40.** A) Mouvement réel. Un récipient cylindrique opaque rempli d'eau (5 cm de haut, 3 cm de diamètre et pesant 30 grammes) fut placé au centre de l'écran du moniteur à une distance de 50 cm du plan du corps. Un second récipient de plastique était placé derrière le premier. Les sujets devaient soulever le cylindre en plastique rempli d'eau, verser l'eau dans le second récipient et le remettre à sa place de départ en utilisant une pince de précision formée par l'index et le pouce de la main droite (Napier, 1956). B) et C) Mouvement imaginaire. L'écran de l'ordinateur fut utilisé pour diffuser l'image de la surface supérieure du cylindre (un cercle) marqué par deux points de contact qui définissaient un axe d'opposition. La tâche consistait à répondre le plus rapidement possible à l'apparition du stimulus quant à la possibilité de réaliser l'expérience préalablement enseignée en fonction de l'axe d'opposition indiqué sur le cercle. Aucun mouvement réel n'était autorisé. Le sujet devait graduer le niveau de faisabilité de la prise selon trois niveaux ("facile", "difficile", "impossible"), en utilisant respectivement l'annulaire (touche "l"), le majeur (touche "k") et l'index (touche "j") de la main droite.

Lors de l'expérience en elle-même, l'écran de l'ordinateur fut utilisé pour présenter les stimuli cibles (Figure 41). Chaque série était constituée par un point de fixation central durant 500 millisecondes, suivi par l'image de la surface supérieure du cylindre (un cercle) qui apparaissait durant 5 secondes au même emplacement où le cylindre réel était placé au cours de la série préliminaire. Chaque cercle était marqué par deux points de contact qui définissaient un axe d'opposition à  $0^\circ$ ,  $22^\circ$ ,  $45^\circ$ ,  $56^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $-22^\circ$ ,  $(315^\circ)$ ,  $-45^\circ$  ( $315^\circ$ ), et  $-56^\circ$  ( $304^\circ$ ) par rapport au plan frontal. Par ailleurs, les points de contact étaient placés de telle sorte que l'axe d'opposition passait par le centre du cercle ou à 3 ou 6 millimètres de celui-ci. Enfin, un certain nombre de stimuli impossibles furent introduits afin d'évaluer le niveau d'attention du sujet durant l'épreuve. Ces stimuli proposaient des prises impliquant deux fois le même doigt (par exemple index, index) à l'emplacement des deux marques portées sur le

La tâche consistait à répondre le plus rapidement possible à l'apparition du stimulus quant à la possibilité de réaliser l'expérience préalablement enseignée. C'est-à-dire saisir le cylindre rempli d'eau et en verser le contenu dans l'autre récipient, en utilisant la position des doigts en fonction de l'axe d'opposition indiqué sur le cercle. Aucun mouvement réel n'était autorisé. Le sujet devait graduer le niveau de faisabilité de la prise selon trois niveaux ("facile", "difficile", "impossible"), en utilisant respectivement l'annulaire, le majeur et l'index de la main droite. Avant de lancer l'expérience proprement dite, une série d'essais était réalisée. La tâche en elle-même comprenait 56 stimuli randomisés, chacun apparaissant dix fois. Le niveau de faisabilité et le temps de réponse c'est-à-dire le temps séparant l'apparition du stimulus du moment où le sujet appuyait sur la touche furent enregistrés pour chaque stimulus.

#### Axes présentés



**Figure 41.** Chaque cercle était marqué par deux points de contact qui définissaient un axe d'opposition à 0°, 22°, 45°, 56°, 90°, -22°, (338°), -45° (315°), et -56° (304°) par rapport au plan frontal. Par ailleurs, les points de contact étaient placés de telle sorte que l'axe d'opposition passait par le centre du cercle ou à 3 ou 6 millimètres

### III-3) Traitement des données

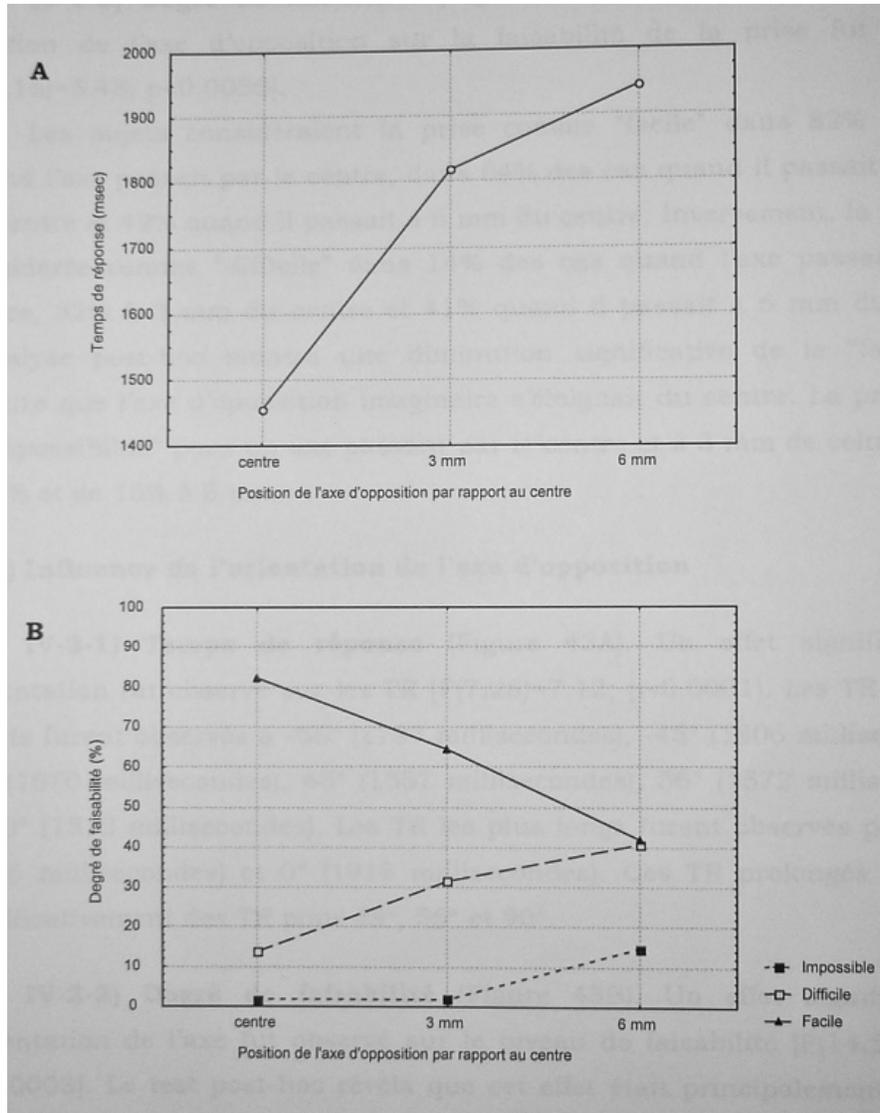
Des mesures répétées de l'ANOVA intra-sujet 3 (faisabilité) x 3 (axes d'opposition passant par le centre, 3 et 6 mm du centre) et 3 (faisabilité) x 8 (orientations de l'axe) furent réalisées pour le niveau de faisabilité en fonction du centre et de l'angle de la prise. Des mesures répétées de l'ANOVA intra-sujet 1 (temps de réponse) x 3 (axes d'opposition passant par le centre, 3 et 6 mm du centre) et 1 (temps de réponse) x 8 (orientation de l'axe d'opposition) furent réalisées pour le temps de réponse en fonction du centre et de l'angle de la prise. Un niveau significatif de 0.05 fut choisi. Un test de Newman-Keuls fut utilisé comme test "post-hoc".

## IV) Résultats

Les cinq sujets furent capables d'identifier les prises impossibles dans 96 à 98% des cas; ce qui fut considéré comme représentatif d'un niveau attentionnel satisfaisant durant l'expérience.

### IV-1) Influence de la position de l'axe d'opposition par rapport au centre de l'objet

**IV-1-1) Temps de réponse** (Figure 42A). Il fut observé un effet significatif de l'axe d'opposition par rapport au centre sur le temps de réponse [ $F(2,8)=5.32$ ;  $p<0.0339$ ]. Lorsque l'axe d'opposition passait par le centre les TR les plus courts (1470 millisecondes) furent observés. Ils furent significativement différents des TR obtenus quand l'axe passait à 3 mm (1821 millisecondes) et à 6 mm (1963 millisecondes) du centre.



**Figure 42.** Les temps de réponse (A) furent plus longs pour les prises jugées plus difficiles (B) comme c'est le cas quand l'axe d'opposition s'éloigne du centre de gravité de l'objet.

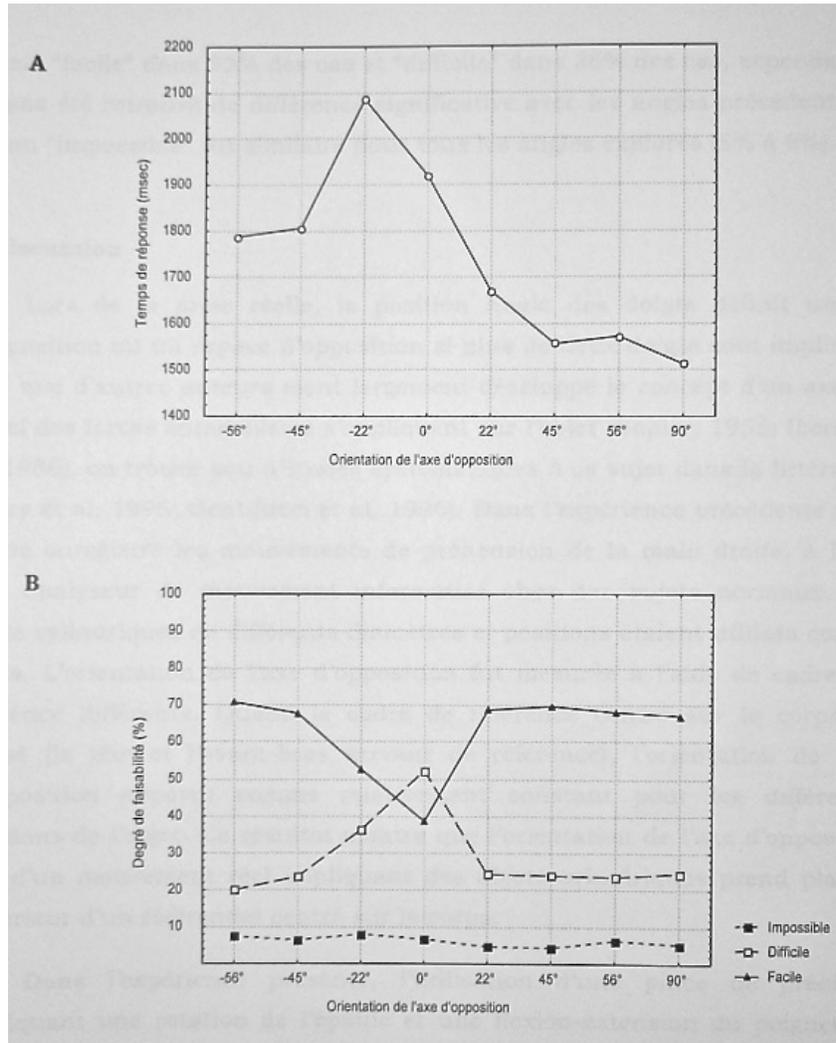
**IV-1-2) Degré de faisabilité** (Figure 42B). Un effet significatif de la position de l'axe d'opposition sur la faisabilité de la prise fut observé [ $F(4,16)=5.48$ ;  $p<0.0056$ ].

Les sujets considéraient la prise comme “facile” dans 82% des cas quand l'axe passait par le centre, dans 64% des cas quand il passait à 3 mm du centre et 42% quand il passait à 6 mm du centre. Inversement, la prise fut considérée comme “difficile” dans 14% des cas quand l'axe passait par le centre, 32% à 3 mm du centre et 41% quand il passait à 6 mm du centre. L'analyse post-hoc montra une diminution significative de la “facilité” à mesure que l'axe d'opposition imaginaire s'éloignait du centre. La proportion d'“impossibilité” pour un axe passant par le centre et à 3 mm de celui-ci était de 2% et de 15% à 6 mm.

#### **IV-2) Influence de l'orientation de l'axe d'opposition**

**IV-2-1) Temps de réponse** (Figure 43A). Un effet significatif de l'orientation fut observé sur les TR [ $F(7,28)=7.12$ ;  $p<0.0001$ ]. Les TR les plus courts furent observés à  $-56^\circ$  (1787 millisecondes),  $-45^\circ$  (1806 millisecondes),  $22^\circ$  (1670 millisecondes),  $45^\circ$  (1557 millisecondes),  $56^\circ$  (1572 millisecondes) et  $90^\circ$  (1512 millisecondes). Les TR les plus longs furent observés pour  $-22^\circ$  (2086 millisecondes) et  $0^\circ$  (1919 millisecondes). Ces TR prolongés diffèrent significativement des TR pour  $45^\circ$ ,  $56^\circ$  et  $90^\circ$ .

