

**AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ**

Ecole Doctorale Sciences du Mouvement Humain – ED 463

UMR 7287 Institut des Sciences du Mouvement Etienne-Jules Marey

**THESE DE DOCTORAT**

Pour l'obtention du grade universitaire de Docteur

*Discipline* : Sciences du Mouvement Humain

*Spécialité* : Contrôle Perceptivo-Moteur et Apprentissage

Influence des représentations internes  
sur l'adaptation sensorimotrice et la cognition spatiale.

Effets de la proprioception  
et de la variabilité inter-individuelle

Présentée par : **Alix RENAULT**

Soutenue le 12 Décembre 2018 devant le jury composé de :

C. MICHEL-COLENT	MCU-HDR	Université de Bourgogne	Rapporteuse
A. ROBY-BRAMI	DR	INSERM	Rapporteuse
B. BERRET	MCU-HDR	Université Paris-Sud	Examineur
P. BOULINGUEZ	PR	Université Lyon 1	Examineur
F. SARLEGNA	CR	CNRS	Directeur de thèse
J.-L. VERCHER	DR	CNRS	Directeur de thèse



# Remerciements

Ce n'est pas sans difficultés que j'ai pu réaliser ce doctorat jusqu'à son terme et je dois son aboutissement à de nombreuses personnes qui ont su me pousser à donner le meilleur de moi-même durant cette période.

Tout d'abord, je tiens à remercier mes directeurs de thèse qui ont su m'encadrer avec brio. Un grand merci à Fabrice Sarlegna qui m'a donné envie de me lancer dans le game de la recherche scientifique dès ma troisième année de Licence STAPS et avec qui j'ai pu me former avec rigueur. Ta disponibilité aura été exemplaire et je n'ai jamais manqué de rien durant toute ma formation. Si ce travail a pu aboutir c'est en majeure partie grâce à toi donc merci beaucoup. Merci également à Jean-Louis Vercher qui m'a permis d'avoir un regard plus global sur le doctorat et qui aura été disponible pour me fournir des pistes bibliographiques tout au long de ma formation.

Bien évidemment, je remercie grandement l'ensemble des personnes constituant le jury de cette thèse et qui ont accepté d'évaluer mon travail, à savoir : Carine Michel-Colent, Agnès Roby-Brami, Bastien Berret et Philippe Boulinguez.

Je remercie également les personnes avec qui j'ai pu partager un bureau et disposer ainsi d'un cadre de travail convivial dans lequel il faisait bon vivre. Ainsi, merci à Hannah Lefumat, Julie Mathieu, Marion Forano, Nicolas Leclere et Charlotte Jacobé de Naurois pour les nombreux échanges que nous avons eu durant toute cette période et qui auront été très enrichissants.

Merci à l'ensemble du personnel de l'Institut des Sciences du Mouvement et aux doctorants et doctorantes de l'association Doc'SMH pour les nombreuses activités et discussions qui ont eu lieu et qui ont permis de m'épanouir. Dédicace à Colin Gatouillat pour son expérience « ma thèse en 180 secondes » qui aura été un plaisir à suivre ainsi que pour les nombreuses pauses « head's up poker » où des milliers d'euros seront passés d'une main à l'autre (quelques pièces en réalité), jab ! Dédicace à Mathieu Lecocq pour les soirées sushis/poker qui auront abouti sur une magnifique expérience en Irlande, c'était zawa !

Je remercie avec ferveur les « bros », ceux qui sont toujours présents même si parfois des milliers de kilomètres nous séparent, les amis de toujours qui ont grandement contribué à mon développement physique et intellectuel. Merci à Evan « lezouze » Sapor pour la découverte de ce magnifique pays qu'est le Japon. Merci à Rémi « kjbx » Bianucci pour la découverte de ce magnifique département qu'est la Guyane Française. Merci à tous les deux pour les nombreuses soirées Skype poker/jeux aboutissant souvent sur des cris, des larmes, des fous rires, des rages quits, des tops deck, des rivers sales. Ces moments m'auront permis de décompresser et d'apprécier pleinement chaque soirée. Merci à Loïc « cooper » Maurier pour m'avoir donné un exemple de transformation et de prise en charge de son corps. C'est grâce à toi que j'ai pu tenir un rythme soutenu de musculation et enfin atteindre mes objectifs, donc merci pour toutes ses séances, kontrak !

Et pour la fin, je remercie chaudement l'ensemble de ma famille pour m'avoir toujours soutenu dans mes choix et m'avoir élevé dans un contexte optimal. Si j'en suis arrivé jusqu'ici, c'est bien évidemment grâce à vous et à l'amour que vous m'avez apporté. Merci Maman, Papa, Frérot, Mamou, Papou, Mamou Josy, Bernard, Tata Sophie, Éric et Louison.



“When people think, they simulate the world,  
and plan how to act in it.”

**Jordan B. Peterson**

*12 Rules for Life: An Antidote to Chaos*

# Table des matières

<b>Introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>Cadre théorique</b> .....	<b>4</b>
I/ La complexité du mouvement humain.....	5
1/ Historique synthétique des sciences du mouvement humain .....	6
2/ Approche cybernétique .....	9
II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement....	20
1/ L'adaptation et les différentes perturbations .....	20
2/ L'adaptation prismatique et les processus associés.....	28
3/ Influence des modalités sensorielles.....	32
4/ Représentations du mouvement .....	36
III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice .....	38
1/ Transfert intra-membre .....	39
2/ Transfert inter-membre .....	46
IV/ Des modifications sensorimotrices vers les modifications cognitives .....	55
V/ Problématique et objectif des études expérimentales.....	60
<b>Études expérimentales</b> .....	<b>62</b>
Article 1.....	63
Abstract .....	65
Introduction .....	66
Methods .....	69
Results .....	74
Discussion .....	84
Article 2.....	89
Abstract .....	91

Introduction .....	92
Methods .....	94
Results .....	97
Discussion .....	105
Article 3.....	107
Abstract .....	109
Introduction .....	110
Methods .....	112
Results .....	117
Discussion .....	123
Article 4.....	127
Abstract .....	129
Introduction .....	130
Methods .....	133
Results .....	140
Discussion .....	154
Appendix .....	159
<b>Discussion.....</b>	<b>162</b>
I/ Le transfert inter-membre d'adaptation sensorimotrice.....	164
II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur .....	170
III/ Influence de la proprioception sur la représentation de l'espace .....	177
IV/ Perspectives d'études.....	181
<b>Bibliographie .....</b>	<b>183</b>





# Introduction

En tant qu'êtres humains, nous avons la capacité de pouvoir réaliser une panoplie de gestes servant à interagir avec notre environnement. L'intégration de ces gestes est progressive, tout d'abord nous apprenons durant la petite enfance à nous stabiliser, à ramper, à marcher à quatre pattes, à nous redresser et enfin à marcher sur nos deux jambes. Nous apprenons à effectuer des gestes qui seront alors de plus en plus spécifiques avec l'avancée en âge de l'enfance jusqu'à l'âge adulte. Au fur à mesure des répétitions et du développement, une personne acquerra une panoplie de gestes de plus en plus étendue et sera également en mesure de se représenter ses mouvements et son environnement de plus en plus précisément. Le développement ne s'interrompt pas après le passage à l'âge adulte, il ralentit mais continue inlassablement. Même adulte, il est heureusement toujours possible d'apprendre de nouvelles habiletés motrices ou d'apprendre de nouvelles propriétés de l'environnement.

L'objectif de cette thèse est alors de tenter de comprendre comment des représentations internes du mouvement et/ou de l'environnement peuvent venir influencer certains aspects du comportement. Pour le versant des représentations du mouvement, nous nous sommes focalisés sur l'étude de l'adaptation sensorimotrice. Notre système sensorimoteur a la propriété de s'adapter avec efficacité à des perturbations subites, et nous avons étudié ce comportement grâce à une perturbation visuelle classique : les lunettes prismatiques. Nous avons étudié l'adaptation sensorimotrice à une telle perturbation via le paradigme expérimental de la tâche de pointage : un stimulus visuel apparaît et la tâche consiste alors à aller pointer vers ce stimulus. Cette adaptation aux prismes a été étudiée dans nos travaux non seulement avec le membre supérieur exposé à la perturbation, mais également avec le membre non-exposé, ceci afin d'étudier les mécanismes potentiels de transfert inter-membre. Pour le versant des représentations de l'environnement, nous nous sommes focalisés sur l'étude de la cognition spatiale. Notre système cognitif a la propriété d'effectuer des visualisations d'un lieu connu ou imaginé, et nous avons étudié ce comportement grâce à une tâche d'écoute auditive et de visualisation active. Nos participants devaient tenter d'effectuer la visualisation la plus précise du lieu énoncé et ils étaient testés activement dessus dans une tâche de comparaison de distance et de reconstitution du lieu visualisé. Ces paradigmes expérimentaux nous ont permis de tester la potentielle influence des représentations internes sur l'adaptation sensorimotrice et la cognition spatiale.

Les mécanismes sensorimoteurs et cognitifs peuvent également être liés (Paillard, 1985) et nous avons tenté de mettre en lien ces deux phénomènes via l'étude du sens proprioceptif, grâce notamment à deux participants démunis de ce sens (GL et IW). Les effets de la proprioception sur les mécanismes sensorimoteurs et cognitifs ont été analysés et discutés dans nos travaux. Enfin, nous avons également pu observer une variabilité inter-individuelle très marquée, que ce soit pour notre tâche sensorimotrice ou pour notre tâche cognitive, ces résultats seront discutés.

Cette thèse débutera par le cadre théorique où seront abordées les notions de mouvement humain, d'adaptation sensorimotrice, de transfert inter-membre et de cognition spatiale afin d'introduire des connaissances utiles avant la présentation des travaux scientifiques propres à cette thèse.

Viendront donc ensuite les études expérimentales, au nombre de quatre, qui viendront questionner les notions abordées récemment, à savoir l'influence des représentations internes sur l'adaptation sensorimotrice (étude 1, 2 et 3) et sur la cognition spatiale (étude 4).

Enfin, une partie discussion viendra faire la synthèse des études expérimentales afin de faire ressortir les principaux résultats, d'émettre des hypothèses, de traduire la petite avancée en matière de connaissances et d'aborder les perspectives d'études.