**IV-2-2) Degré de faisabilité** (Figure 43B). Un effet significatif de l'orientation de l'axe fut observé sur le niveau de faisabilité [ $F(14,56)=3.63$ ;  $p<0.0003$ ]. Le test post-hoc révéla que cet effet était principalement dû aux angles de  $-56^\circ$ ,  $-45^\circ$ ,  $22^\circ$ ,  $45^\circ$ ,  $56^\circ$  et  $90^\circ$ , considérés comme “faciles” (67%-70%). L'angle de  $0^\circ$  fut jugé comme le moins “facile” (39%) et le plus “difficile” (52%), significativement différent des autres angles. L'angle de  $-22^\circ$  fut identifié comme “facile” dans 53% des cas et “difficile” dans 36% des cas, cependant, il n'a pas été retrouvé de différence significative avec les angles précédents. Le niveau “impossible” fut similaire pour tous les angles explorés (5% à 8%).



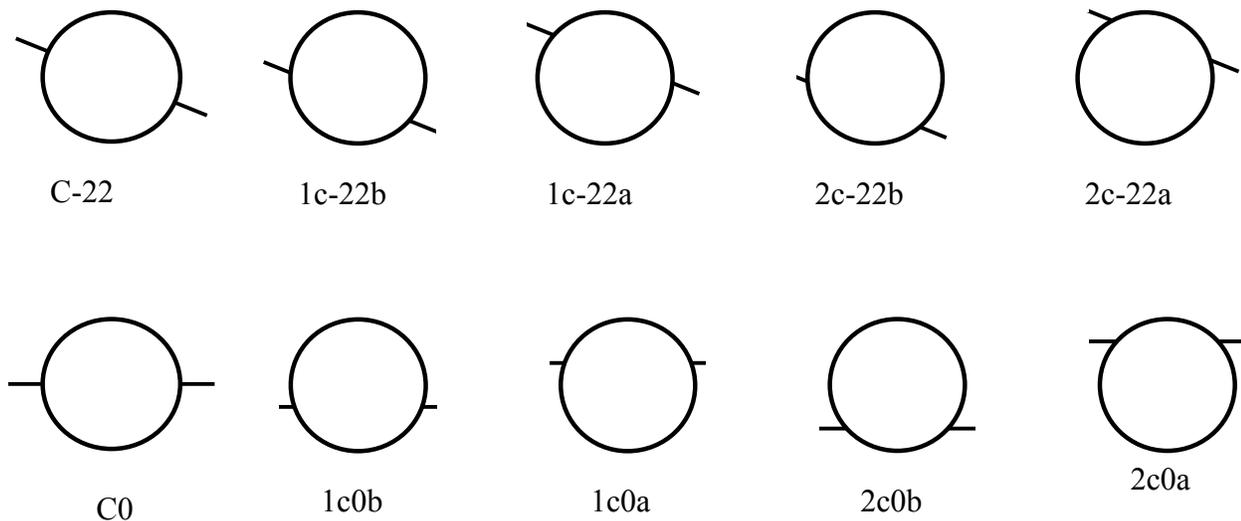
**Figure 43.** Les temps de réponse (A) furent plus longs pour les prises jugées plus difficiles du fait de l'orientation de l'axe d'opposition (B).

## V. Discussion

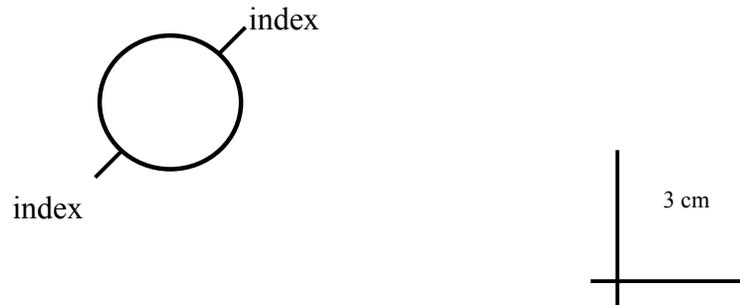
Lors de la prise réelle, la position finale des doigts définit un axe d'opposition ou un espace d'opposition si plus de deux doigts sont impliqués. Bien que d'autres auteurs aient largement développé le concept d'un axe par lequel des forces antagonistes s'appliquent sur l'objet (Napier, 1955; Iberall et al., 1986), on trouve peu d'études systématiques à ce sujet dans la littérature (Carey et al. 1996; Gentilucci et al. 1996). Dans l'expérience précédente nous avons enregistré les mouvements de préhension de la main droite, à l'aide d'un

différents diamètres et positions étaient utilisés comme cibles. L'orientation de l'axe d'opposition fut mesurée à l'aide de cadres de référence différents. Quand le cadre de référence centré sur le corps fut utilisé (la tête et l'avant-bras servant de référence), l'orientation de l'axe d'opposition apparut comme relativement constant pour les différentes positions de l'objet. Ce résultat montre que l'orientation de l'axe d'opposition lors d'un mouvement réel impliquant des objets cylindriques prend place à l'intérieur d'un référentiel centré sur le corps.

Dans l'expérience présente, l'utilisation d'une pince de précision impliquant une rotation de l'épaule et une flexion-extension du poignet est requise pour l'exécution de la prise, en accord avec la valeur de l'axe d'opposition imaginaire proposé. Bien qu'aucun angle proposé n'ait été interprété comme impossible, un angle d'opposition situé à  $0^\circ$  nécessiterait de se représenter les limites extrêmes d'une flexion du poignet accompagnée d'une rotation interne de l'épaule ou une extension du poignet accompagnée



**Figure 44.** L'utilisation d'une pince de précision impliquant une rotation de l'épaule et une flexion-extension du poignet est requise pour l'exécution de la prise, en accord avec la valeur de l'axe d'opposition imaginaire proposé. Un angle d'opposition situé à  $0^\circ$  nécessiterait de se représenter les limites extrêmes d'une flexion du poignet accompagnée d'une rotation interne de l'épaule ou une extension du poignet accompagnée d'une rotation externe de l'épaule. De la même façon, un angle d'opposition à  $-22^\circ$  se révèle être proche des limites extrêmes de la flexion forcée du poignet et



**Figure 45.** Exemple de stimulus impossible introduit afin d'évaluer le niveau d'attention du sujet durant l'épreuve. Ces stimuli proposaient des prises impliquant deux fois le même doigt (par exemple index/index; pouce/pouce) à l'emplacement des deux marques portées sur le contour du cercle.

d'une rotation externe de l'épaule. De la même façon, un angle d'opposition à  $-22^\circ$  se révèle être proche des limites extrêmes de la flexion forcée du poignet et de la rotation interne de l'épaule. Le patron de réponse du sujet respecte les limitations que la géométrie du membre supérieur impose lors de la performance motrice réelle; ce qui implique qu'en dépit du fait que les sujets n'en aient pas reçu l'ordre, ils simulaient le mouvement avant de donner leur réponse. Leurs temps de réponse augmentèrent de façon proportionnelle à la difficulté estimée de la tâche (Figures 43 et 44). Ce processus implicite représente la contrepartie motrice de la rotation mentale concernant des objets visuels. A la différence des objets en trois dimensions qui peuvent subir des rotations dans toutes les directions, la rotation de notre propre main est limitée par des contraintes biomécaniques des articulations du membre supérieur (Wexler et al., 1998). Selon Parsons et Fox (1998), le temps de réponse reflète les trajectoires imaginaires compatibles du point de vue biomécanique avec les mouvements exécutés. Cela signifie que le temps nécessaire pour donner la réponse reflète le degré de rotation mentale nécessaire pour placer notre propre main dans la position adéquate afin de mener la tâche à bien. En d'autres termes, de la même façon que lors du mouvement réel, les sujets utilisent les différents degrés de liberté du membre supérieur pour calculer mentalement les angles de saisie possibles à l'intérieur du cadre de référence centré sur le corps.

De la même façon, une autre observation importante est liée à la définition très stricte de l'axe d'opposition. Un axe qui ne passerait pas par le centre de gravité ne serait pas efficace car l'objet glisserait et tomberait. Quand le sujet devait décider du niveau de faisabilité en fonction de la position de l'axe d'opposition, le nombre de réponses "facile" décroissait significativement et le temps de réponse se trouvait significativement augmenté à

reflète ce qui se passe lors du mouvement réel qui nécessite de prendre en compte en même temps, les caractéristiques propres de l'objet ainsi que la biomécanique du membre supérieur de façon à pouvoir construire un espace d'opposition (Iberall et al., 1986).

## **Expérience 3**

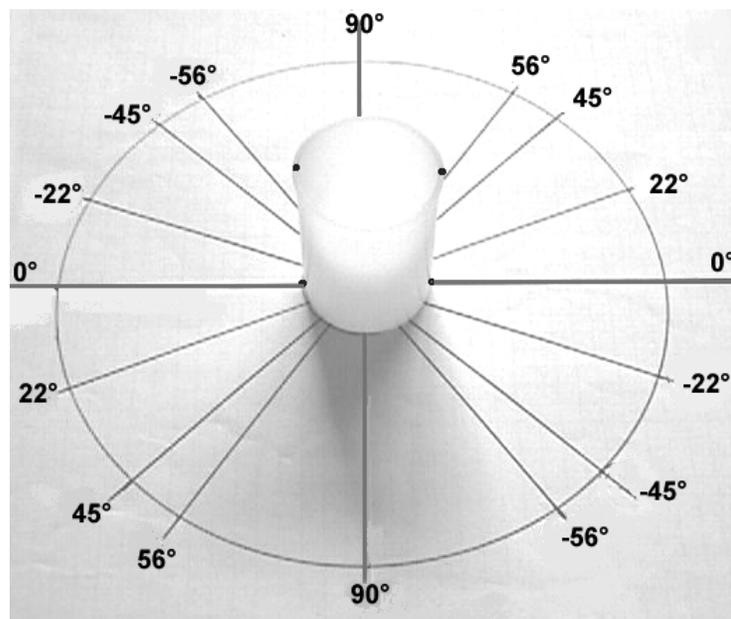
## **I. Résumé**

Dans le but de vérifier l'hypothèse élaborée à partir des résultats obtenus dans l'Expérience 2 (celle-ci mettait en évidence que le mouvement imaginé implique les limitations articulaires mises en jeu au cours du mouvement réel) nous avons enregistré, au moyen d'un système OPTOTRAK® 3020 la saisie d'un objet cylindrique rempli d'eau dans le but d'en verser son contenu dans un second récipient. Trois sujets ayant participé à l'Expérience 2 ont été inclus et il leur a été demandé de réaliser le mouvement réel de préhension en respectant les mêmes indications que dans l'expérience précédente. Le temps de réponse obtenu fut très similaire à celui trouvé pour les mouvements imaginaires en fonction de l'orientation et de la position de l'axe d'opposition. A la lumière de ces résultats, il est donc raisonnable de conclure que le mouvement imaginé respecte les limitations mécaniques propres au mouvement réel.

## **II. Matériel et méthode**

Trois sujets sains (une femme et deux hommes) ayant participé à l'Expérience 2 ont été inclus. Un cylindre opaque rempli d'eau, de 5cm de haut, 3 cm de diamètre et pesant 30 grammes fut utilisé. Il fut placé à 45 cm au dessous de la ligne orbito-meatale au centre de l'espace de travail et à 50 cm de distance du sujet par rapport au plan du corps. Un autre récipient en plastique se trouvait placé en arrière de celui-ci. Il fut demandé aux sujets de soulever le plus rapidement possible le cylindre rempli d'eau, d'en verser le contenu dans le récipient situé en arrière et de le replacer dans sa position originale. Les sujets étaient informés qu'ils devaient utiliser une pince de précision formée par le pouce et l'index de la main droite (Napier, 1956). Il leur fut également explicitement spécifié qu'ils ne pouvaient en aucun cas utiliser la main gauche ou les doigts de la main droite autres que le pouce et l'index. Il leur fut également précisé qu'il ne leur était pas permis de se lever ou d'utiliser une pince verticale. Les mouvements impliquant la réalisation d'une pronation ou supination du poignet lors du mouvement de saisie leur étaient également interdits. Le mouvement fut répété pour divers orientations et positions de l'axe d'opposition une vingtaine de fois au début de l'expérience avant que les mouvements ne soient enregistrés. La position de départ de la main droite fut située à 25 cm à droite de l'axe sagittal du corps. Elle se trouvait disposée de façon à ce que les extrémités du pouce et de l'index soient alignées, définissant ainsi une ligne imaginaire perpendiculaire à l'axe sagittal du corps.

Au cours de l'expérience proprement dite, les sujets devaient attendre les yeux fermés, l'émission d'un signal sonore (bip) qui annonçait le lancement de chaque série de mouvement de préhension. Les récipients présentés étaient marqués de deux points indiquant sur la face supérieure l'emplacement des doigts à respecter pour saisir le cylindre (Figure 46). Ces points de contact définissent un axe d'opposition situés à  $0^\circ$ ,  $22^\circ$ ,  $45^\circ$ ,  $56^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $-22^\circ$  ( $338^\circ$ ),  $-45^\circ$  ( $315^\circ$ ) ou  $-56^\circ$  ( $304^\circ$ ) par rapport au plan frontal. Par ailleurs, l'axe d'opposition pouvait pour chaque angle passer par le centre du cylindre, ou encore s'en trouver éloigné de 3 ou 6 mm de part et d'autre du centre. Enfin, dix stimuli furent présentés sans contrainte de saisie, c'est à dire sans instruction imposée quant aux points de contact. Ils furent introduits afin de pouvoir évaluer la prise préférentielle spontanée de chaque sujet. A la fin de chaque série, les sujets fermaient les yeux alors que l'opérateur remplissait de nouveau le cylindre d'eau et le plaçait dans une nouvelle orientation déterminée de façon randomisée. La série suivante commençait ensuite. Chaque sujet fut soumis à 40 stimuli randomisés (présentant huit orientations et trois positions différentes de l'axe d'opposition). Chaque stimulus était présenté 5 fois. Dix stimuli supplémentaires randomisés et sans contrainte étaient ajoutés à l'expérience. Au total, 210 stimuli randomisés étaient présentés pour chaque sujet.