# Cadre théorique

## **I/ La complexité du mouvement humain**

L'être humain dispose d'un cerveau pour une seule et unique raison : celle de pouvoir produire des mouvements adaptables et complexes (Wolpert, 2011, TED Talk). C'est par le mouvement qu'il est possible d'interagir avec l'environnement dans lequel nous évoluons constamment. S'il n'y a plus aucune nécessité de produire des mouvements, alors il n'y a plus aucune nécessité de disposer d'un cerveau. Les ascidies, animaux marins se nourrissant de nutriments via un flux d'eau les traversant, illustrent parfaitement l'affirmation précédente. Les ascidies finissent irrémédiablement par se fixer définitivement sur un support solide et subissent alors un profond changement interne puisqu'une fois fixés pour le restant de leurs jours, les ascidies digèrent leur propre système nerveux et n'effectuent alors plus aucun mouvement.

Si le cerveau de notre espèce, Homo sapiens, a évolué jusqu'à devenir le plus gros et le plus développé de la famille des hominidés, ce serait alors dans le but de produire des mouvements particulièrement adaptables et complexes. La bipédie est un mode de déplacement dans l'environnement qui est bien développé chez Homo sapiens et l'utilisation constante de ce mode de déplacement et les modifications anatomiques et morphologiques qui ont suivi auraient alors permis à l'Homme de s'adapter avec brio à son environnement. Homo sapiens dispose de membres inférieurs plus longs et de membres supérieurs plus courts par rapport aux autres congénères de la famille des hominidés. Cette différence aurait permis à l'Homme de mieux équilibrer son centre de masse en bipédie et de réaliser des mouvements plus performants avec ses membres supérieurs. La capacité de lancer notamment est un mouvement qui semble trivial au premier abord, mais il est en réalité complexe car seul l'Homme est capable de lancer avec force et précision tout en gardant un équilibre postural. Les autres hominidés ne sont pas capables de mettre de la force dans leur lancer, et lorsqu'ils tentent de le faire, ils peuvent perdre l'équilibre. Le lancer serait donc un mouvement qui peut être réalisé grâce à la combinaison d'un cerveau développé et d'une anatomie adaptée, permettant ainsi à l'Homme de chasser avec grande efficacité, ce qui a sans doute contribué à son essor.

## I/ La complexité du mouvement humain

L'une des grandes forces d'Homo sapiens est également la transmission de connaissances et d'outils afin de permettre d'apprendre à autrui et aux générations futures. Ainsi, une accumulation de connaissances s'est alors agencée pour l'étude du mouvement humain en faisant à terme une science. Le développement de cette science s'est effectué graduellement et continue d'évoluer de nos jours, montrant ainsi que la compréhension du mouvement humain est complexe, dépend de la compréhension de nombreux facteurs, qu'ils soient notamment neurophysiologiques, psychologiques ou encore biomécaniques, et qu'il reste encore énormément de mécanismes à explorer, et à comprendre avant de percer toutes ses subtilités.

### **1/ Historique synthétique des sciences du mouvement humain**

Même si au quotidien nous réalisons des milliers de gestes avec notre corps, parfois sans nous en rendre compte, ces gestes sont issus de mécanismes complexes dont il est difficile au premier abord de cerner toute la profondeur. Une dichotomie a souvent été effectuée entre un contrôleur et un contrôlé afin d'expliquer la production de mouvements : d'un côté il y aurait une partie permettant de donner l'ordre d'exécution d'un mouvement, comme le cerveau, et de l'autre il y aurait une partie permettant d'exécuter l'ordre et de produire le dit mouvement, comme les membres. Selon Julien Offray de la Mettrie (1748), l'ensemble du corps biologique n'est ni plus ni moins qu'une machine prête à répondre aux ordres de notre vouloir qui est traduit par une âme, une conscience supérieure. Le concept d'âme reste une supposition philosophique, mais cette notion de relation hiérarchique descendante entre le système nerveux et les muscles perdure quelque peu. Afin de pouvoir déclencher naturellement un cycle de contraction et de relâchement musculaire, une commande nerveuse est nécessaire. Mais le mouvement humain est beaucoup plus subtil car plus d'un siècle et demi d'études n'ont toujours pas suffi à lever complètement le voile du mystère qui l'entoure.

L'approche scientifique de l'étude du mouvement commence à émerger à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle avec les pionniers Eadweard Muybridge et Étienne-Jules Marey. En 1878, Eadweard Muybridge invente un dispositif composé de plusieurs chambres photographiques afin de pouvoir décomposer chronologiquement les différentes phases successives du cheval au galop ; ce procédé prendra le nom de chronophotographie. Le but de cette étude était de déterminer si le cheval au galop touche ou non le sol durant ses phases d'extension. Étienne-Jules Marey via

## I/ La complexité du mouvement humain

une observation empirique pensait que le cheval ne quitte jamais le sol durant ses phases d'extension, et la chronophotographie réalisée par Muybridge lui donnera raison : durant ses phases d'extension le cheval conserve toujours au moins un pied au sol et il ne quitte entièrement le sol que lorsqu'il quitte la phase d'extension pour rabattre ses postérieures et ses antérieures. En 1882, Marey invente un fusil photographique lui permettant de réaliser des clichés de manière plus libre en pleine nature. Ses travaux se réaliseront sur le vol de différents oiseaux mais également sur l'Homme en mouvement dans différentes circonstances de mouvement (marche, course, saut...).

L'étude du mouvement humain étant un sujet complexe faisant intervenir des processus hypothétiques qui ne sont parfois pas directement observables, les scientifiques du début du XXe siècle ont dû se cantonner à des observations empiriques ou à des expérimentations simples, et ont dû redoubler d'ingéniosité pour construire des dispositifs permettant de mesurer des variables dépendantes d'intérêt. En 1899, Woodworth analyse spécifiquement des mouvements volontaires réalisés avec le membre supérieur et s'intéresse à la précision du geste. Il constate que la précision du geste avec le membre supérieur se dégrade progressivement avec la vitesse du geste. Woodworth explique ce résultat par la présence de deux composantes qui permettent de produire le geste moteur volontaire : une composante centrale proactive qui permet d'initier le geste et une composante de rétroaction basée sur des retours d'information sensorielle (vision, proprioception...). Cette composante de rétroaction prend le terme de 'feedback' en anglais et elle permet de réguler le geste en cours de mouvement. Il est alors supposé que lors de mouvements rapides, la composante de feedback ne permet pas de réguler le geste comme lors de mouvements lents. La composante de feedback nécessiterait du temps pour intervenir et il manquerait de ce temps lors de mouvements rapides. Ainsi, Woodworth de par ses expérimentations a ouvert une grande voie pour l'étude du mouvement et a soulevé la notion de « conflit vitesse-précision » : la vitesse d'un geste moteur va influencer sa précision, plus le geste est rapide et plus la précision se dégrade.

Pour réaliser un mouvement, l'Homme dispose des mécanismes de feedback pour contrôler son geste, mais il doit également tenir compte des informations dont il dispose dans l'environnement pour mener à bien sa tâche. C'est ce que Fitts (1954) a observé lors d'une expérimentation qui consistait en une tâche de pointage. Le sujet devait réaliser un mouvement d'aller-retour entre deux cibles en prenant soin de toucher les deux cibles. L'expérimentateur faisait varier la distance séparant les deux cibles et la taille des cibles, ces deux variables

## I/ La complexité du mouvement humain

permettant de former ensemble l'indice de difficulté. Plus la distance séparant les deux cibles est grande et/ou plus la taille des cibles est petite, plus l'indice de difficulté est élevé. Fitts observa que le temps de mouvement entre deux cibles dépend de l'indice de difficulté : plus l'indice de difficulté est élevé, plus le temps de mouvement est long. Cette étude montre que des contraintes imposées par l'environnement sont capables d'influencer directement le mouvement.

L'influence de contraintes présentes dans l'environnement sur l'Homme ou l'animal est jugée tellement importante par certains chercheurs qu'il serait impossible de diviser le lien mutuel et continu qu'il existe entre un agent et son environnement. Ce courant de pensée est qualifié d'approche écologique et est défini comme la science des relations des organismes avec le monde environnant. Le précurseur du courant écologique est Gibson (1950) qui étudie alors la perception comme un moyen d'adaptation de l'agent à son environnement. Pour l'approche écologique, l'environnement dans lequel l'agent est en constante interaction dispose d'informations riches qui n'ont pas besoin d'être traitées par le système nerveux central pour avoir du sens. L'environnement offre constamment des possibilités d'action à l'agent qui sont qualifiées d'affordances. Ces possibilités d'interaction avec l'environnement sont immédiatement perçues, par exemple, un escalier offre la possibilité d'être monté ou descendu et cette affordance peut être perçue par l'agent. Même si l'agent ne perçoit pas cette affordance, celle-ci existe tout de même dans l'environnement. L'approche écologique a souvent été opposée à l'approche cognitive qui met l'accent sur le rôle du système nerveux central. Pour l'approche cognitive, l'information, recueillie par le système nerveux central via les modalités sensorielles, a besoin d'être traitée afin de pouvoir lui donner un sens à la manière d'un ordinateur. La sortie motrice qui est réalisée est alors dépendante du traitement de l'information qui est effectué. Les informations qui sont stockées en mémoire deviennent alors essentielles afin de produire un geste moteur car c'est à partir des informations qui sont stockées en mémoire qu'il va être possible de réaliser une sortie motrice adéquate. Schmidt (1975) définit ce qui est stocké en mémoire comme étant des programmes moteurs qui évoluent en fonction de l'expérience qu'accumule un individu. Selon Keele (1968), ces programmes moteurs permettent d'agir en l'absence totale de rétroactions sensorielles.



## I/ La complexité du mouvement humain

Ce travail de thèse ne se focalisera sur les approches cognitivistes ou écologiques du contrôle moteur citées jusqu'à présent, néanmoins un esprit critique sera conservé et aucune opposition ne sera effectuée sur une autre approche. Ces approches pourraient en effet se révéler complémentaires afin de percer à jour le fonctionnement complexe du contrôle moteur. L'approche principale du contrôle moteur qui sera employée pour décrire cette thèse sera l'approche cybernétique du contrôle moteur.

## 2/ Approche cybernétique

### A/ Présentation

L'approche cybernétique est une approche qui cherche à expliquer comment différents systèmes, vivants ou non-vivants, entrent en interaction et produisent un comportement et des échanges entre eux. Dans cette approche, un système est défini comme un ensemble de structures élémentaires qui établissent des relations entre elles, qui sont inter-connectées et intra-organisées (Ashby, 1957). Cette approche peut ainsi se situer à différents niveaux : elle peut se situer à un niveau microscopique (cellule, nerf...), à un niveau macroscopique (individu, environnement...), sur des systèmes non-vivants (ordinateur, machine...) et même sur des faits de société (groupe, entreprise, économie...). L'approche cybernétique offre ainsi via l'utilisation d'un vocabulaire spécifique la possibilité de décrire des systèmes qui sont parfois très différents mais dont des similarités sont perceptibles au niveau du comportement ou de l'interaction. Ainsi des domaines d'étude complètement différents peuvent se référer à l'approche cybernétique. Le terme « cybernétique » signifie au sens propre « l'action de manœuvrer un vaisseau », et ce terme fut utilisé par Norbert Wiener (1948) afin d'étudier le contrôle des systèmes, leurs interactions et les comportements qui en découlent. L'approche cybernétique offre la possibilité d'étudier le contrôle moteur, un système intrinsèquement complexe, sans s'opposer à une autre approche du contrôle moteur. Les éléments d'un système sont en interaction réciproque et l'action d'un élément sur un autre entraîne alors en retour une réponse du second élément vers le premier : il s'agit du feedback. En contrôle moteur, le feedback permet de comparer le signal de sortie avec le signal d'entrée du système et de corriger une éventuelle erreur de planification afin que l'action appropriée soit exécutée. Ceci permet alors de classer les systèmes de contrôle en deux catégories : les systèmes en boucle fermée dans lesquels l'action est dépendante du signal de sortie via les retours sensoriels et les systèmes en boucle ouverte dans lesquels l'action

## I/ La complexité du mouvement humain

est totalement indépendante du signal de sortie (aucune utilisation des retours sensoriels). Notre organisme est capable de s'auto-réguler et il est capable d'utiliser des informations sensorielles liées à un signal de sortie afin d'être informé sur l'évolution de son état. Néanmoins, notre organisme doit faire face à de nombreux problèmes inéluctables dont le premier est la notion de bruit.

Nous sommes capables de réaliser de nombreux gestes, complexes et variés. Sans compter les doigts, un membre supérieur dispose de sept degrés de liberté, permettant ainsi de réaliser une infinité de gestes différents. Cependant, il n'est pas possible de réaliser deux fois avec exactitude le même geste, des variations seront toujours perceptibles entre deux gestes même si une personne cherche à réaliser un geste similaire. L'origine de cette variabilité inéluctable entre deux gestes se situe dans la notion de bruit. Le bruit est défini comme une fluctuation aléatoire et imprédictible qui n'est pas une partie du signal (Faisal et al., 2008). Le bruit est présent à tous les étages de la production motrice, allant de la prise d'information sensorielle jusqu'à la sortie motrice. Il contamine le signal à tous les niveaux du système nerveux, ce qui implique que même notre perception du monde environnant est bruitée. Ainsi, chaque individu va percevoir différemment le monde environnant, chacun ayant sa perception bruitée de manière unique. Le bruit nous limite donc dans notre capacité à percevoir, à planifier un mouvement et à produire une sortie motrice. Notre système est imparfait à cause du bruit et nous ne pouvons donc pas percevoir parfaitement l'environnement et nous ne pouvons pas agir et délivrer une sortie motrice parfaitement précise. Ainsi, même pour une tâche de laboratoire comme la tâche de pointage, où le sujet doit pointer avec son membre supérieur vers une cible visuelle, de la variabilité est perceptible dans le déclenchement du geste, dans la réalisation du geste, et sur le point d'arrivée (Jaric & Latash, 1999 ; Van Beers et al., 2004) (Figure 1).

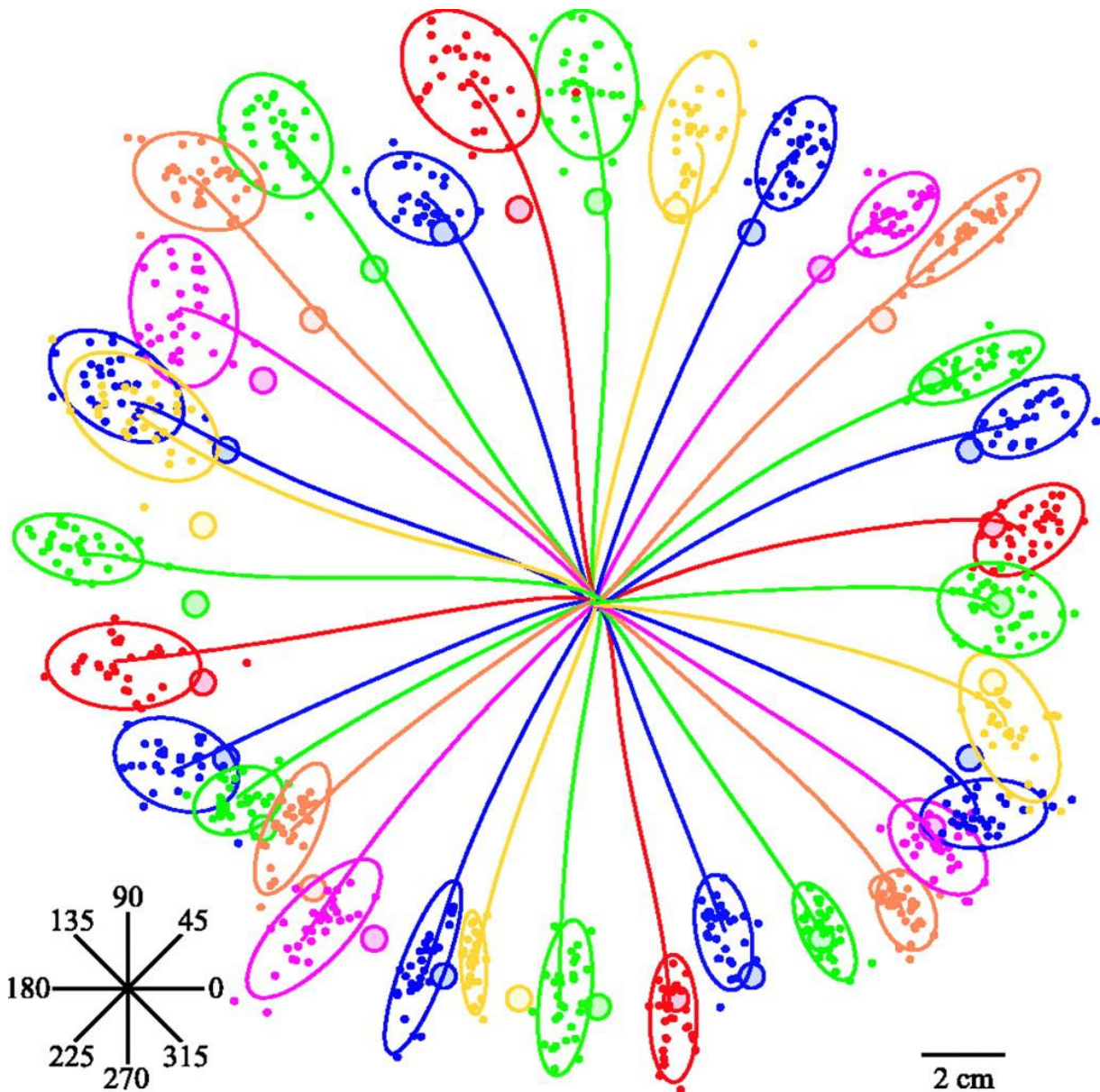


Figure 1 : Exemple de données issues d'un sujet représentatif ayant effectué une tâche de pointage (Van Beers et al., 2004). Les cercles larges, remplis et colorés représentent 32 cibles vers lesquelles le sujet a pointé. La position de départ est située au centre du cercle constitué par les 32 cibles. Les courbes colorées qui partent de la position de départ représentent les trajectoires moyennes du doigt vers chaque cible. Les petits points colorés situés autour de la fin des trajectoires représentent la fin de chaque mouvement individuel. Les ellipses sont des ellipses de confiance à 95% de la distribution de la fin du mouvement. En bas à gauche est représentée la direction des cibles en degrés. Cette figure illustre la variabilité sur le point d'arrivée de notre système moteur lors d'une tâche de pointage.

## I/ La complexité du mouvement humain

Cette variabilité est une propriété de notre système, mesurable à la fois en inter-sujets et en intra-sujet. Nous ne pouvons pas éliminer ce bruit mais nous pouvons tenter de minimiser son impact via la répétition et l'intégration en mémoire d'un geste spécifique. L'expertise d'un geste moteur est un parfait exemple d'une minimisation de l'impact du bruit. Par exemple, un expert en tir à l'arc développe sa capacité à minimiser les contraintes imposées par le bruit grâce aux entraînements qu'il a effectués. La zone moyenne des points d'impact de ses flèches sera beaucoup plus restreinte que celle d'un novice. Cependant, le bruit n'est pas le seul problème auquel notre organisme doit faire face : en plus nous sommes soumis aux problèmes des délais de transmission des différents signaux.

Le système nerveux est soumis à des délais temporels concernant l'intégralité des stades de la production motrice mais également durant la réception d'une information sensorielle afférente. Concernant la modalité sensorielle visuelle, le délai entre le moment où un stimulus est détecté via la rétine et le moment où l'influx nerveux arrive au cortex visuel primaire est d'environ 40 à 60 ms (Franklin & Wolpert, 2011). Ainsi, la détection d'un objet via la modalité visuelle n'est pas immédiate, le transit de l'influx nerveux afférent impose un délai. La production motrice est également soumise à des délais : le délai entre le moment où un stimulus est détecté via la modalité visuelle et le moment où les muscles des membres supérieurs sont innervés serait d'au moins 100 ms selon les individus (Prablanc & Martin, 1992 ; Sarlegna et al., 2004 ; Franklin & Wolpert, 2011). Ces délais présents à tous les niveaux du système nerveux central avec lesquels nous devons vivre nous imposent de devoir prédire. Dans le domaine sportif notamment, l'anticipation est une qualité cruciale d'un joueur expert afin de minimiser l'impact des délais. Par exemple, pour un gardien de but le penalty est un exercice qui nécessite de la prédiction. Le point de penalty est situé à 11 mètres de la ligne de but et un tir de penalty d'un joueur de football moyen avoisine facilement les 100 km/h. Ainsi, au bout de 400 ms après le début du tir le ballon d'un tel joueur atteint la ligne de but. Si le gardien de but attend le début du tir pour savoir dans quelle direction le ballon va partir avant de commencer son mouvement, il sera alors inévitablement soumis aux délais. Avec une telle stratégie, le gardien de but commencera à bouger alors que le ballon aura déjà parcouru plus de la moitié de la distance qui le sépare de la ligne de but, ce qui minimise considérablement sa probabilité d'arrêter le tir étant donné qu'il doit encore déplacer l'ensemble de son corps. Le gardien de but expert doit ainsi puiser des informations sur la posture du tireur, sur sa vitesse de course et sur son pied d'appui afin d'effectuer une prédiction sur le tir qu'il va effectuer pour augmenter sa probabilité d'arrêter le tir.