**Figure 46.** Récipient cylindrique opaque rempli d'eau (5 cm de haut, 3 cm de diamètre et pesant 30 grammes). La tâche des sujets consistait à le saisir le plus rapidement possible et à en verser le contenu dans le second récipient en plaçant les doigts selon les positions marquées à sa surface. Dans cet exemple, l'axe d'opposition passe par le centre de gravité du cylindre et à  $0^\circ$  par rapport au plan frontal.

## II-1) Enregistrement des mouvements

Les mouvements du bras droit furent enregistrés au moyen d'un système OPTOTRAK® 3020. Les sujets furent équipés de marqueurs actifs placés en deux endroits : le premier sur la face latérale de la pulpe du pouce droit orienté vers le haut et l'autre sur la face latérale de l'index droit également orienté vers le haut. A l'aide d'une caméra composée de trois senseurs infrarouges linéaires, des échantillons de la position spatiale des marqueurs actifs furent enregistrés à 200 Hz. La caméra fut placée à 2.5 m au dessus de l'espace de travail, son axe optique aligné avec la verticale (Figure 47). Ce montage de deux marqueurs actifs enregistré par la caméra permet de mesurer le temps écoulé entre le signal sonore et la saisie de l'objet. Il fournit également l'orientation de l'axe d'opposition au cours des mouvements de préhension.

Pour chaque mouvement, l'enregistrement dura 5 secondes à partir du signal sonore. Le début du mouvement fut déterminé à partir des 7 premières mesures consécutives montrant une augmentation de l'amplitude de la vitesse des doigts. Le point de finalisation du mouvement fut déterminé comme étant le point pour lequel la distance entre le pouce et l'index ne diminuait plus, une fois atteinte leur position sur le premier cylindre. Pour chaque stimulus le temps de réaction et la durée du mouvement furent déterminés: le temps de réaction est représenté par le délai (en millisecondes) séparant le signal sonore du début du mouvement et la durée du mouvement par le temps séparant le début de la finalisation du mouvement de préhension. Après enregistrement, les données furent filtrées à 10 Hz au moyen d'un filtre Butterworth de deuxième ordre à double passage.

Afin de reconstruire l'axe d'opposition, la position de l'extrémité du pouce et de l'index furent échantillonnées en fin de mouvement. L'axe d'opposition fut défini comme la ligne unissant ces deux points. L'orientation de l'axe d'opposition fut calculé dans un cadre de référence centré par la tête du sujet. Il fut déterminé comme étant l'angle compris entre l'axe d'opposition et la ligne unissant le centre de la tête et de l'objet.

## II-2) Analyse des données

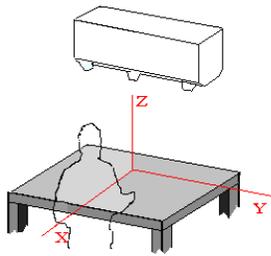
Des mesures répétées ANOVA intra-sujet 1 (temps de réaction) x 3 (axe d'opposition passant par le centre, 3 mm et 6 mm du centre) et 1 (temps de réaction) x 8 (orientation de l'axe d'opposition) furent réalisées pour le temps de réaction en fonction de la position et de l'orientation de l'axe de la prise. Des mesures répétées ANOVA intra-sujet 1 (temps de mouvement) x 3 (axe

(orientation de l'axe d'opposition) furent réalisées pour le temps de mouvement en fonction de la position et de l'orientation de l'axe de la prise. Une valeur p inférieure à 0.05 fut choisie comme niveau significatif. Un test de Newman-Keuls fut utilisé comme test post-hoc.

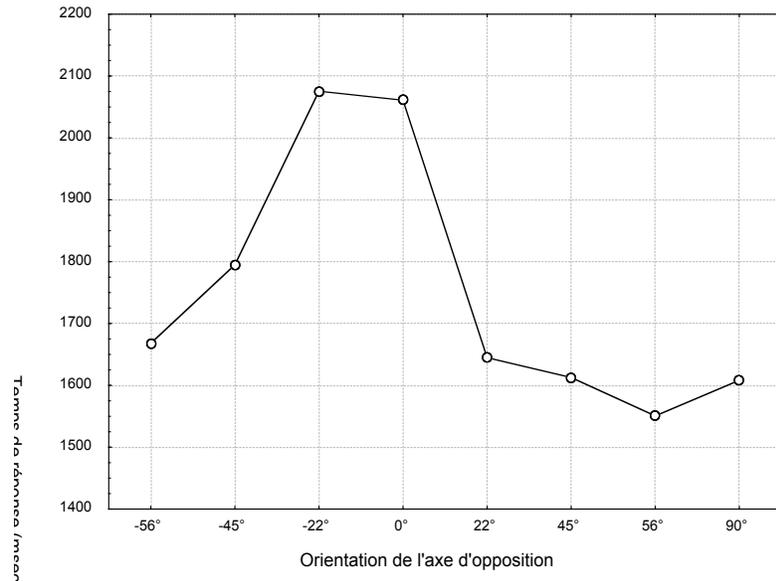
### **III. Résultats**

#### **III-1) Orientation préférentielle de l'axe d'opposition**

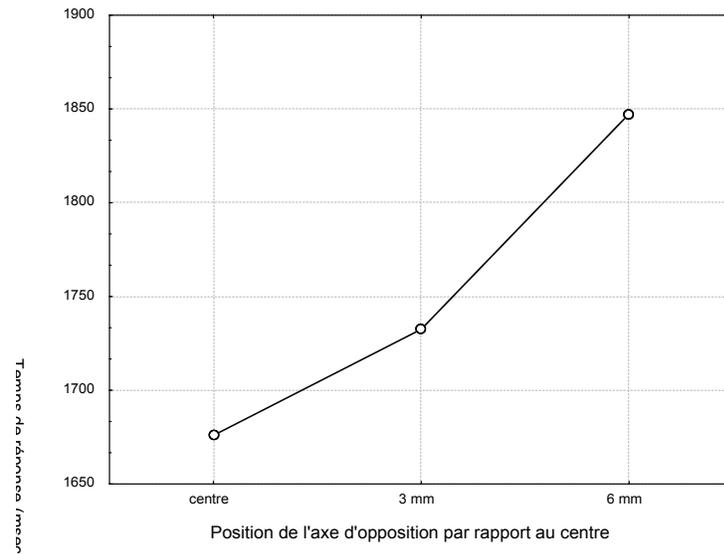
Au cours de la présentation des séries sans contrainte, l'orientation de l'axe d'opposition donne une valeur moyenne de  $77.17^\circ$  (DS:  $14.76^\circ$ ) s'étendant de  $44.73^\circ$  à  $102.72^\circ$ .



A)



B)



**Figure 47.** Les mouvements de préhension ont été enregistrés au moyen d'un système Optotrak 3020®. Les temps de réponse furent plus longs du fait de l'orientation (A) et de la position (B) de l'axe d'opposition.

### III-2) Influence de l'orientation de l'axe d'opposition

La valeur du temps considéré prend en compte la somme du temps de réaction et du temps de mouvement, c'est à dire le Temps de Réponse dans un souci d'homogénéiser les résultats obtenus avec ceux de l'Expérience 2. Un effet significatif de l'orientation de l'axe d'opposition fut observé sur les Temps de Réponse. ( $F(7.14)=8.43$ ;  $p<0.0004$ ).

-Les valeurs les plus petites furent observées pour les orientations de l'axe d'opposition à  $-56^\circ$  (1668 msec),  $-45^\circ$  (1795 msec),  $22^\circ$  (1645 msec),  $45^\circ$  (1613 msec),  $56^\circ$  (1551 msec) et  $90^\circ$  (1608 msec).

-Les valeurs les plus grandes furent observées pour les orientations de l'axe d'opposition à  $-22^\circ$  (2076 msec) et  $0^\circ$  (2061 msec).

Ces valeurs élevées sont significativement différentes de celles obtenues pour le reste des orientations (Figure 47).

### III-3) Influence de la position de l'axe d'opposition par rapport au centre de l'objet

Un effet significatif de la position de l'axe d'opposition par rapport au centre de l'objet fut trouvé sur le Temps de Réponse ( $F(2.4)=31.79$ ;  $p<0.0035$ ):

-Quand l'axe d'opposition passe par le centre de gravité de l'objet ou à 3 millimètres de celui-ci, les valeurs les plus faibles sont observées (respectivement 1676 msec et 1733 msec).

-Quand l'axe d'opposition passe à 6 millimètres du centre, la valeur obtenue est significativement plus élevée (1847 msec) (Figure 47).

## IV. Discussion

Lors de la saisie réelle, la position finale des doigts définit un axe d'opposition (ou un espace d'opposition si plus de deux doigts sont impliqués) au travers duquel des forces opposées s'exercent sur l'objet et en permettent la saisie et la manipulation (Napier, 1955; Iberall et al., 1986). Il est clair que l'orientation de cet axe est soumise aux contraintes biomécaniques que subit le bras, de telle sorte que certaines orientations de l'axe d'opposition seront systématiquement rejetées de façon à

al., 1994). C'est ce que nous avons pu observer au cours de l'Expérience 1 où les sujets tendaient à adopter des postures constantes (invariables) du membre supérieur quand il leur était demandé de saisir un objet situé dans différentes positions de l'espace de travail. L'Expérience 1 montre que les orientations de l'axe d'opposition lors de la prise réelle d'un objet cylindrique sont mieux représentées dans un référentiel centré sur le corps du sujet. L'utilisation d'un objet cylindrique permet de travailler en l'absence de toute contrainte inhérente à la forme de l'objet. Dans l'étude présente, l'exécution du mouvement de préhension requerrait différents degrés de rotation de l'épaule et de flexo-extension du poignet en fonction de l'axe d'opposition imposé au sujet. Dans le cas d'un axe d'opposition à  $0^\circ$ , la flexion extrême du poignet associée à la rotation interne de l'épaule sont requises. Une autre possibilité serait d'associer l'extension extrême du poignet à la rotation externe de l'épaule. Prenons un autre exemple: pour un axe d'opposition imposé à  $-22^\circ$ , nous nous trouvons également proche des limites extrêmes de la flexion du poignet et de la rotation interne de l'épaule. Par ailleurs, nous avons constaté que pour les stimuli sans contrainte destinés à évaluer l'orientation de l'axe d'opposition spontanément adopté par les sujets, l'orientation de l'axe d'opposition adopté par les sujets oscillait entre  $45^\circ$  et  $90^\circ$  avec une moyenne vers  $75^\circ$  et ne nécessitait pas de la part du sujet de mobiliser les articulations du poignet et de l'épaule dans les limites de leur mobilité, ce qui lui donnait un plus grand confort lors de la réalisation du mouvement.

Durant le mouvement de préhension simulé, bien qu'aucune inclinaison de l'axe d'opposition n'ait été interprétée comme impossible, les orientations de l'axe situées au-delà de  $45^\circ$  et  $-90^\circ$  furent considérées comme difficiles et en particulier pour les inclinaisons de l'axe à  $-22^\circ$  et  $0^\circ$ . Autrement dit, le patron de réponse des sujets se pliait aux limitations que la géométrie du membre supérieur aurait imposé lors de l'exécution motrice réelle de la préhension de l'objet. Ceci implique que les sujets simulaient le mouvement avant de donner leur réponse alors qu'ils n'en n'avaient pas reçu la consigne. Le fait que le temps de réponse augmente avec la difficulté estimée de la tâche nous donne un argument de plus dans ce sens. Cela revient à dire qu'à l'égale des mouvements réels, le sujet utilise les divers degrés de liberté du membre supérieur pour calculer mentalement l'angle de saisie possible dans un cadre de référence centré par son corps.

Ce point est appuyé par le fait que dans la présente expérience au cours de laquelle les mouvements sont réellement accomplis, les Temps de Réponse en fonction des différentes orientations de l'axe d'opposition furent très proches de ceux observés lors de la simulation mentale. On entend par Temps de Réponse la somme du temps de réaction et du temps de mouvement. Quand on compare le temps nécessaire au sujet pour acquérir l'orientation de l'axe d'opposition et le temps permettant au sujet de déterminer la faisabilité d'une prise pour un axe d'orientation imposé,

on s'aperçoit qu'ils sont similaires. Dans les deux conditions, les orientations de l'axe d'opposition situées à  $0^\circ$  et  $-22^\circ$  ont nécessité un temps de réponse de deux secondes ou plus, ce qui est significativement plus long que pour les autres orientations. Ces résultats confirment et enrichissent ceux obtenus antérieurement concernant la similitude de durée observée lors de l'exécution ou de la simulation mentale d'un même mouvement (Decety et Jeannerod, 1996; Sirigu et al., 1996). Ils appuient également les résultats montrant la similitude de durée nécessaire pour imaginer la conformation de la main ou la reproduire effectivement (Parsons et al., 1994; Johnson, 2000).