## I/ La complexité du mouvement humain

Sachant que notre système est soumis aux contraintes du bruit et du délai, nous ne pouvons effectuer une estimation parfaite de ce que nous percevons et de ce que nous produisons. Cependant, grâce à des prédictions, nous serions capables de déterminer l'état de notre système ainsi que le futur état de notre système au moment de la réalisation d'un geste moteur. Ces constats ont amené des chercheurs à émettre des hypothèses visant à la résolution de limitations touchant notre système.

### **B/ Inférence bayésienne**

Notre système aurait développé une habileté à prédire son futur état sur la base des informations sensorielles dont il dispose. Cependant, comme les informations sensorielles dont le système dispose sont bruitées, il doit trouver une solution afin de pouvoir évaluer correctement les conditions dans lesquelles il évolue. Cette solution serait l'utilisation d'une méthode statistique : l'inférence bayésienne. Notre système serait capable de mettre en relation un ensemble de propositions qui seraient par exemple des informations sensorielles distinctes (vision, proprioception, audition...) afin de pouvoir aboutir à une solution avec une certaine probabilité. Par exemple, tout individu pourrait avoir recours à une inférence bayésienne afin de déterminer la position de sa main dans l'espace. Il peut tenter d'estimer la position de sa main via les informations visuelles et les informations proprioceptives dont il dispose. La vision indiquera au participant la position de sa main via des signaux lumineux captés par la rétine. La proprioception, elle, indiquera au participant la position de sa main via des récepteurs localisés dans les muscles, les tendons et les articulations du membre supérieur (Cole, 1995). Ces informations étant bruitées et issues de modalités sensorielles distinctes, elles sont nécessairement toutes deux différentes. Le système peut cependant combiner ces deux informations afin d'aboutir à une estimation optimale. Les informations sensorielles peuvent disposer d'un poids différent lors du calcul de l'estimation : une information peut être plus dégradée ou au contraire plus précise que l'autre. Pour évaluer la position de la main dans l'espace, il a été proposé que la vision est plus précise que la proprioception en azimuth tandis que la proprioception est plus précise que la vision en profondeur (Bays & Wolpert, 2007). Le poids qui va être attribué à la vision et à la proprioception lors du calcul de l'estimation de la position de la main sera différent suivant la position de la main en elle-même (Figure 2).

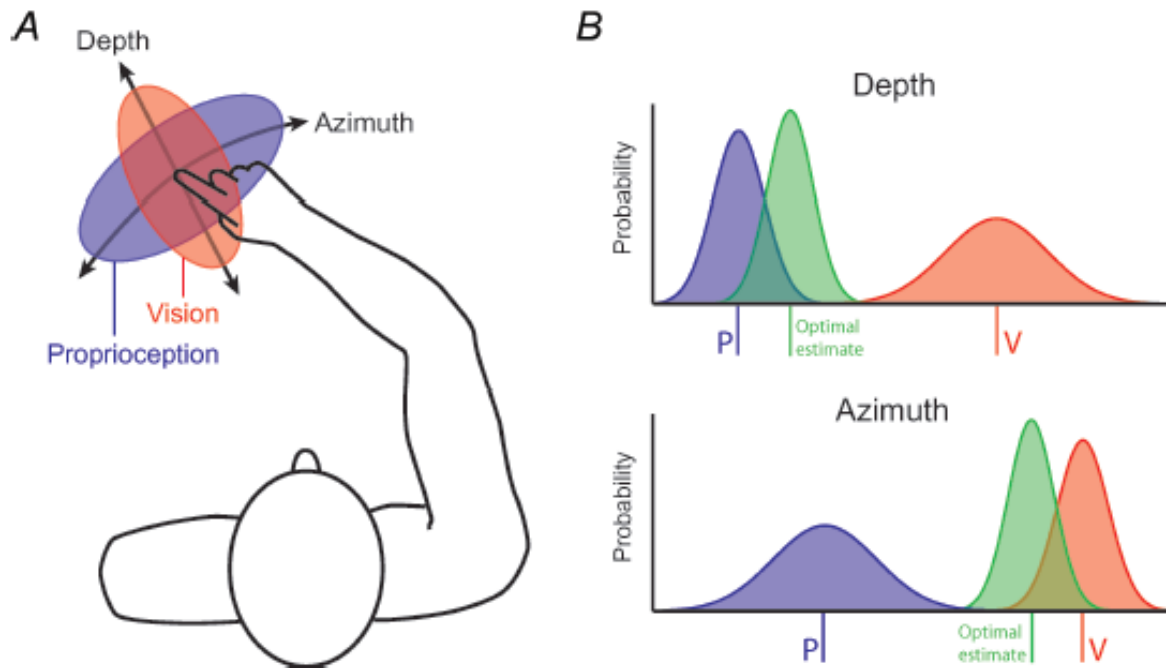


Figure 2 : Illustration d'une inférence bayésienne déterminant la position de la main (Bays & Wolpert, 2007). A/ Les ellipses illustrent la précision des estimations proprioceptives (bleu) et visuelles (rouge) de la position de la main dans un plan horizontal. B/ L'incertitude d'une modalité sensorielle peut être représentée comme une distribution de probabilité des positions possibles. Pour la profondeur (graphique du haut), l'estimation de la position via la modalité proprioceptive (bleu) dispose d'une variance plus faible que l'estimation de la position via la modalité visuelle (rouge). Quand il y a une contradiction entre les estimations proprioceptives et visuelles, l'estimation optimale est obtenue en pondérant chaque source par l'inverse de sa variance. Cette estimation optimale (vert) à une variance plus faible que les deux autres estimations. En azimuth (graphique du bas), la précision relative de la proprioception et de la vision est inversée, l'estimation optimale repose plus sur la vision que sur la proprioception.

Pour effectuer une inférence bayésienne, notre système dispose d'une source d'information supplémentaire : l'historique des expériences et des connaissances qui ont été stockées dans la mémoire à long terme et qui peuvent être réutilisées. Ces connaissances prennent le nom de "savoir préalable", pouvant alors être stocké dans la mémoire à long terme de type déclarative ou de type procédurale. La mémoire à long terme déclarative permet de faire appel consciemment à des informations et à des connaissances. Il est possible d'exprimer par des mots les connaissances qui sont stockées dans la mémoire déclarative. Des dates historiques, des capitales de pays, les règles d'un jeu sont des exemples de connaissances pouvant être stockées dans la mémoire déclarative. La mémoire déclarative se consolide via la répétition des connaissances afin de pouvoir entraîner une rétention sur le long terme. La

## I/ La complexité du mouvement humain

mémoire à long terme procédurale permet de faire appel à des habiletés sans le besoin de la conscience. Une personne n'est pas forcément capable d'exprimer par des mots ce qui a été acquis dans sa mémoire procédurale mais elle peut l'exprimer directement via l'exécution de l'habileté motrice. Faire du vélo, conduire une voiture, jouer d'un instrument de musique sont des exemples d'habiletés pouvant être stockées dans la mémoire procédurale. Les habiletés stockées dans la mémoire procédurale sont très robustes et peuvent être stockées pour une longue période de temps sans avoir le besoin d'une répétition constante. Ainsi, une fois qu'une personne a appris à faire du vélo, cette habileté restera disponible probablement toute sa vie même si cette personne cesse totalement la pratique du vélo. L'apprentissage d'une habileté motrice aboutissant au stockage dans la mémoire procédurale prend un temps qui dépend étroitement de la difficulté de la tâche. Il est possible d'apprendre à faire du vélo après un temps d'entraînement relativement court, mais apprendre à maîtriser un instrument de musique comme le violon ou le piano nécessite plusieurs années de travail. La différence de temps d'apprentissage entre différentes habiletés motrices peut s'expliquer par la complexité du contrôle moteur impliqué (apprendre à faire du vélo n'implique pas une motricité fine de précision comme l'apprentissage d'un instrument de musique) et par des contraintes évolutives. Parfois, l'apprentissage d'une habileté motrice implique de devoir désapprendre des capacités naturelles acquises de manière innée ou durant le développement, ce qui augmente nécessairement le temps d'apprentissage. Par exemple, au volley-ball la montée au filet dans le but de réaliser un smash implique de devoir désapprendre et réapprendre la manière de réaliser un saut. Dans ce sport, une course rapide doit permettre de réaliser une impulsion de saut verticale au lieu d'une impulsion naturelle horizontale.

Le savoir préalable, stocké dans ces deux types de mémoires à long terme, apparaît comme crucial pour générer une estimation précise dans des circonstances où l'information sensorielle peut être dégradée ou modifiée. Le savoir préalable se construit petit à petit via l'expérience et joue un rôle de plus en plus important dans l'inférence bayésienne à mesure qu'il grandit. Par exemple, dans le domaine sportif, un expert va disposer d'un savoir préalable plus vaste et important qu'un débutant. Un joueur de tennis expert va pouvoir estimer le point de chute d'une balle qui vient de passer le filet grâce aux informations sensorielles dont il dispose mais également grâce à son savoir préalable (Kording & Wolpert, 2006). Avec son savoir préalable, l'expert peut estimer que la balle sera plus encline à tomber dans des zones difficiles (fond de court, ligne de côté...) et peut efficacement combiner cette information avec les informations sensorielles (Figure 3). Le joueur débutant ne dispose que de peu de savoir

## I/ La complexité du mouvement humain

préalable et dépend bien plus des informations sensorielles pour estimer le point de chute de la balle.