Un autre point d'intérêt est à noter. En effet, la position de l'axe d'opposition par rapport au centre de gravité de l'objet influence de façon non négligeable le patron de réponse des sujets. On observe que lors de l'évaluation du degré de faisabilité de la prise en fonction de la position de l'axe d'opposition par rapport au centre, les réponses "faciles" diminuent au fur et à mesure que l'axe s'éloigne de celui-ci (Figure 42). Cette observation nous remet en mémoire que lors de la prise des objets, l'axe d'opposition n'est pas uniquement déterminé par la biomécanique du membre, mais il l'est également par les caractéristiques visuelles de l'objet lui-même. Les positions des doigts sont normalement déterminées de façon à ce qu'ils assurent une prise stable, condition préalable nécessaire au transport et à la manipulation de l'objet. Dans les conditions présentées dans notre expérience, où l'axe proposé se trouvait éloigné du centre, il était prévisible que l'analyse des forces d'opposition mises en jeu préalable à la prise soit rendue plus difficile et nécessite un temps plus prolongé. Cette observation se vérifie pour les mouvements simulés comme pour les mouvements exécutés (Figure 47), montrant ainsi que les simulations mentales des mouvements nécessitent le même intervalle de temps pour traiter les contraintes proposées que leur réalisation concrète.

Les présents résultats viennent renforcer la théorie selon laquelle les mouvements simulés sont étroitement liés à leur réalisation concrète. Ils peuvent ainsi être considérés comme un modèle utile dans l'étude du système moteur et susceptible de fournir des indications diagnostiques dans le cadre de son dysfonctionnement.

## **Discussion générale**

## **I. L'axe d'opposition comme variable contrôlée de la préhension**

L'action de saisir un objet est la résultante du mouvement simultané de plusieurs articulations permettant de transporter la main vers l'objet, d'orienter le poignet ou préparer les doigts en une pince appropriée. Bien que ces mouvements diffèrent en termes d'organisation neurale, ils contribuent au même but: constituer une prise stable pour soutenir et manipuler l'objet.

Plusieurs études se sont penchées sur la question de savoir combien de degrés de liberté du bras sont contrôlés durant un tel mouvement. Le résultat expérimental principal montre que le mouvement des différentes articulations covarie. Par exemple il a été montré qu'en altérant le mouvement d'atteinte (en variant la distance de l'objet) on affecte également la formation de la pince (Jakobson and Goodale 1991; Chieffi and Gentilucci 1993). D'autre part, l'altération de la pince en faisant varier la taille de l'objet, affecte la cinématique du mouvement vers la cible (Marteniuk et al. 1990; Gentilucci et al. 1991; Jakobson and Goodale 1991; Zaal and Bootsma 1993; Bootsma et al. 1994). Bien que les changements observés aient été d'amplitude modérée, ils sont considérés comme reflétant le mécanisme sous-jacent de la coordination des mouvements articulaires.

Cependant, il n'a été accordé que peu d'attention au patron de la prise elle-même. Du fait que les doigts contribuant à la prise représentent l'effecteur du mouvement, leur position finale sur l'objet devrait être le paramètre à contrôler pour effectuer une prise efficace. Cette position déterminera l'axe d'opposition, axe au long duquel les forces opposées de la pince sont exercées sur l'objet de façon à ce qu'une pince stable soit obtenue (Napier 1995; Iberall et al. 1986). Il est à remarquer qu'il s'agit d'une définition très stricte: une prise où l'axe d'opposition (ou l'espace d'opposition si plus de deux doigts sont impliqués) n'inclurait pas le centre de gravité de l'objet serait inévitablement un échec car l'objet glisserait ou serait lâché.

Le principal problème pour comprendre la préhension est de décrire le processus neuronal qui permet la sélection de l'axe d'opposition adapté et sa réalisation par le membre supérieur. Différents types d'informations doivent être pesés dans ce processus de sélection. Cela comprend les informations concernant les propriétés de l'objet lui-même (forme, taille, texture, etc.), la relation de l'objet avec le corps du sujet (son orientation et sa position au sein de l'espace de travail), mais également la configuration du corps. Enfin, les informations provenant d'expériences antérieures et le contexte dans lequel se déroule l'action peuvent également jouer un rôle (Marteniuk et al., 1987).

Dans la plupart des situations de la vie courante, les propriétés de l'objet comme sa forme et sa taille définissent clairement un axe d'opposition. La tâche du système moteur dans l'acte de préhension consiste alors à présenter les doigts dans une position adaptée à la prise, ordonnant au système moteur de définir une configuration optimale du bras pour un axe d'opposition donné. Ceci nous est montré par l'expérience de Stelmach et al. (1994), où un changement relativement faible dans l'orientation d'un objet ne permettant qu'une seule possibilité d'axe d'opposition aboutit à une reconfiguration majeure du bras, avec pronation du poignet et abduction de l'épaule.

Quoi qu'il en soit, pour mieux comprendre les processus impliqués dans la sélection de l'axe d'opposition, il est plus aisé d'employer des objets comme les cylindres qui autorisent plusieurs axes d'opposition. L'analyse du mouvement de préhension vers un cylindre situé dans différentes positions de l'espace de travail et de la configuration du membre pour un objet et une position donnés permet de déterminer l'information de laquelle dépend majoritairement le système moteur. Le système moteur choisit-il un axe d'opposition préférentiel quelle que soit la position de l'objet, ou le système moteur minimise-t-il les changements de configuration du bras en choisissant l'axe d'opposition en fonction de la position de l'objet?

Dans une expérience antérieure, où le sujet saisissait des objets cylindriques, Paulignan et al. (1991) ont pu observer que la variabilité spatiale de l'index et du pouce tendait à décroître très fortement quand les doigts s'approchaient de l'objet. Cette observation suggère que les doigts se dirigeaient vers un site prédéterminé à la surface de l'objet. Quoi qu'il en soit, du fait du positionnement des objets dans une portion réduite de l'espace de travail au cours de cette expérience, il n'a pas été possible de tirer de conclusion définitive concernant les facteurs dont dépend cette position finale. Dans l'Expérience 1, nous avons systématiquement modifié la position et la taille de l'objet dans l'espace de travail et ainsi démontré le rôle prédominant de la composante motrice pour la sélection de l'axe d'opposition.

Sa trajectoire spatiale au cours de mouvements répétés vers un même objet tend vers les mêmes points de contact. Si l'on fait l'hypothèse que le système nerveux central cherche à atteindre la posture finale, le statut de variable de contrôle peut être attribué à l'axe d'opposition.

Au cours de l'Expérience 1, nous avons vu que le changement de taille et/ou de position des cylindres entraîne une modification nette du comportement de l'orientation de l'axe d'opposition en fonction du référentiel utilisé. En effet, quand on effectue les mesures

dans un cadre de référence centré par l'objet, la différence dans l'orientation de l'axe d'opposition pour des positions extrêmes des objets était de 70°. En revanche, si cette mesure était effectuée dans un cadre de référence centré par le corps, l'orientation de l'axe d'opposition tendait à être constante. Ainsi, la position de l'extrémité des doigts sur un objet cylindrique provient de la sélection d'une position finale du bras invariable et non d'un repère visuel fixe sur l'objet. Cette observation reprend et développe des constatations antérieures faites par Desmurget et al. (1995, 1996). A cette occasion, la position finale du bras du sujet avait été enregistrée lors d'un mouvement d'extension et de saisie d'une barre, celle-ci étant placée à différentes orientations à partir de l'horizontal. L'orientation de la barre était modifiée au début du mouvement d'extension. La configuration du bras se trouvait rapidement (i.e. sans augmenter la durée totale du mouvement) modifiée de façon à coïncider avec la nouvelle orientation. De cette manière, le bras prenait progressivement la position finale obtenue lors du mouvement sans perturbation vers une barre ayant la même orientation. En d'autres termes, chaque orientation de la barre détermine une position finale unique de tout le membre (Stelmach et al. 1994). Ainsi, des facteurs visuels et moteurs entrent-ils en compétition dans la détermination de l'orientation de l'axe d'opposition. Chaque fois que cela est possible, la position finale du bras tend à rester invariable et ce n'est que lorsque la forme de l'objet le requiert que de nouveaux degrés de liberté sont recrutés.

Il est important de souligner que l'orientation de l'axe d'opposition est également traitée depuis un référentiel égoцентриque lors des mouvements imaginaires qui furent explorés durant l'Expérience 2. Cela explique l'augmentation du niveau de difficulté proportionnellement au déploiement articulaire impliqué. Comme nous pouvons l'observer tant pour les mouvements imaginaires que pour les mouvements réels, il est clair que la configuration de l'axe d'opposition dépend non seulement des limitations mécaniques du membre supérieur, mais aussi des caractéristiques propres de l'objet comme son centre de gravité. En effet, les forces de directions opposées appliquées sur l'objet doivent passer par son centre afin d'assurer une prise stable.

## **II. L'axe d'opposition dans le cadre d'un fonctionnement modulaire**

### **II-1) Hypothèse des canaux visuo-moteurs**

Il a été postulé que les transformations visuo-motrices respectivement liées à l'extension (composante de transport) et à la prise (formation de la pince), sont contrôlées de façon indépendante (hypothèse des canaux visuo-moteurs: Jeannerod, 1981; Arbib, 1981; Jeannerod et al., 1995; Paulignan et Jeannerod, 1996). Cette hypothèse a été confortée par de récents travaux anatomiques et physiologiques montrant que différentes voies sont impliquées pour l'extension et pour la prise (Jeannerod et al., 1994). Le problème est ici de savoir dans quelle mesure cela rentre en ligne de compte pour les aspects de la préhension décrits dans l'Expérience 1.

Nos résultats tendent à montrer que la position des doigts sur l'objet n'est pas indépendante de la composante proximale du mouvement de préhension. En d'autres termes, les mécanismes déterminant la sélection d'un axe d'opposition approprié ne sont pas dissociés de ceux qui déterminent la position de la main dans l'espace de travail. Soechting et Flanders (1993) rapportent que l'erreur commise pour faire coïncider l'orientation d'un objet avec une tige soutenue par la main dépend aussi bien de l'inclinaison de l'objet que de sa position dans l'espace de travail. Ils concluaient que la transformation neurale de l'orientation de la main est influencée par les deux paramètres extrinsèque (visuel et spatial) et intrinsèque (position du bras). Il se pourrait que l'orientation de l'axe d'opposition ait un statut particulier concernant les paramètres extrinsèques déterminant le patron de saisie. Sur le plan visuel, l'axe appartient à la configuration de l'objet en soi et à la situation de ce dernier par rapport au corps. Sur le plan moteur, il met en jeu non seulement la pronation/supination du poignet et de l'avant-bras, mais aussi l'adduction/abduction de l'épaule. En fait, d'autres paramètres touchent plus d'un degré de liberté: Comme il est montré ici, l'augmentation de la taille de l'objet associe une modification de l'angle du poignet et de la taille de la pince.

L'utilisation de conditions plus étendues (la taille et la position de l'objet dans l'espace de travail) donne une vue différente de la transformation visuo-motrice. Comme dans beaucoup de travaux antérieurs, l'utilisation d'une seule position a tendance à favoriser la notion de canaux indépendants pour la transformation visuo-motrice. Cette étude quant à elle met l'accent sur l'interdépendance des mécanismes mis en jeu pour faire coïncider la position de l'objet, son orientation et sa taille.

## **II-2) Hypothèse d'un système représentationnel pragmatique**

Les résultats précédents suggèrent que les actes découleraient de la "connaissance" implicite des attributs de l'objet, de sorte que surgiraient des patrons moteurs stables et décomposables qui s'accorderaient avec la réalité extérieure. De plus, ces patrons moteurs semblent être codés par des sous-populations neuronales identifiables. Il est donc tentant de supposer que les éléments moteurs qui sont codés neuronalement peuvent être assemblés pour former la représentation motrice d'un acte donné.

L'ensemble des résultats tend à lier l'axe d'opposition à un processus pragmatique. La tâche essentielle du système perceptuel est d'identifier les objets. L'une des étapes fondamentales doit être de rassembler ses attributs élémentaires comme la taille, la forme, la texture, etc. en une entité ayant un sens. Ce n'est pas le cas pour la codification visuelle des mouvements de préhension qui relève principalement d'un traitement pragmatique, dans lequel l'objet est associé au but de l'action (Jeannerod, 1994, 1997; Goodale et al., 1996) et pose le problème non seulement à un niveau perceptuel, mais aussi propositionnel. Ce système doit prendre en compte, d'une part, la position de l'objet par rapport au corps, et pour cela utiliser un référentiel égocentrique afin de définir l'orientation de l'axe d'opposition et d'autre part, traiter la position de la pince en fonction du centre de gravité de l'objet. L'axe d'opposition pourrait être considéré comme l'expression de ce système capable de traiter des informations provenant des deux référentiels afin de générer une réponse motrice adaptée. Cette proposition fonctionnelle se trouve reflétée dans les études par TEP de Faillenot et al. (1997, 1999). En effet, en observant l'activation corticale lors d'une tâche d'action, ils ont décrit un foyer d'activation situé dans la partie postérieure droite du sulcus intra-pariétal. De même, lors d'une tâche perceptuelle ils ont décrit un foyer d'activation dans le cortex pariétal postérieur droit: ces foyers tardifs se recoupent clairement avec les foyers homologues activés lors de la prise. Ce résultat implique que même quand l'action ne se produit pas réellement, l'analyse perceptuelle utilise des ressources appartenant à la voie dorsale, également utilisées lors de l'action orientée vers l'objet.

### **III. L'axe d'opposition pourrait se définir préalablement à l'action**

En conséquence de quoi il serait possible que l'axe d'opposition soit l'expression d'une représentation à prédominance pragmatique impliquée dans la transformation visuo-motrice capable de moduler l'action simulée aussi bien que l'action concrète orientée vers l'objet.

L'utilité de l'axe d'opposition dans la prédiction de l'efficacité d'une prise (Expérience 2) le met en relation avec l'étape préparatoire de l'action. L'existence d'un système représentationnel capable d'intégrer les relations spatiales des deux référentiels préalablement à l'action a déjà été démontrée au cours d'enregistrements électrophysiologiques. Georgopoulos et al. (1989) observèrent en analysant le vecteur résultant de l'activité neuronale du cortex moteur du singe lors de changement de position d'une cible externe, que le vecteur change également de direction lors de l'exécution du pointage à 90 degrés à gauche du point initial. Cette rotation vectorielle se déroule, non pas parallèlement au mouvement, mais préalablement à son exécution réelle. Il est possible que l'évaluation de l'angle de l'axe d'opposition supposé et sa relation avec le centre de l'objet soient définies dans un système représentationnel capable de moduler l'action dirigée vers un objet, avant que le mouvement ne soit effectivement réalisé.

Diverses expériences ont montré que les informations disponibles concernant le poids de l'objet, sa compliance et sa texture peuvent déterminer la pince et la charge avec précision préalablement à la prise elle-même (Gordon et al., 1991). Ces données sont fondamentales pour accéder au contenu de la représentation de l'objet que le sujet élabore et qui s'exprime durant la phase initiale de la prise (le "preshaping" qui se fait durant l'atteinte). Les doigts anticipent la taille et la forme de l'objet, la rotation du poignet anticipe l'orientation de l'objet pour donner une stabilité optimale à la prise. Les forces générées seront ainsi appliquées immédiatement au moment du contact, de façon à saisir et soulever l'objet (voir Jeannerod et al., 1995).

### **IV. L'axe d'opposition comme expression de l'imagerie motrice subliminale**

L'imagerie motrice correspond à une activation subliminale du système moteur, système qui semble être impliqué non seulement dans la production de mouvements, mais aussi dans le fait d'imaginer des actions, de reconnaître des outils, d'apprendre par l'observation ou même de comprendre le comportement d'autres individus. Comme nous

l'avons mentionné dans le contexte bibliographique, l'utilisation de techniques permettant de cartographier l'activité cérébrale et de détecter l'excitabilité corticale, ainsi que l'observation de patients présentant des lésions au cours de tâches imaginaires fournissent de nouveaux éléments concernant l'activité motrice.

Alors que le terme d'image motrice se rapporte habituellement à une représentation explicite ou consciente d'une action (imaginons-nous en train de courir ou de lever la main), le même concept comprend également d'autres aspects implicites du même phénomène. Un exemple d'imagerie motrice implicite nous est fourni par l'Expérience 2. En effet, les sujets devaient juger si la tâche consistant à soulever un récipient rempli d'eau et à en verser le contenu dans un autre récipient était facile, difficile ou impossible, sans passer à l'acte. Leur réponse se faisait au travers de trois touches sur un clavier d'ordinateur. Le patron de réponse obtenu présenta un étroit parallèle avec le mouvement réel en rapport avec les limitations géométriques que l'anatomie du membre supérieur impose. Cela implique que les sujets simulèrent le mouvement avant de donner leur réponse, en dépit du fait qu'ils n'en n'avaient pas reçu l'ordre. En ce qui concerne le temps de réponse (compris entre 1500 et 2000 ms), son augmentation fut observée parallèlement à la difficulté estimée du mouvement. Ce résultat se trouve vérifié par une autre observation effectuée dans le processus de reconnaissance d'une main visuellement présentée qui dépend d'un traitement sensori-moteur (Parsons et al., 1995, 1998; Johnson, 2000). Ces expériences tendent à converger vers une constatation commune: le temps nécessaire pour donner une réponse reflète le degré de rotation mentale nécessaire à la main pour parvenir à la position adéquate pour la réalisation de la tâche. Parsons et al. (1998) démontrèrent plus avant qu'en cas d'identification droite-gauche de la main, les traitements sensori-moteurs sont également soumis aux structures contrôlant le côté de la main à reconnaître: chez deux sujets au cerveau divisé ("split-brain"), ils trouvèrent que la reconnaissance de la main était quasiment impossible quand une image de la main droite était présentée visuellement à l'hémisphère droit, alors que l'identification ne montrait pas de difficulté quand celle-ci était présentée à l'hémisphère gauche qui contrôle les mouvements de la main droite. Les auteurs ont donc été conduits à conclure que la simulation mentale et la reconnaissance de la droite et de la gauche reposent sur des mécanismes latéralisés. De façon intéressante, chez le sujet normal, le temps de réponse reflète également une meilleure identification du côté de la main par l'hémisphère controlatéral à la main présentée (Johnson, 1998). Des effets similaires sur le temps de réponse furent observés quand il s'agissait de juger de la façon dont devaient être utilisés des objets à manipuler ou des outils: selon Tucker et Ellis (1998), de tels objets potentialisent automatiquement l'action qu'ils sous-tendent.

Notre connaissance implicite des actions influence la façon dont nous traitons cognitivement le monde visuel (de'Sperati et al., 1997).

Enfin, une autre forme d'opération mentale implicite a récemment été ajoutée au domaine de l'imagerie motrice: il s'agit du processus cognitif en relation avec la reconnaissance et la compréhension des actions observées chez un autre individu. Il fut souvent avancé qu'une action ne peut être comprise qu'à la condition d'être réalisée par l'observateur (Jeannerod, 1999; Gallese et Goldman 1998), où il s'agit de "connaître par la simulation de l'action" (Schwartz et Black, 1999). Ainsi, l'observation d'une action activerait chez l'observateur les mêmes mécanismes que ceux qui sont activés quand l'observateur agit ou imagine l'action. Cette représentation implicite de la façon dont les mouvements sont générés dans le cerveau influence à son tour l'interprétation des actions observées. Cela majore les bénéfices de l'observation des actions réalisées par d'autres dans la compréhension de leur comportement et dans l'acquisition de nouvelles capacités motrices (l'apprentissage par l'observation). Il est raisonnable de supposer que l'axe d'opposition peut être analysé au fur et à mesure que de nouvelles informations motrices sont incorporées.

Les recherches futures portant sur l'imagerie motrice devraient présenter deux orientations principales. Tout d'abord, il serait important de déterminer la nature exacte de l'activation subliminale des voies motrices impliquées dans ce processus et de façon plus spécifique, de déterminer si cela correspond effectivement à une activation "endogène" des structures motrices. Cela nécessiterait la description complète de l'état du système moteur, ce que ne permettent pas les techniques disponibles à l'heure actuelle. Par exemple: l'enregistrement EMG standard peut négliger l'activité de fibres musculaires motrices profondes, le degré d'activité du fuseau afférant du muscle reste inconnu, etc. (Gandevia et al., 1997). Cette approche devrait combler le vide existant entre l'étude des phénomènes cognitifs comme l'élaboration de l'action, possible uniquement chez l'homme, et l'étude détaillée des mécanismes neuronaux sous-jacents, accessibles seulement chez l'animal.

Des résultats expérimentaux récents chez le singe montrent que ces possibilités sont à portée de main. Les décharges neuronales des cortex pariétal et prémoteur montrent le dessin du patron de l'action, même quand cette action n'est pas produite par l'animal (voir Crammond, 1997; Rizzolatti et al., 1996).

## V. Conclusion et perspectives

L'axe d'opposition devrait se révéler un outil puissant dans l'évaluation du fonctionnement du système moteur. Chez des patients souffrant de maladie de Parkinson, il a été démontré qu'il existe des troubles de la planification et de l'anticipation de l'acte moteur, ce qui expliquerait probablement leur difficulté à l'initiation des mouvements. Néanmoins, il n'est pas encore très clairement déterminé si ce trouble est moteur ou cognitif. De la même façon, des troubles fonctionnels impliquant les lobes pariétal et/ou frontal sont capables de reproduire des entités cliniques comme l'apraxie ou l'ataxie optique qui posent le même problème. Dans le cadre des syndromes connus sous le nom de négligence unilatérale, il n'existe pas encore de consensus quant à savoir si une altération du référentiel égocentrique serait le mécanisme physiopathologique du déficit expliquant l'amélioration observable sous dispositif optique prismatique (Rossetti et al., 1998). L'axe d'opposition pourrait se présenter comme un descripteur privilégié en étant analysé dans de telles circonstances.

Le fait que les voies motrices soient activées de façon globale lors de l'imagerie motrice rend tangibles les bénéfices obtenus par l'entraînement au cours du processus d'apprentissage moteur (voir Roure et al., 1998; Yagüez et al., 1998). Ce même entraînement pourrait être appliqué à l'axe d'opposition imaginaire afin d'obtenir les mêmes effets sur l'activité motrice et ouvrirait ainsi de nouvelles possibilités dans le domaine de la rééducation neurologique.

## **Bibliographie**

- Angel, R.W. (1976). Efference copy in the control of movement. *Neurology*, 26: 1164-1168.
- Annet, J. (1995). Motor imagery: perception or action? *Neuropsychologia*, 33:1395-1417.
- Annett, J., Colby, W., And Kay, H. (1958). The measurement of elements in an assembly task. The information output of the human motor system. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 10: 1-11.
- Apter, J.T. (1946). Eye movements following strychnization of the superior colliculus of cats. *Journal of Neurophysiology*, 9:73-86.
- Arbib, M.A. (1980). Interacting schemas for motor control. In : "Tutorials in motor behavior" Stelmach, G.E. et Requin J. (Eds.), Amsterdam (North-Holland), pp. 71-81.
- Arbib, M.A. (1981). Perceptual structures and distributed motor control. In: Brooks VB (ed) *Handbook of Physiology, Section I : The nervous system, Vol. 2 : Motor control*. Williams et Wilkins, Baltimore, pp 1449-1480.
- Arbib, M.A. (1985). Schemas for the temporal organization of behavior. *Human Neurobiology*, 4: 63-72.
- Arbib, M.A., Iberall, T., And Lyons, D. (1985). Coordinated control programs for movements of the hand. *Experimental Brain Research Supplement*, 10: 111-129.
- Baleyrier, C. And Morel, A. (1992). Segregated thalamo-cortical pathways to inferior parietal and inferotemporal cortex in macaque monkey. *Visual Neuroscience*, 8:391:405.
- Bard, C., Hay, L., And Fleury, M. (1985). Contribution of vision to the performance and learning of a directional aiming task in children aged 6,9 and 11. In: Clark, Y.E., Humphrey, J.H. (eds). *Motor development current selected research*. Pp 19-33.
- Bard, C., Hay, L. And Fleury, M. (1985). Role of peripheral vision in the directional control of rapid aiming movements. *Canadian Journal of Psychology*, 39: 151-161.
- Barrett, N.C. And Glencross, D.J. (1989). Response amendments during manual aiming movements to double-step targets. *Acta psychologica*, 70: 205-217.
- Beggs, W.D.A. And Horwarth, C.I. (1972). The movement of the hand towards a target. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 24:448-453.
- Bernstein, N. (1967). The coordination and regulation of movements. In: (eds) Pergamon Press, Oxford.
- Bertelson, P. (1966). Central intermittency twenty years later. *The Quarterly Journal of*

- Biederman, I And Cooper, E.R. (1992). Size invariance in visual object priming. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 18:121-133.
- Biguer, B., Jeannerod, M. And Prablanc, C. (1982). The coordination of eye, head and arm movements during reaching at a single visual target. *Experimental Brain Research*, 46: 301-304.
- Bock, O. And Eckmiller, R. (1986). Goal-directed arm movements in absence of visual guidance: evidence for amplitude rather than position control. *Experimental Brain Research*, 62: 451-458.
- Bonnet, M., Decety, J., Requin, J. And Jeannerod, M. (1997). Mental simulation of an action modulates the excitability of spinal reflex pathways in man. *Cognitive Brain Research*, 5:221-228.
- Bootsma, R.J., Marteniuk, R.G., Mackenzie, C.L. And Zaal, F.T. (1994). The speed-accuracy trade-off in manual prehension: effect of movement amplitude, object size and object width on kinematic characteristics. *Exp Brain Res*, 98:535-541.
- Bullier, J., Girard, P. And Salin, P. (1994). The role of area 17 in the transfer of information to extrastriate visual cortex. *Cerebral cortex*, 10:301-330.
- Buys, E.J., Lemon, R.N., Mantel, G.W.H. And Muir, R.B. (1986). Selective facilitation of different hand muscles by single corticospinal neurons in the conscious monkey. *Journal of Physiology*, 381:529-549.
- Biryukova, E.V., Roschin, V.Y., Frolov, A.A., Ioffe, M.E., Massion, J. And Dufosse, M. (1999). Forearm postural control during unloading: anticipatory changes in elbow stiffness. *Experimental Brain Research*, 124:107-117.
- Caminiti, R., Johnson, P.B., And Urbano, A. (1990). Making arm movements within different parts of space: Dynamic aspects in the primate motor cortex. *The Journal of Neuroscience*, 11:1182-1197.
- Caminiti, R., Johnson, P.B., Burnod, Y., Galli, C. And Ferraina, S. (1991). Shift of preferred directions of premotor cortical cells with arm movements performed across the workspace. *Exp. Brain Res*, 83: 228-232.
- Carey, D., Harvey, M. And Milner, A.D. (1996). Visuomotor sensitivity for shape and orientation in a patient with visual form agnosia. *Neuropsychologia*, 34: 329-337.
- Carlton, L.G. (1980). Movement control characteristics of aiming responses. *Ergonomics*, 23:1019-1032.