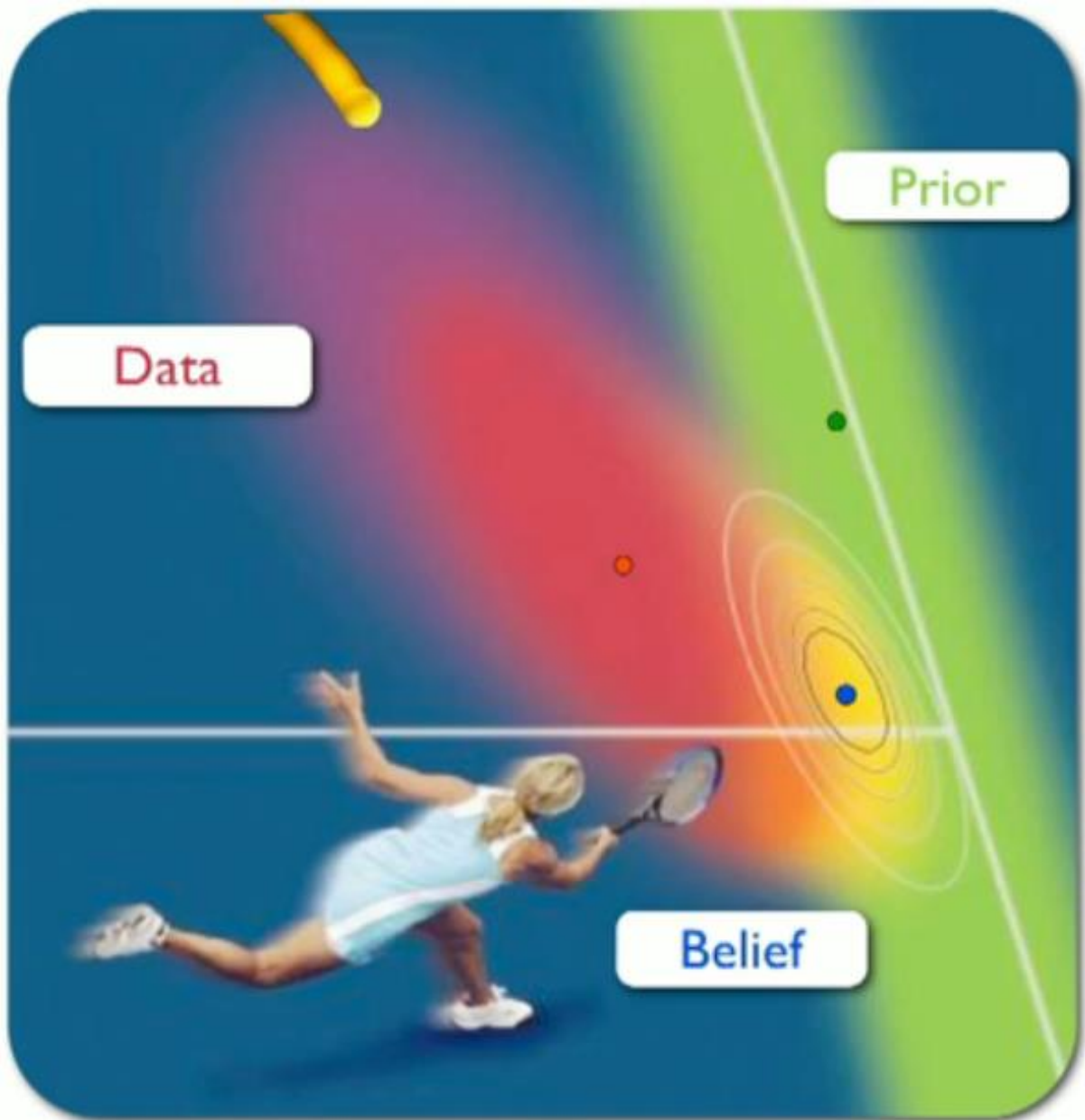


Figure 3 : Illustration d'une inférence bayésienne déterminant le point d'arrivée d'une balle de tennis (Wolpert & Ghahramani, 2005). Les estimations sensorielles (vision, audition...), "data", évaluent le point d'arrivée de la balle dans une ellipse rouge. Le savoir préalable, "prior", permet également de délivrer une estimation du point d'arrivée de la balle dans une ligne verte longeant la ligne de cours (zone vers laquelle l'adverse va chercher à envoyer la balle). L'estimation optimale, "belief", représentée en jaune est alors obtenue en pondérant les estimations sensorielles et le savoir préalable.



## I/ La complexité du mouvement humain

L'inférence bayésienne permet ainsi d'estimer la position du corps dans l'espace grâce aux informations sensorielles et au savoir préalable. Cette inférence est également impliquée dans la perception des objets (Kersten, Mamassian & Yuille, 2004), dans l'apprentissage d'une habileté motrice (Kording & Wolpert, 2004), dans l'apprentissage des mots (Xu & Tenenbaum, 2007), et dans la prise de décision (Bessière, Laugier & Siegwart, 2008).

### C/ Modèles internes

Dans les années 1990, des chercheurs ont suggéré que pour résoudre les problèmes inhérents à notre système, que sont le bruit et les délais, nous devons prédire l'état de notre système et le futur état de notre système au moment de réaliser un geste moteur. Ainsi, des représentations de l'action, ou modèles internes, seraient construits dans notre système nerveux central afin d'effectuer une estimation de notre état et notre futur état. Ces modèles internes seraient issus de l'activité de certaines régions de notre cerveau, notamment le cervelet qui serait impliqué dans les processus de prédiction du futur état de notre système (Wolpert et al., 1995 ; Wolpert & Flanagan, 2001 ; Wolpert et al., 2003 ; Schubotz, 2007).

Deux types de modèles internes se distinguent : le modèle interne inverse et le modèle interne direct (Figure 4). Le modèle inverse permet de fournir la commande motrice qui va induire un changement d'état, il va ainsi permettre de transformer une trajectoire planifiée, un mouvement désiré, en patron d'activations musculaires (Wolpert et al., 1998 ; Wolpert & Kawato, 1998). Le modèle direct, lui, permet d'évaluer les relations causales entre les entrées d'un système et les sorties de ce système (Wolpert et al., 1998 ; Wolpert & Ghahramani, 2000). Le modèle interne direct reçoit en amont une copie d'efférence, soit une simulation interne du geste réalisé, qui permet à ce premier de générer une prédiction des conséquences sensorielles d'une commande motrice. Par exemple, un modèle direct pour le bras va pouvoir prédire l'état suivant en fonction de l'état courant et de la commande motrice. Le modèle interne direct peut ainsi être utilisé afin de donner une prédiction instantanée du feedback sensoriel attendu par rapport à l'évolution de l'état de l'effecteur et évite ainsi de devoir subir les délais de transmission du signal sensoriel réel qui en plus d'être soumis à un délai est également bruité (Kawato, 1999). Le modèle interne direct permet ainsi d'élaborer un feedback prédit et il est par la suite combiné avec le retour du réel feedback sensoriel afin de pouvoir effectuer une

## I/ La complexité du mouvement humain

comparaison et de valider ou non la précision de la prédiction. Ces mécanismes offrent l'avantage de compenser les limitations en termes de bruit et de délai du système (Wolpert et al., 1998).

Le modèle interne direct permet également en plus d'anticiper les conséquences sensorielles d'un effecteur de pouvoir réduire l'impact du retour sensoriel réel d'actions que le système dirige sur lui-même. Par exemple, Blakemore et al. (2000) ont montré que la sensation de chatouillement est réduite sur des sujets qui se chatouillent eux-mêmes via un robot. Cette sensation de chatouillement semble alors avoir été réduite car elle a été prédite en termes de feedback sensoriel prédit via le modèle interne direct. La sensation de chatouillement augmente lorsqu'un délai est soumis au mouvement du robot. Cette sensation se dégage lorsque le feedback prédit par le modèle interne direct est différent du feedback réel. Cette expérimentation montre que le modèle interne direct est capable de minimiser l'impact du retour sensoriel réel lorsque celui-ci est correctement prédit. Le modèle interne direct joue également un rôle crucial dans l'apprentissage moteur puisque son produit peut être comparé avec le feedback réel afin de générer un éventuel signal d'erreur s'il y a une discordance entre le feedback prédit et le feedback réel. Ce signal d'erreur peut par la suite servir à modifier le modèle interne inverse afin de chercher à trouver une nouvelle concordance entre le feedback prédit et le feedback réel (Flanagan et al., 2003 ; Bubic et al., 2010).

## I/ La complexité du mouvement humain

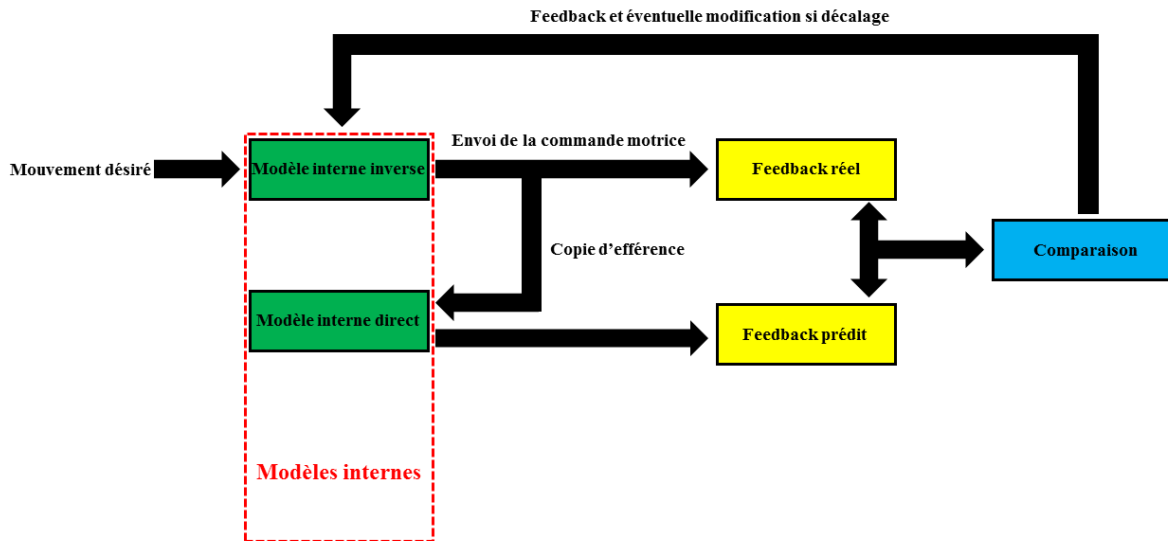


Figure 4 : Représentation schématique des modèles internes ayant la capacité d'imiter les propriétés physiques du système (Davidson & Wolpert, 2005 ; Bubic et al., 2010). Dès que la volonté de réaliser un mouvement est présente, le modèle interne inverse se charge de l'envoi de la commande motrice. Durant la réalisation de la commande motrice, une copie d'efférence se dégage et est recueillie par le modèle interne direct. Le modèle interne direct permet par le biais de la copie d'efférence de prédire le futur état du système. Cette prédiction est ensuite comparée avec les retours sensoriels réels et peuvent permettre à terme de modifier le modèle interne inverse s'il y a un éventuel décalage entre le feedback réel et le feedback prédit.

Les modèles internes apparaissent ainsi comme une solution du système afin de lutter contre le bruit et les délais auxquels il est soumis. Ils sont capables de décrire convenablement le fonctionnement d'un système sur le plan du contrôle moteur. Ces modèles internes permettent d'anticiper les conséquences de nos actions et seraient même capables de se modifier lorsque leur prédiction est incorrecte. L'adaptabilité de notre système à des modifications subites de notre corps ou de l'environnement serait alors le reflet de la mise à jour de nos modèles internes.