- Carlton, L.G. (1981). Processing visual feedback information for movement control. *Journal of Experimental Psychology, Hum. Percept. Perf.*, 7:1019-1030.
- Carlton, L.G. And Carlton, M.J. (1987). Response amendment latencies during discrete arm movements. *Journal of Motor Behavior*, 19:227-239.
- Carnahan, H., Goodale, M.A., And Marteniuk, R.G. (1993). Grasping versus pointing and the differential use of visual feedback. *Human Movement Science*, 12: 219-234.
- Chieffi, S., Fogassi, L., Gallese, V. And Gentilucci, M. (1992). Prehension movements directed to approaching objects: influence of stimulus velocity on the transport and the grasp components. *Neuropsychologia*, 30:877-897.
- Chieffi, S. And Gentilucci M. (1993). Coordination between the transport and the grasp component during prehension movements. *Experimental Brain Research*, 94: 471-477.
- Chen, D.F., Hyland, B., Maier, V., Palmeri, A. And Wiesendanger, M. (1991). Comparison of neural activity in the supplementary motor area and in the primary motor cortex in the monkey. *Somatosensory and Motor Research*, 8:27-44.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux S. And Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement. Similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *Eur J Neurosci*, 11: 1839-1842.
- Conti, P. Et Beaubaton, D. (1976). Utilisation des informations visuelles dans le contrôle du mouvement: étude de la précision des pointages chez l'homme. *Le Travail Humain*, 39: 19-32.
- Cooke, J.D., And Diggles V.A. (1984). Rapid error correction during human arm movements: evidence for central monitoring. *Journal of Motor Behavior*, 16: 348-363.
- Cordo, P.J. (1987). Mechanisms controlling accurate changes in elbow torque in humans. *The Journal of Neuroscience*, 7:432-442.
- Cowey, A. And Stoerig, P. (1995). Blindsight in monkeys. *Nature*, 373:247-249.
- Craig, J.J. (1955). *Introduction to Robotics: Mechanics and control*. Tokyo: Addison-Wesley publishing compagny. Pp 1-450.
- Crammond, D.J. (1997). Motor imagery: Never in your wildest dream. *Trends in Neuroscience*, 20: 54-57.

- Day, B.L. And Marsden C.D. (1982). Accurate repositioning of the human thumb against unpredictable dynamic loads is dependent upon peripheral feed-back. *Journal of Physiology*, 327:393-407.
- Decety, J. And Jeannerod, M. (1996). Mentally simulated movements in virtual reality. Does Fitts law hold in motor imagery? *Behav Brain Res*, 72: 127-134.
- Decety, J., Perani, D., Jeannerod, M., Bettinardi, V., Tadary, B., Woods, R., Mazziotta, J.C. And Fazio F. (1994). Mapping motor representation with positron emission tomography. *Nature*, 371: 600-602.
- Deiber, M.P., Ibañez, V., Honda, M., Sadato, N., Raman, R., And Hallett M. (1998). Cerebral processes related to visuomotor imagery and generation of simple finger movements studied with positron emission tomography. *Neuroimage*, 7: 73-85.
- Desmurget, M., Prablanc, C., Arzi, M., Rossetti, Y., Paulignan, Y. And Urquizar, C. (1996). Integrated control of hand transport and orientation during prehension movements. *Experimental Brain Research*, 110: 265-278.
- Desmurget, M., Prablanc, C., Rosetti, Y., Arzi, M., Paulignan, Y. And Urquizar, C. (1995). Postural and synergic control for three dimensional movements of reaching and grasping. *J Neurophysiol*, 74: 905-910.
- Desmurget, M., Gréa, H. And Prablanc, C. (1998). Final posture of the upper limb depends on the initial position of the hand during prehension movements. *Experimental Brain Research*, 119:511-516.
- De'Sperati, C. And Stucchi, N. (1997). Recognizing the motion of a graspable object is guided by handedness. *Neuroreport*, 8: 2761-2765.
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V. And Rizzolatti, G. (1995). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91: 176-180.
- Dineen, J.J. And Hendrickson, A.E. (1981). Age-correlated differences in the amount of retinal degeneration after striate cortex lesions in monkeys. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 21:749-752.
- Dominey, P., Decety, J., Broussolle, E., Chazot, G. And Jeannerod M. (1995). Motor imagery of a lateralized sequential task is asymmetrically slowed in hemi-Parkinson patients. *Neuropsychologia*, 33:727-741.
- Elliott, D. And Allard F. (1985). The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37A: 407-425.

- Fadiga, L., Buccino, G., Craighero, L., Fogassi, L., Gallese, V. And Pavesi, G. (1999). Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery. A magnetic stimulation study. *Neuropsychologia*, 37:147-158.
- Faillenot, I., Toni, I., Decety, J., Gregoire, M.C., And Jeannerod, M. (1997). Visual pathways for object-oriented action and object recognition: Functional anatomy with PET. *Cerebral Cortex*, 7:77-85.
- Faillenot, I., Decety, J., And Jeannerod, M. (1999). Human brain activity related to the perception of spatial features of objects. *Neuroimage*, 10:114-124.
- Faugier-Grimaud, S., Frenois, C. And Stein, D.G. (1978). Effects of posterior parietal lesions on visually guided behavior in monkeys. *Neuropsychologia*, 16:151-168.
- Fitts, P. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol*, 47:381-391.
- Flament, D., Onstott, D., Fu, Q.G., And Ebner, T.J. (1993). Distance- and error-related discharge of cells in premotor cortex of rehsus monkeys. *Neuroscience Letters*, 153:144-148.
- Gallese. V. And Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends Cog Sci*, 12:493-501.
- Gallese, V., Murata, A., Kaseda, M., Niki, N. And Sakata H. (1994). Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex. *Neuroreport*, 5:1525-1529.
- Gandevia, S.C., Wilson, L.R., Inglis, J.T. And Burke, D. (1997). Mental rehearsal of motor tasks recruits alpha motoneurons, but fails to recruit human fusimotor neurons selectively. *J Physiol*, 505:259-266.
- Gentilucci, M., Castiello, U., Corradini, M.L., Scarpa, M., Umilta, C. And Rizzolatti G. (1991). Influence of different types of grasping on the transport component of prehension movements. *Neuropsychologia*, 29:361-378.
- Gentilucci, M., Daprati, E., Gangitano, M., Saetti, M.C. And Toni, I. (1996). On orienting the hand to reach and grasp an object. *Neuroreport*, 7:589-592.
- Gentilucci, M., Daprati, E., And Gangitano, M. (1998). Implicit visual analysis in handedness recognition. *Consciousness and Cognition*.
- Gentilucci, M., Fogassi, L., Lupino, G., Matelli, M., Camarda, R., And Rizzolatti, G. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I: somatotopy and the control of proximal movements. *Experimental Brain Research*, 71:475-490.

- Gentilucci, M., Chieffi, S., Scarpa, M., And Castiello, U. (1992). Temporal coupling between transport and grasp components during prehension movements : effects of visual perturbation. *Behavioural Brain Research*, 47:71-82.
- Gentner, D.R., Grudin, J., And Conway, E. (1980). Finger movements in transcription typing (Tech rep. N° 8001). La Jolla, CA: University of California, San Diego, Center for Human Information processing.
- Georgopoulos, A.P., Kalaska, J.F., Caminiti, R. And Massey, J.T. (1982). On the relation between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 2: 1527-1537.
- Georgopoulos, A.P., Lurito, J.T., Petrides, M., Schwartz, A.B. And Massey, J.T. (1989). Mental rotation of the neuronal population vector. *Science*, 243:234-236.
- Georgopoulos, A.P., Kalaska, J.F. And Massey, J.T. (1981). Spatial trajectories and reaction times of aimed movements: effects of practice, uncertainty and change in target location. *J. Neurophysiol*, 46:725-743.
- Georgopoulos, A.P., Schwartz, A.B. And Kettner, R.E. (1986). Neuronal population coding of movement direction. *Science*, 233:1416-1419.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.P., Agid, Y. And Le Bihan, D. (2000). Two dissociable neuronal networks for real and imaged hand movements. An fMRI study (submitted).
- Ghez, C., Gordon, J., And Ghilardi, M.F. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *Journal of Neurophysiology*, 73:361-372.
- Ghez, C., Gordon, J., Ghilardi, M.F., Christakos, C.N. And Cooper, S.E. (1990). Roles of proprioceptive input in the programming of arm trajectories. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. LV:837-847.
- Gielen, C.C.A.M., van Bolhuis, B.M., And Theeuwes, M. (1995). On the control of biologically and kinematically redundant manipulators. *Human Movement Science*, 14:487-509.
- Girard, P., Salin, P. And Bullier, J. (1991). Visual activity in areas V3A and V3 during reversible inactivation of area V1 in the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 66:1493-1503.

- Girard, P., Salin, P. And Bullier, J. (1992). Response selectivity in neurons in area MT of the macaque monkey during reversible inactivation of area V1. *Journal of Neurophysiology*, 67:1-10.
- Glendinning, D.S., Cooper, B.Y., Vierck, C.J. And Leonard, C.M. (1992). Altered precision grasping in stump-tail macaques after fasciculus cuneatus lesions. *Somatosensory and Motor Research*, 9:61-73.
- Goldberg, G. (1985). Supplementary motor area structure and function: Review and hypotheses. *The Behavioral and Brain Sciences*, 8:567-616.
- Goodale, M.A. And Milner, A.D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience*, 15:20-25.
- Goodale, M.A., Jakobson, L.S. And Servos, P. (1996). The visual pathways mediating perception and prehension. In Wing AM, Haggard P, Randall Flanagan J (Eds.) *Hand and Brain*. Academic Press Inc, pp.15-31.
- Gordon, A.M., Forssberg, H., Johansson, R.S. And Westling, G. (1991). Visual size cues in the programming of manipulative forces during precision grip. *Experimental Brain Research*, 83:477-482.
- Gordon, J., Ghilardi, M.F. And Ghez C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Experimental Brain Research*, 99: 97-111.
- Gordon, J., Ghilardi, M.F., And Ghez, C. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. I. Spatial errors. *Journal of Neurophysiology*, 73:347-360.
- Gottsdanker, R. (1973). Psychological refractoriness and the organisation of step-tracking responses. *Perception and Psychophysics*, 14:60-70.
- Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L. And Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, 112:103-111.
- Haggard P., And Wing A.M. (1990). Assessing and reporting the accuracy of position measurements made with optical tracking systems. *J Mot Behav*, 22: 315-321.
- Hashimoto, R. And Rothwell, J.C. (1999). Dynamic changes in corticospinal excitability during motor imagery. *Experimental Brain Research*, 125:75-81.
- Hein, A. And Held R. (1967). Dissociation of the visual placing response into elicited and guided components. *Science*, 158:190-192.

- Henry, F.M. And Rogers, D.E. (1960). Increased response latency for complicated movements and a "memory drum" theory of neuromotor reaction. *Research Quarterly*, 31:448-458.
- Hepp-Reymond, M.C., Hüssler, E.J., Maier, M.A. And Qi, H.X. (1994). Force-related neuronal activity in two regions of the primate ventral premotor cortex. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 72:571-579.
- Hess, W.R., Bürgui, S. And Bucher, V. (1946). Motorische Funktion des Tectal und Tegmentalgebietes. *Monatsschrift für psychiatrische Neurologie*, 112:1-52.
- Higgins, J.R. And Angel, R.W. (1970). Correction of tracking errors without sensory feedback. *Journal of Experimental Psychology*, 84:412-416.
- Hoff, B. And Arbib, M. (1993). Models of trajectory formation and temporal interaction of reach and grasp. *Journal of Motor Behavior*, 25: 175-192.
- Humphrey, N.K. And Weiskrantz, L. (1967). Vision in monkeys after removal of the striate cortex. *Nature*, 215:595-597.
- Hyvarinen, J. And Poranen, A. (1974). Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys. *Brain*, 97:673-692.
- Iberall, T. Bingham, G. And Arbib, M.A. (1986). Opposition space as a structuring concept for the analysis of skilled hand movements. *Exp Brain Res Suppl.* 15: 158-173.
- Jaeger, R.J., Agarwal, G.C., And Gottlieb, G.L. (1979). Directional errors of movement and their correction in a discrete tracking task. *Journal of Motor Behavior*, 11:123-133.
- Jakobson, L.S., And Goodale, M.A. (1991). Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res*, 86: 199-208.
- Jeannerod, M. (1981). Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. In: Long J, Baddeley A (eds) *Attention and Performance IX*. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Hillsdale (NJ), pp 153-168.
- Jeannerod, M. (1984) The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav*, 16: 235-254.
- Jeannerod, M. (1988). *The neural and behavioural organization of goal-directed movements*. Oxford: Oxford University Press.
- Jeannerod, M. (1994). The hand and the object: the role of posterior parietal cortex in forming motor representations. *Can J Physiol Pharmacol*, 72:535-541.
- Jeannerod, M. (1995). Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia*, 33:1419-1432.
- Jeannerod, M. (1997). *The cognitive neuroscience of action*. Blackwell Publishers Ltd. Oxford.

- Jeannerod, M. And Decety, J. (1995). Mental motor imagery: a window into the representational stages of action. *Current Opinion in Neurobiology*, 5:727-732.
- Jeannerod, M., Decety, J. And Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia*, 22:369-380.
- Jeannerod, M. (1999). To act or not to act. Perspectives on representation of actions. *Quart J Exper Psychol*, 52A:1-29.
- Jeannerod, M., Arbib, M.A., Rizzolatti, G. And Sakata, H. (1995). Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends in Neuroscience* 18. 7:314-320.
- Jeannerod, M. (1986). The formation of finger grip during prehension. A cortically mediated visuomotor pattern. *Behavioral Brain Research*, 19:99-116.
- Jeannerod, M. (1986). Mechanisms of visuomotor coordination: a study in normal and brain-damaged subjects. *Neuropsychologia*, 24:41-78.
- Jeannerod, M. And Biguer, B. (1982). Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal space. In : "Advances in the analysis of visual behavior" Ingle, D., Goodale, M. Et Mansfield, R. (Eds.), MIT Press (Boston), pp. 387-409.
- Jeannerod, M. And Prablanc, C. (1978). Résolution et plasticité de la coordination oeil-main. In: Hecaen, H., Jeannerod, M. (eds). *Du contrôle moteur à l'organisation du geste*. Paris: Masson.
- Jeannerod, M., Paulignan, Y., Mackenzie, C.L., And Marteniuk, R.G. (1992). Parallel visuomotor processing in human prehension movements. In: Caminiti, R., Johnson, P.B., Burnod, Y. (eds). *Control of arm movement in space : Neurophysiological and Computational approaches*. Experimental Brain Research Series 22, Springer-Verlag. Pp 27-44.
- Johansson, R.S. And Westling, G. (1984). Roles of glabrous skin receptors and sensorimotor memory in automatic control of precision grip when rougher or more slippery. *Experimental Brain Research*, 56:550-564.
- Johansson, R.S. And Westling, G. (1987). Signals in tactile afferents from the fingers eliciting adaptive motor responses during precision grip. *Experimental Brain Research*, 66:141-154.
- Johansson, R.S. And Westling, G. (1988). Coordinated isometric muscle commands adequately and erroneously programmed for the weight during lifting task with precision grip. *Experimental Brain Research*, 71:59-71.
- Johnson, S.H. (1998). Cerebral organization of motor imagery. Controlateral control of grip selection in mentally represented prehension. *Psychol Sci* 9:210-222

- Johnson, S.H. (2000). Thinking ahead: the case for motor imagery in prospective judgements of prehension. *Cognition*, 74:33-70.
- Johnson, P.B., Ferraina, S. And Caminiti, R. (1993). Cortical networks for visual reaching. *Experimental Brain Research*, 97:361-365.
- Kalaska, J.F. And Crammond, D.J. (1995). Deciding not to GO. Neuronal correlates of response selection in a GO/NOGO task in primate premotor and parietal cortex. *Cerebral Cortex*, 5:410-428.
- Kalaska, J.F., Caminiti, R., And Georgopoulos, A.P. (1983). Cortical mechanisms related to the direction of two-dimensional arm movements: relation in parietal area 5 and comparison with motor cortex. *Experimental Brain Research*, 51:247-260.
- Kasai, T., Kawanishi, M., And Yahagi, S. (1992). The effects of wrist muscle vibration on human voluntary elbow flexion-extension movements. *Experimental Brain Research*, 90:217-220.
- Keele, S.W. (1981). Behavioural analysis of movement. In: V.B. Brooks (ed) *Handbook of Physiology, Section I: The nervous system, vol II: Motor control. Part 2* Williams & Wilkins, Baltimore, pp 1391-1414.
- Keele, S.W. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, 70:387-403.
- Keele, S.W. And Posner, M.I. (1968). Processing of visual feedback in rapid movements. *Journal of Experimental Psychology*, 77:155-158.
- Kelso, J. And Holt, K.G. (1980). Exploring a vibratory systems analysis of human movement production. *Journal of Neurophysiology*, 43:1186-1196.
- Kosslyn, S.M., Flynn, R.A., Amsterdam, J.B. And Wang, G. (1990). Components of high-level vision: a cognitive neuroscience analysis and account of neurological syndromes. *Cognition*, 34:203-277.
- Kugler, P.N., Kelso, S., And Turvey, M.T. (1980). On the concept of coordinative structures as dissipative structures: I. Theoretical lines of convergence. In Stelmach G.E. And Requin J. (Eds). *Tutorials in motor behavior*. Pp: 3-47. Amsterdam. North-Holland.
- Kusunoki, M., Tanaka, Y., Ohtsuka, H., Ishiyama K. And Sakata, H. (1993). Selectivity of the parietal visual neurons in the axis orientation of objects in space. *Society for Neuroscience Abstracts*, 19:770.
- Lacquaniti, F., Guigon, E., Bianchi, L., Ferraina, S., And Caminiti, R. (1995). Representing spatial

- Lang, W., Cheyne, D., Hollinger, P., Gerschlager, W. And Lindinger, G. (1998). Electric and magnetic fields accompanying internal simulation of movement. *Cog Brain Res*, 3:125-129.
- Lemon, R.N., Mantel, G.W.H. And Muir, R.B. (1986). Corticospinal facilitation of hand muscles during voluntary movements in the conscious monkey. *Journal of Physiology*, 381:497-527.
- Lynch, J.C. (1980). The functional organization of posterior parietal association cortex. *Behavioral Brain Science*, 3:485-498.
- Mackay, W.A (1992). Properties of reach related neuronal activity in cortical area 7a. *J Neurophysiol*, 67:1335-1345.
- Mackenzie, C.L. And Iberall, T. (1994). *The Grasping Hand*, North Holland.
- Mackenzie, C.L., Marteniuk, R.G., Dugas, C., Liske, D., And Eckmeier, B. (1987). Three dimensional movement trajectories in Fitt's task: implications for control. *Q J Exp Psychol*, 39A:629-647.
- Marr, D. (1982). *Vision*. Freeman, San Francisco.
- Marteniuk, R.G., Leavitt, J.L., Mackenzie, C.L., And Athenes, S. (1990). Functional relationships between grasp and transport components in a prehension task. *Hum Mov Sci*, 9:149-176.
- Marteniuk, R.G., Mackenzie, C.L., Jeannerod, M., Athenes, S., And Ducas, C. (1987). Constraints on human arm movement trajectories. *Canadian Journal of Psychology*, 41:365-378.
- Matelli, M., Luppino, G. And Rizzolatti, G. (1985). Patterns of cytochrome oxydase activity in the frontal agranular cortex of the macaque monkey. *Behav. Brain Res.*, 18:125-137.
- Matelli, M., Camarda, R., Glickstein, M. And Rizzolatti, R. (1986). Afferent and efferent projections of the interior area 6 in the Macaque Monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 251:281-298.
- McCloskey, D.I. (1981). Corollary discharges: motor commands and perception. In: Brooks, V.B. (ed). *Hanbook of Physiology-The nervous system II*. Baltimore: Williams and Wilkins. Pp 1415-1447.
- Megaw, E.D. (1974). Possible modification to a rapid on-going programmed manual response. *Brain Research*, 71:425-441.
- Mellet, E., Petit, L., Mazoyer, B., Denis, M., And Tzourio, N. (1998). Reopening the mental imagery debate. Lessons from functional anatomy. *Neuroimage*, 8:129-139.

- Merigan, W.H., And Maunsell, S.H.R. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual Reviews of Neuroscience*, 16: 369:402.
- Merzenich, M.M., And Kaas, J.H. (1980). Principles of organization of sensory-perceptual systems in mammals. In: Sprague J.M. and Epstein A.N. (eds). *Progress in psychobiology and physiological psychology* (vol. 9). New York: Academic.
- Meyer, D.E., Smith, J.E.K., And Wright, C.E. (1982). Models for the speed and accuracy of aimed movements. *Psychological Review*, 89:449-482.
- Milner, T.E., And Ijaz, M.M. (1990). The effect of accuracy constraints on three-dimensional movement kinematics. *Neuroscience*, 35: 365-374.
- Milner, A.D., And Goodale, M.A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
- Mishkin, M., Ungerleider, LG. And Macko, KA. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, 6:414-417.
- Mohler, C.W. And Wurtz, R.H. (1997). Role of striate cortex and superior colliculus in visual guidance of saccadic eye movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 40:74-94.
- Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, 42:223-227.
- Mountcastle, V.B. (1995). The parietal system and some higher brain functions. *Cerebral Cortex*, 5:377-390.
- Mountcastle, V.B., Andersen, R.A., And Motter, B.C. (1981). The influence of attentive fixation upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 1:1218-1235.
- Mountcastle, V.B., Lynch, J.C., Georgopoulos, A., Sakata, H. And Acuña, C. (1975). Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extra-personal space. *Journal of Neurophysiology*, 38:871-908.
- Muir, R.B. And Lemon, R.N. (1983). Corticospinal neurons with a special role in precision grip. *Brain Res.*, 261, 312-316.
- Napier, J.R. (1955). Form and function of the carpo-metacarpal joint of the thumb. *Journal of Anatomy*, 89:362-369.
- Napier, J.R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 38B:902-913.

- Nelson, W.L. (1983). Physical principles for economies of skilled movements. *Biological Cybernetics*, 46:135-147.
- Paillard, J., Et Beaubaton, D. (1974). Problèmes posés par les contrôles moteurs ipsilatéraux après déconnexion hémisphérique chez le singe. Dans: Les syndromes de disconnexion calleuse chez l'homme. Michel, F. et Schott, B. (Editeurs). Lyon. Hôpital Neurologique, pp.137-171.
- Paillard, J. (1971). Les déterminants moteurs de l'organisation spatiale. *Cahiers de Psychologie*, 14:261-316.
- Paillard, J. (1995). Fast and slow feedback loops for the visual correction of spatial errors in a pointing task: a reappraisal. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 74:401-417.
- Paillard, J. And Amblard, B. (1985). Static versus kinetic visual cues for the processing of spatial relationships. In: Jeannerod, M., Lee, D.N. (eds). *Brain mechanisms and spatial vision*. Amsterdam: Martinus Nijhoff. Pp 299-330.
- Parsons, L.M. And Fox, P.T. (1998). The neural basis of implicit movements used in recognizing hand shape. *Cog Neuropsychol*, 15:583-615.
- Parsons, L.M., Fox, P.T., Downs, J.H., Glass, T., Hirsch, T.B., Martin, C.C, Jerabek, P.A. And Lancaster, J.L. (1995). Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET. *Nature*, 375:54-58.
- Parsons, L.M., Gabrieli, J.D.E., Phelps, E.A. And Gazzaniga, M.S. (1998). Cerebrally lateralized mental representations of hand shape and movement. *J. Neurosci*, 18:6539-6548.
- Parsons, L.M. (1987). Imagined spatial transformation of one's hands and feet. *Cognitive Psychology*, 19:178-241.
- Parsons, L.M. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 20. 4:709-730.
- Parsons, L.M. And Fox, P.T. (1998). The neural basis of implicit movements used in recognizing hand shape. *Cog Neuropsychol*, 15:583-615.
- Paulignan, Y. (1991). Thèse de Doctorat. N° d'ordre 83-91.
- Paulignan, Y., Mackenzie, C., Marteniuk, R. And Jeannerod, M. (1991a). Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. *Experimental Brain Research*, 83:502-512.

- Paulignan, Y., Jeannerod, M., Mackenzie, C. And Marteniuk, R. (1991b). Selective perturbation of visual input during prehension movements. 2. The effects of changing object size. *Experimental Brain Research*, 87:407-420.
- Paulignan, Y. And Jeannerod, M. (1996). Prehension movements. The visuomotor channels hypothesis revisited. In: Haggard, P., Flanagan, R., Wing, A.M. (eds). *Hand and Brain: Neurophysiology and Psychology of hand movement*. Orlando: Academic Press. Pp 265-282.
- Perenin, M.T. And Jeannerod, M. (1975). Residual vision in cortically blind hemifields. *Neuropsychologia*, 13:1-7.
- Perenin, M.T. And Jeannerod, M. (1978). Visual function within the hemianopic field following early cerebral hemidecortication in man. I. Spatial localization. *Neuropsychologia*, 16:1-13.
- Philips, C.G. (1985). *Movements of the hand*. Liverpool University Press. Liverpool.
- Plamondon, R. And Alimi, A.M. (1997). Speed/accuracy trade-offs in target-directed movements. *Behavioral and Brain Sciences*, 20:1-21.
- Polit, A. And Bizzi, E. (1979). Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *J. Neurophysiol*, 42:183-194.
- Polyak, S. (1957). *The vertebrate visual system*. University of Chicago Press. Chicago.
- Pöppel, E.; Held, R. And Frost, D. (1973). Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature*, 243:295-296.
- Porro, C.A., Francescato, M.P., Cettolo, V., Diamond, M.E., Baraldi, P., Zuiani, C., Bazzocchi, M. And di Prampero, P.E. (1996). Primary motor and sensory cortex activation during motor performance and motor imagery. A functional magnetic resonance study. *J Neurosci*, 16:7688-7698.
- Prablanc, C. And Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *J Neurophysiol*, 67:455-469.
- Prablanc, C., Echallier, J.E., Jeannerod, M. And Komilis, E. (1979). Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. I. Spatio-temporal characteristics of eye-hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. *Biological Cybernetics*, 35:113-124.