## **II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement**

### **1/ L'adaptation et les différentes perturbations**

Notre système nerveux est en constante réorganisation afin de pouvoir produire des mouvements efficaces et précis. Cette réorganisation est nécessaire à tout âge car si notre système était stationnaire, il finirait inévitablement par devenir obsolète et inadapté. Un enfant ou un adolescent va durant sa croissance devoir prendre en compte les modifications que son corps va subir, notamment une augmentation de la taille, de la longueur des membres et de la masse musculaire. Le système nerveux se réorganise en tenant compte des modifications du système en croissance afin de pouvoir continuer à délivrer une production motrice précise. L'adulte doit également faire face à des modifications de son système car avec l'avancée de l'âge les délais des traitements sensorimoteurs s'allongent (Dorfman & Bosley, 1979), la force musculaire décroît (Lindle et al., 1997) et l'acuité sensorielle se dégrade (par exemple la vision : Owsley et al., (1983)). Notre système est ainsi capable de s'adapter à des modifications du corps afin de pouvoir produire un contrôle moteur adéquat. L'adaptabilité remarquable de notre système lui permet de tenir compte des modifications qui peuvent survenir au sein de l'environnement. Le geste moteur peut être adapté afin de répondre à la spécificité de différentes conditions environnementales : par exemple, un joueur de tennis est capable d'adapter ses gestes en fonction de différents types de surface (dure, gazon, terre battue...) qui vont modifier la vitesse de la balle après rebond. De même, un spationaute est capable de s'adapter au milieu micro-gravitaire et peut réaliser des gestes de précision dans une station spatiale ou en mission de sortie extra véhiculaire. Ainsi, il est possible de définir l'adaptation de la manière suivante : l'adaptation est une propriété fondamentale de notre système nerveux qui permet à l'organisme de réorganiser des processus sensorimoteurs afin de s'opposer à des perturbations qui peuvent provoquer une dégradation de la performance (Shadmehr et al., 2010).

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

Comprendre comment les mécanismes adaptatifs se déclenchent, se mettent en place et modifient notre système est une des problématiques des sciences du mouvement humain. Des tâches de laboratoire ont été façonnées afin de pouvoir étudier l'adaptabilité d'un système, comme la tâche de pointage. La tâche de pointage consiste à faire pointer un système (exemple : être humain) avec un ou plusieurs de ses effecteurs (exemple : membre supérieur) vers un stimulus-cible qu'il va percevoir selon une ou plusieurs modalités sensorielles (exemple : vision). La plupart des études qui seront citées par la suite auront un paradigme de tâche de pointage utilisant le membre supérieur chez l'être humain avec utilisation de la vision. L'adaptabilité d'un système sera alors évaluée en comparant la performance qui sera réalisée dans différentes conditions. Des perturbations ont souvent été employées afin de venir impacter le système, le mettant en défaut, évaluant ainsi son adaptabilité.

Deux principaux types de perturbation sont utilisés afin d'étudier l'adaptation d'un système : les perturbations visuelles (prismes et rotation visuo-motrice) et les perturbations mécaniques (ajout de masse, force mécanique robotisée et force de Coriolis). Quel que soit le type de perturbation utilisé, le paradigme expérimental utilisé est souvent similaire pour étudier l'adaptation (Figure 5). Les participants de l'expérimentation doivent pointer avec un effecteur suite à l'apparition d'un stimulus afin d'atteindre un objectif, par exemple ils doivent pointer avec leur membre supérieur droit vers une cible lumineuse qui apparaît devant eux en étant le plus précis possible. Dans un premier temps, aucune perturbation n'est employée, les participants effectuent ainsi une performance qui fera office de référence dans une phase expérimentale qualifiée de PRE-Adaptation (Figure 5). Par la suite, les participants entrent dans la phase expérimentale qualifiée d'Adaptation où cette fois une perturbation est employée par l'expérimentateur et vient affecter la performance du participant dans sa tâche. Durant le début de la phase d'Adaptation, le participant subit la perturbation et sa performance est dégradée dans la direction de déviation de la perturbation. Cependant, plus les essais se répètent durant la phase d'Adaptation et plus le participant arrive à être précis et à compenser l'effet de la perturbation. Cette compensation s'effectue si le participant perçoit son erreur via une ou plusieurs modalités sensorielles. Si le nombre d'essais est suffisant, le participant arrive même à compenser complètement l'effet de la perturbation et à retrouver une performance similaire à celle qui fait office de référence réalisée durant la phase de PRE-Adaptation.

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

Lorsque la phase d'Adaptation est terminée, la perturbation est alors retirée par l'expérimentateur. Le participant, entrant alors dans la phase de POST-Adaptation, doit donc réaliser sa tâche sans perturbation, comme lors de la phase de PRE-Adaptation. Une particularité du début de la phase de POST-Adaptation pouvant surprendre le participant s'il a été correctement adapté à la perturbation est que des erreurs sont de nouveau perceptibles. Cette nouvelle dégradation de la performance s'effectue dans la direction opposée à la perturbation et elle est qualifiée de post-effet. Le post-effet reflète alors les compensations qui ont été mises en place par le système durant la phase d'Adaptation afin de pouvoir s'adapter. Ce post-effet s'estompe avec la répétition des essais de la phase de POST-Adaptation, si des informations sensorielles sur la performance sont disponibles, et le participant retrouve à nouveau une performance similaire à la référence réalisée durant la phase de PRE-Adaptation. Le développement du post-effet peut également être étudié directement durant la phase d'Adaptation via des « catch trials » qui sont des essais où la perturbation est subitement retirée. En rendant les catch trials imprédictibles, l'expérimentateur peut observer une augmentation de la compensation de la perturbation, de catch trial en catch trial, et donc une adaptation croissante à la perturbation (Criscimagna-Hemminger et al., 2003).

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

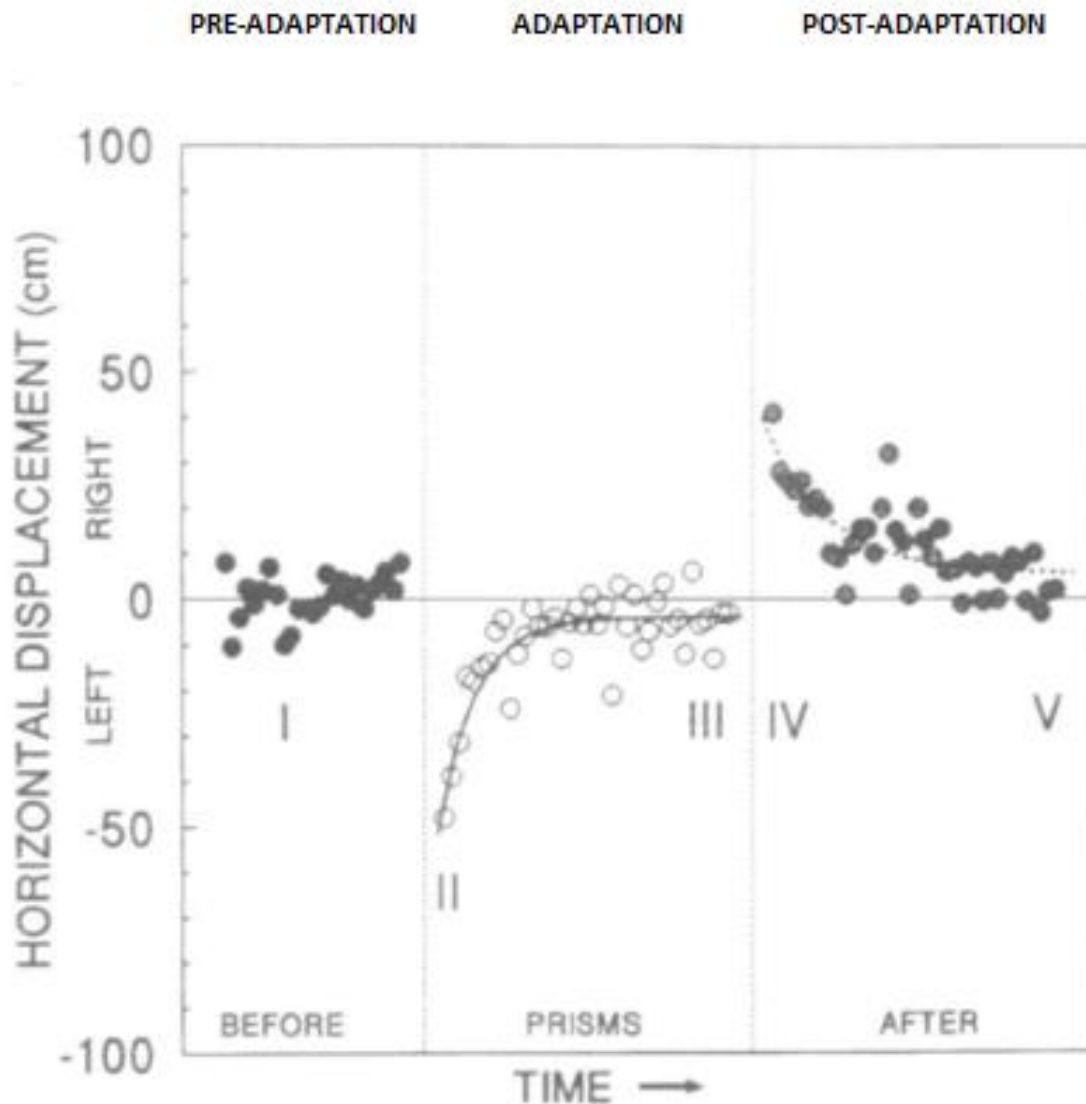


Figure 5 : Exemple de résultats d'un protocole expérimental étudiant l'adaptation (Martin et al., 1996). Les participants avaient pour tâche de lancer une balle vers une cible placée à la verticale. La position finale de la cible est recueillie afin d'évaluer le déplacement horizontal (cm) par rapport au centre de la cible (0). Les positions horizontales sont représentées par des points noir ou blanc et sont affichés sur l'axe des abscisses de manière séquentielle par numéro d'essai. Les déviations enregistrées vers la gauche sont négatives et les déviations enregistrées vers la droite sont positives. Durant la phase de PRE-Adaptation (I), les lancers sont précis (proche de 0). Avec l'introduction d'une perturbation prismatique, induisant une déviation du champ visuel vers la gauche, les premiers essais réalisés durant le début de la phase d'Adaptation (II) sont déviés vers la gauche. Les participants s'adaptent à la perturbation, réduisent peu à peu leurs erreurs, et les lancers sont de nouveau précis durant la fin de la phase d'Adaptation (III). Après que la perturbation soit retirée, de nouvelles déviations sont relevées au début de la phase de POST-Adaptation (IV) mais cette fois-ci vers la droite. Les lancers sont de nouveau précis en fin de phase de POST-Adaptation (V).