- Prablanc, C., Echallier, J.E., Jeannerod, M. And Komilis, E. (1979). Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biological Cybernetics*, 35:183-187.
- Ptito, A., Lepore, F., Ptito, M And Lassonde, M. (1991). Target detection and movement discrimination in the blind field of hemispherectomized patients. *Brain*, 114:497-512.
- Quinn, J.T. And Sherwood, D.E. (1983). Time requierements of changes in program and parameter variables in rapid ongoing movements. *Journal of Motor Behavior*, 15:163-178.
- Ramón y Cajal S. (1895). *Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo*. Madrid.
- Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné A., Li, L., Boisson, D. And Perenin, M.T. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispacial neglect. *Nature*, 395:166-169.
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G. And Matelli M. (1988). Functional organisation of the inferior area 6 in the macaque monkey. II: area F5 and the control of distal movements. *Exp Brain Res*, 71:490-507.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V. And Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cog Brain Res*, 3:131-141.
- Robinson, D. (1986). Is the oculomotor system a cartoon of motor control? In: Freund, H.J., Büttner, U., Cohen, B., Noth, J. (eds). *Progress in Brain Research* (vol 64). The oculomotor and squelettal systems: Differences and similarities. Oxford: Elsevier. Pp 411-417.
- Rocha-Miranda, C.E., Bender, D.B., Gross, C.G. And Mishkin, M. (1975). Visual activation of neurons in inferotemporal cortex depends on striate cortex and forebrain commissures. *Journal of Neurophysiology*, 38:475-491.
- Rodman, H.R.; Gross, C.G. And Albright, T.D. (1989). Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque. 1. Effects of striate cortex removal. *Journal of Neuroscience*, 9:2033-2050.
- Rosenbaum, D.A., Meulenbroek R.G.J., And Vaughan J. (1996). Three approaches to the degrees of freedom problem in reaching. In: Haggard, P., Flanagan, R., Wing, A.M. (eds). *Hand and Brain: Neurophysiology and Psychology of hand movement*. Orlando: Academic Press. Pp 169-185.
- Roth, M., Decety, J., Raybaudi, M., Massarelli, R., Delon-Martin, C., Segebarth, C., Morand, S., Camionani, A., Decore, M. And Jeannerod, M. (1996). Possible involvement of primary

- motor cortex in mentally simulated movement. A functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport*, 7:1280-1284.
- Rothwell, J.C., Traub, M.M., Day, B.L., Obeso, J.A., Thomas, P.K. And Marsden, C.D. (1982). Manual motor performance in a deafferented man. *Brain*, 125: 515-542.
- Roure, R., Collet, C., Deschaumes-Molinario, C., Dittmar, A., Raqa, H., Delhomme, G. And Vernet-Maury E. (1998). Autonomic nervous system responses correlate with mental rehearsal in volleyball training. *Eur J Appl Physiol*, 78:99-108.
- Sakata, H. And Kusunoki, M. (1992). Organization of space perception: neural representation of three-dimensional space in the posterior parietal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 2:170-174.
- Sakata, H., Taira M., Mine, S. And Murata, A. (1992). Hand-movement-related neurons of the posterior parietal cortex of the monkey: their role in the visual guidance of hand movements. In: *Control of arm movement in space: neurophysiological and computational approaches*. Caminiti, R., Johnson, P.B. And Burnod Y. (Eds). Heidelberg. Springer. Berlin, pp.185-198.
- Sakata, H., Taira M., Murata, A., And Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cerebral Cortex*, 5:429-438.
- Sanes, J.N., Mauritz, K.H., Dalakas, M.C. And Evarts, E.V. (1985). Motor control in humans with large-fiber sensory neuropathy. *Human Neurobiol*, 4: 101-114.
- Schieber, M.H. (1990). How might the motor cortex individuate movements. *Trends in Neuroscience*, 13:440-445.
- Schmidt, R.A. (1976). Control process in motor skills. *Exercise and Sport Sciences*, 824:229-261.
- Schmidt, R.A. (1980). On the theoretical status of time in motor program representations. In: *Stelmach, G.E., Requin, J. (eds).Tutorials in Motor Behavior*. North-Holland Publishing Company. Pp 145-165.
- Schmidt, R.A., Zelaznik, H., Hawkins, B., Franks, J.S. And Quinn, J.T. (1979). Motor output variability: a theory for the accuracy of rapid motor acts. *Psychol. Rev*, 86:415-451.
- Schneider, GE. (1969). Two visual systems. *Science*, 163:895:902.
- Schnitzler, A., Salenius, S., Salmelin, R., Jousmäki, V., And Hari R. (1997). Involvement of primary motor cortex in motor imagery; A neuromagnetic study. *Neuroimage*, 6:201-208.
- Schwartz, D.L. And Black, T. (1999). Inferences through imagined actions. *Knowing by simulated*  
*doing. J Exper Psychol Hum Perf* 25:116-126

- Shaffer, L.H. (1976). Intention and performance. *Psychological Review*, 83:375-493.
- Sherrington, C.S. (1947). *The integrative action of the nervous system* (2<sup>nd</sup>. Ed.). New Haven: Yale University Press.
- Shinoda, Y., Yokota, J.I. And Futami, T. (1981). Divergent projections of individual corticospinal axons to motoneurons of multiple muscles in the monkey. *Neuroscience Letters*, 23:7-12.
- Sirigu, A., Cohen, L., Duhamel, J-R., Pillon, B., Dubois, B., Agid, Y. And Pierrot-Deseiligny, C. (1995). Congruent unilateral impairments for real and imagined hand movements. *Neuroreport*, 6:997-1001.
- Sirigu, A., Duhamel, J-R., Cohen, L., Pillon, B., Dubois, B. And Agid Y. (1996). The mental representation of hand movements after parietal cortex damage. *Science*, 273:1564-1566.
- Sivak, B. And Mackenzie, C.L. (1990). Integration of visual information and motor output in reaching and grasping: the contributions of peripheral and central vision. *Neuropsychologia*, 28: (10) 1095-1116.
- Sivak, B. And Mackenzie, C.L. (1992). The contributions of peripheral vision and central vision to prehension. In: Proteau, L., Elliott, D. (eds). *Vision and motor control*. Elsevier Science Publishers B.V. pp 233-259.
- Soechting, J.F. (1984). Effect of target size on spatial and temporal characteristics of a pointing movement in man. *Experimental Brain Research*, 54, 121-132.
- Soechting, J.F. (1989). Elements of coordinated arm movements in three-dimensional space. In: Wallace, S.A. (ed). *Perspectives on the coordination of movement*. North-Holland: Elsevier Science Publishers. Pp 47-83.
- Soechting, J.F. And Flanders, M. (1993). Parallel, interdependent channels for location and orientation in sensorimotor transformations for reaching and grasping. *Journal of Neurophysiology*, 70:1137-1150.
- Soechting, J.F., Tong, D.C. And Flanders M. (1996). Frames of reference in sensorimotor integration: position sense of the arm and hand. In Wing AM, Haggard P, Randall Flanagan J (Eds.) *Hand and Brain*. Academic Press Inc. Pp. 151-168.
- Sperry, R.W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psychol*, 43:482-489.
- Sprague, J.M. And Meikle, T.H. (1965). The role of the superior colliculus in visually guided behavior. *Experimental Neurology*, 11:115-146.

- Stark, L. And Bridgeman, B. (1983). Role of corollary discharge in space constancy. *Percept. Psychophys.*, 34:439-446.
- Stein, J. (1978). Long-loop motor control in monkey. The effects of transient cooling of parietal cortex and of cerebellar nuclei during tracking tasks. In J. Desmedt (Ed.). *Cerebral motor control in man. Long loop mechanisms.* Karger. Basel. Pp-107-122.
- Stelmach, G.E., Castiello, U. And Jeannerod M. (1994). Orienting the finger opposition space during prehension movements. *Journal of Motor Behavior*, 26:178:186.
- Taira, M., Mine, S., Georgopoulos, A.P., Murata, A. And Sakata, H. (1990). Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movements. *Exp Brain Res*, 83:29-36.
- Taub, E. And Berman, A.J. (1968). Movement and learning in the absence of sensory feedback. In: SJ Freedman (ed) *The neurophysiology of spatially oriented behavior.* Dorsey Press Homewood, pp 173-192.
- Trevarthen, C.B. (1968). Two mechanisms of vision in primates. *Psychologische Forschung*, 31:299-337.
- Tucker, M. And Ellis, R. (1998). On the relations between seen objects and components of potential actions. *J Exper Psychol Hum Perc Perf*, 24:830-846.
- Turvey, M.T. (1990). Coordination. *American Psychologist*, 45:938-953.
- Ungerleider, L.G. And Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In Ingle DJ, Goodale MA, Mansfield RJW (Eds.), *Analysis of visual behavior.* Cambridge, MA; MIT Press, pp 549-586.
- Van Sonderen, J.F., Gielen, C.C.A.M., And Van der Gon, J.J.D. (1989). Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes target location. *Experimental Brain Research*, 78:139-146.
- Vital-Durand, F., Putkonen, P.T.S. And Jeannerod, M. (1974). Motion detection and optokinetic responses in dark reared kittens. *Vision Research*, 14:141-142.
- Von Grünau, M.W. (1978). Interaction between sustained and transient channels: form inhibits motion in the human visual system. *Vision Research*, 18:197-201.
- Von Holst, E. And Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften*, 37:464-476.
- Von Hofsten, C. And Fazel-Zandy, S. (1984). *Journal of Experimental Psychology*, 38:208.
- Wallace, S.A. And Weeks, D.L. (1988). Temporal constraints in the control of prehensile movement. *J Mot Behav*, 20:81-105.

- Wannier, T.M.J., Maier, M.A. And Hepp-Reymond, M. C. (1989). *Neuroscience Letters*, 98:63-68.
- Warrington, E.K. And James, M. (1986). Visual object recognition in patients with right hemisphere lesions. Axis or features. *Perception*, 15:355-366.
- Westling, G. And Johansson, R.S. (1984). Factors influencing the force control during precision grip. *Exp. Brain Res*, 53:277-284.
- Wexler, M., Kosslyn, S.M. And Berthoz, A. (1998). Motor processes in mental rotation. *Cognition*, 68:77-94.
- Wiesendanger, M. (1986). Redistributive function of the motor cortex. *Trends in Neuroscience*, 9:120-125.
- Williams, J.D., Rippon, G., Stone, B.M., And Annet, J. (1995). Psychophysiological correlates of dynamic imagery. *Br J Psychol*, 86:283-300.
- Wing, A.M. And Fraser, C. (1983). The contribution of the thumb to reaching movements. *Quart J Exp Psychol*, 35A:297-309.
- Wing, A.M., Turton, A. And Fraser, C. (1986). Grasp size and accuracy of approach in reaching. *J. Mot. Behav.*, 18, 245-260.
- Wohlschläger, A. And Wohlschläger A. (1998). Mental and manual rotation. *J Exper Psychol Hum Perc Perf*, 24:397-412.
- Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., And Jordan, M.I. (1995). An internal model for sensorymotor integration. *Science*, 269:1880-1882.
- Woodworth, R.S. (1899) The accuracy of voluntary movement. *Psychol. Rev.*, 3:1-114.
- Woolsey, C.N. (1958). Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. In : "Biological and Biochemical Bases of Behavior" Harlow, H.F. et Woolsey, C.N. (Eds.), Univ. Wisconsin Press (Madison, Wisconsin), pp. 63-81.
- Yahagi, S., Shimura, Y., And Kasai T. (1996). An increase in cortical excitability with no change in spinal excitability during motor imagery. *Percept Mot Skills*, 83:288-290.
- Yagüez, L., Nagel, D., Hoffman, H., Canavan, A.G.M., Wist, E., And Hömberg, V. (1998). A mental route to mental learning. Improving trajectorial kinematics through imagery training. *Behavioral Brain Research*, 90:95-106.
- Young, R.P. And Zelaznik, H.N. (1992). The visual control of aimed hand movements to stationary and moving targets. *Acta psychologica*, 79:59-78.
- Zaal, F.T., And Bootsma, R.J. (1993). Accuracy demands in natural prehension. *Hum Mov Sci*, 12: 339-345.
- Zeki, S. (1993). *A vision of the brain*. Blackwell. Oxford.

Zelaznik, H.N., Hawkins, B. And Kesselburgh, L. (1983). Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. *J. Mot. Behav.*, 15:217-236.