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

Le paradigme expérimental utilisé pour évaluer l'adaptation est globalement similaire quelle que soit la perturbation employée par l'expérimentateur, que ce soit via une phase de POST-Adaptation ou via des catch trials. Cependant, les principales perturbations utilisées agissent différemment sur le système et induisent une régulation différente du système. Pour les perturbations visuelles, le prisme et la rotation visuo-motrice sont utilisées (Figure 6A et 6B).

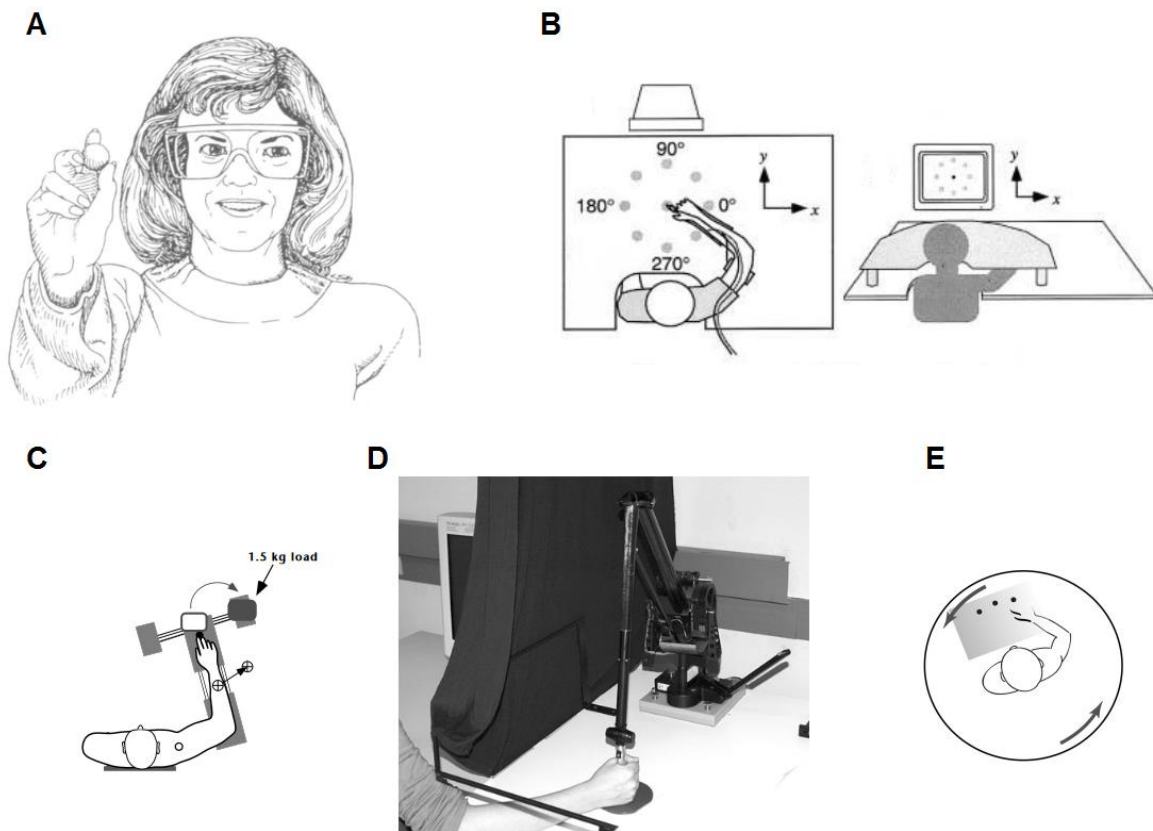


Figure 6 : Illustration des différentes perturbations utilisées pour l'étude de l'adaptation. A/ La perturbation prismatique (illustration de Martin et al., 1996). B/ La rotation visuo-motrice (illustration de Wigmore, Tong & Flanagan, 2002). C/ L'ajout de masse (illustration de Krakauer, Ghilardi & Ghez, 1999). D/ La force mécanique robotisée (illustration de Heuer & Rapp, 2011). E/ La force de Coriolis (illustration de Sarlegna et al., 2010).



## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

Les prismes induisent une déviation visuelle de l'ensemble de l'environnement par rapport à sa position physique réelle via la réfraction des rayons lumineux convergeant vers l'œil et traversant les prismes. Ils peuvent être fixés sur une monture (Martin et al., 1996 ; Michel et al., 2007) ou bien attaché à un dispositif (Held & Gottlieb, 1958). La rotation visuo-motrice est générée grâce à un dispositif permettant de masquer l'effecteur du participant et de le représenter via la position d'un curseur affiché sur un écran. Ainsi, le participant peut bouger la position du curseur grâce à son effecteur. Lorsque la perturbation est appliquée, le curseur subit une rotation angulaire visible sur l'écran (Roby-Brami & Burnod, 1995 ; Kagerer et al., 1997). Pour les perturbations visuelles, une discordance a alors lieu entre le feedback visuel et le feedback proprioceptif (Figure 7). Harris (1963 ; 1965) a suggéré que l'adaptation à une perturbation prismatique résulte d'une résolution du conflit entre le feedback visuel et le feedback proprioceptif. Dans ce cas, le feedback visuel serait dominant et le feedback proprioceptif irait s'ajuster sur le feedback visuel afin de pouvoir résoudre le conflit entre les deux modalités sensorielles. Cependant, les perturbations visuelles induisent également une discordance entre le feedback visuel prédit via un modèle interne direct et le feedback visuel réel. La résolution de ce conflit via la mise à jour des modèles internes serait alors le moyen permettant l'adaptation à la perturbation (Paz et al., 2003).

Pour les perturbations mécaniques, l'ajout de masse, la force mécanique robotisée et la force de Coriolis sont utilisées (Figure 6C, 6D et 6E). L'ajout de masse consiste simplement en l'ajout d'une masse sur un effecteur afin de modifier ses propriétés (Krakauer et al., 1999). La force mécanique robotisée est générée grâce à un dispositif permettant au participant de manipuler un bras robotique afin de réaliser un mouvement sur un plan horizontal (Shadmehr & Brashers-Krug, 1997 ; Howard et al., 2009). Tout comme pour la perturbation visuo-motrice, l'effecteur est généralement masqué et sa position est représentée grâce à un curseur affiché sur un écran. La perturbation est cependant mécanique, ce qui signifie que la perturbation s'applique au niveau de l'effecteur. Une force mécanique est générée sur le bras robotique, tenu par la main du participant, afin de modifier la trajectoire de l'effecteur. La force de Coriolis est générée grâce à un dispositif utilisant une plate-forme de rotation (Lackner & DiZio, 1994 ; Bourdin et al., 2001 ; Sarlegna et al., 2010). Via sa rotation, la plate-forme permet de produire une force qui agit perpendiculairement à la direction du mouvement de l'effecteur d'un participant situé sur la plate-forme. Cette force de Coriolis ( $F_{cor}$ ) dépend de la vitesse de mouvement du participant ( $v$ ), de la vitesse angulaire de la plate-forme de rotation ( $w$ ) et de la masse de l'effecteur exposé ( $m$ ) selon l'équation :  $F_{cor} = -2m(w*v)$  (DiZio & Lackner, 1995). Plus la

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

vitesse de mouvement du participant, la vitesse angulaire de la plate-forme de rotation et la masse de l'effecteur exposé sont importantes, et plus la force de Coriolis sera importante. Les perturbations mécaniques n'induisent pas de conflit entre le feedback visuel et le feedback proprioceptif contrairement aux perturbations visuelles. Elles induisent un conflit entre le feedback visuel prédit via un modèle interne direct et le feedback visuel réel ainsi qu'un conflit entre le feedback proprioceptif prédit via un modèle interne direct et le feedback proprioceptif réel (Figure 7). L'adaptation à une perturbation mécanique proviendrait donc de la résolution du conflit entre feedback prédit et feedback réel via la mise à jour des modèles internes.

Maintenant que les bases ont été posées sur les mécanismes globaux de l'adaptation et sur les perturbations pouvant être utilisées, l'accent sera mis sur la perturbation prismatique car ce sera cette perturbation qui sera utilisée dans le travail de recherche de cette thèse. En effet, il nous a semblé que des questions demeuraient vivaces pour ce type de perturbation en particulier.

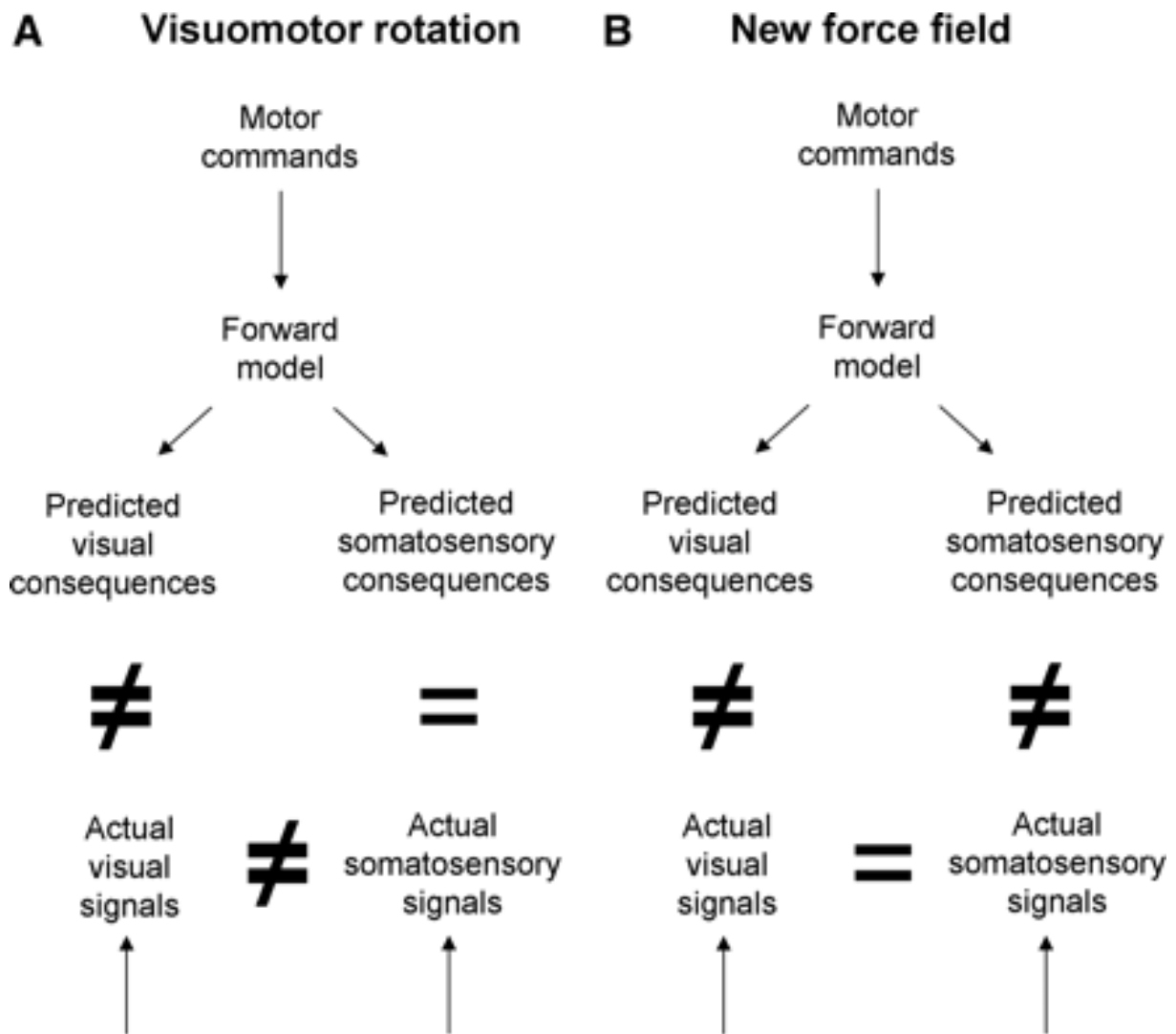


Figure 7 : Représentation de l'impact des perturbations visuelle et motrice sur les modèles internes direct et sur les retours sensoriels (Sarlegna & Bernier, 2010). A/ Pour une perturbation visuelle, un conflit émerge entre les conséquences visuelles prédites et les signaux visuels réels (représenté par un  $\neq$ ), mais aucun conflit n'émerge entre les conséquences proprioceptives prédites et les signaux proprioceptifs réels (représenté par un  $=$ ). Le conflit qui émerge entre les signaux visuels réels et les signaux proprioceptifs réels permet à ces modalités de se recalibrer. B/ Pour une perturbation mécanique, il n'y a pas de conflit entre les signaux visuels réels et les signaux proprioceptifs réels. Le conflit émerge entre les conséquences visuelles prédites et les signaux visuels réels ainsi qu'entre les conséquences proprioceptives prédites et les signaux proprioceptifs réels.

### 2/ L'adaptation prismatique et les processus associés

Le paradigme expérimental utilisé pour étudier l'adaptation prismatique contient généralement trois phases, comme présenté précédemment : PRE-Adaptation, Adaptation et POST-Adaptation. Durant la phase d'Adaptation, une perturbation prismatique entraînant une déviation du champ visuel par le biais de la réfraction des rayons lumineux qui convergent vers l'œil est employée. L'impact de la phase d'Adaptation se reflète par la différence de performance entre la phase de PRE-Adaptation et la phase de POST-Adaptation ; la phase de POST-Adaptation permettant l'observation de post-effets. Les pointages réalisés lors d'une étude traitant de l'adaptation prismatique peuvent alors être de deux types : en boucle visuelle ouverte ou en boucle visuelle fermée. On ne peut véritablement parler de boucle ouverte chez des sujets sains qui disposent d'autres sens tels que l'audition ou la proprioception dont on sait qu'ils contribuent au contrôle du mouvement. Lors d'un pointage réalisé en boucle visuelle ouverte, le feedback visuel est masqué. Lors d'un pointage réalisé en boucle visuelle fermée, le participant voit directement son pointage et a connaissance de sa performance. Lorsque des prismes sont utilisés durant la phase d'Adaptation, la compensation à la perturbation n'est effective que si les pointages sont réalisés en boucle visuelle fermée. Le participant doit avoir un feedback sensoriel afin de pouvoir s'adapter via la connaissance de son erreur de pointage. Durant la phase de POST-Adaptation, un post-effet est observé dans la direction opposée de la perturbation prismatique employée lors de la phase d'Adaptation. Ce post-effet s'estompe peu à peu si les pointages sont réalisés en boucle visuelle fermée, cependant le post-effet persiste de façon prolongée si les pointages sont réalisés en boucle visuelle ouverte. Le post-effet relevé lors d'un pointage réalisé en boucle ouverte (aussi appelé post-effet visuomoteur) correspondrait à la somme des compensations proprioceptives et visuelles (Hay & Pick, 1966 ; Wilkinson, 1971 ; Hatada et al., 2006a). Les compensations proprioceptives et visuelles qui découlent de l'adaptation prismatique ont été mesurées grâce à deux tests (Figure 8).

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

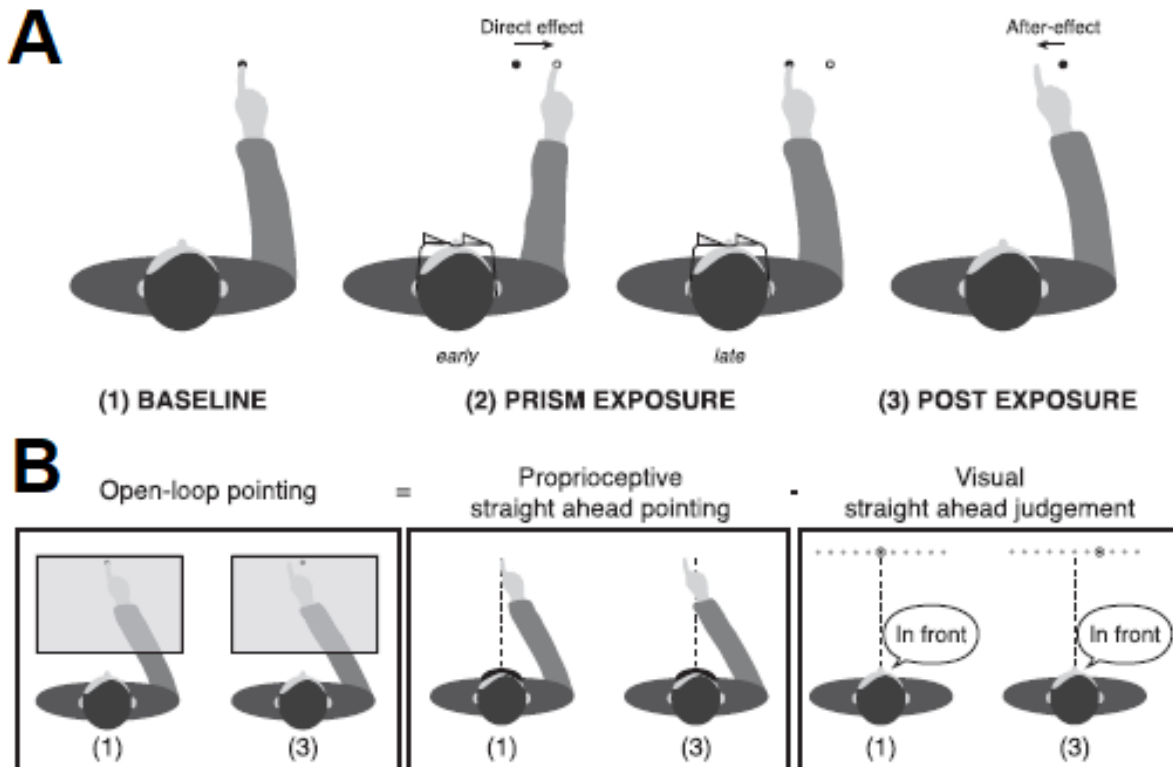


Figure 8 : A/ Adaptation prismatique expérimentale typique (Petitet et al., 2018). La précision de pointage des participants est testée d'abord dans une condition de PRE-Adaptation (1), avant l'exposition à la perturbation prismatique. La figure illustre ici un pointage effectué en boucle fermée. Pendant l'exposition à la perturbation prismatique durant la phase d'Adaptation (2), des prismes déviant le champ visuel vers la droite sont employés. A cause de la déviation visuelle, le participant fait des erreurs de pointage dans la direction de la perturbation, mais grâce au feedback, il arrive à s'adapter et à regagner la précision des pointages réalisés durant la phase de PRE-Adaptation. Durant la phase de POST-Adaptation (3) un post-effet situé dans la direction opposé à la perturbation est mesurable dès que les prismes ont été retirés. B/ Trois tests couramment utilisés dans la littérature portant sur l'adaptation prismatique pour en quantifier les effets. Pendant les pointages réalisés en boucle ouverte, les participants pointent vers des cibles visuelles sans avoir connaissance de leur point d'arrivée et de leur trajectoire. Le post-effet relevé durant le pointage réalisé en boucle ouverte montre une déviation dans la direction opposée à la perturbation (ici vers la gauche). Au cours du test proprioceptif, il est demandé aux participants, yeux bandés, de pointer dans la direction perçue comme étant droit devant leur nez. Ce pointage capture la composante proprioceptive de l'adaptation. Cette mesure est aussi déviée dans le sens opposé de la perturbation (ici vers la gauche). Au cours du test visuel, il est demandé aux participant d'indiquer quand une lumière en mouvement est perçue comme étant devant leur nez. Ceci capture la composante visuelle de l'adaptation. Cette mesure est déviée dans la même direction que la perturbation (ici vers la droite). La somme des déviations proprioceptives et visuelles égale la valeur du post-effet relevé durant un pointage réalisé en boucle ouverte lors de la phase de POST-Adaptation.

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

La compensation proprioceptive est mesurable de la manière suivante : le participant réalise un pointage, vision masquée, avec son membre adapté devant être droit dans la continuité de son nez. La compensation visuelle est mesurable de la manière suivante : le participant doit indiquer quand une cible visuelle mouvante après droit devant lui. Ces tests réalisés avant et après l'adaptation indiquent alors les modifications dans la perception du "droit devant" pour les composantes proprioceptives et visuelles. Le droit devant proprioceptif apparaît alors dévié dans la direction opposée à la perturbation tandis que le droit devant visuel apparaît dévié dans la même direction que la perturbation. Il a alors été observé que l'addition de ces deux compensations correspondait à la valeur du post-effet.

La capture de la composante proprioceptive, via le pointage dans la continuité de son nez, est sensée refléter les compensations effectuées sur un axe de coordination main-tête (Templeton et al., 1974) tandis que la capture de la composante visuelle, via la perception du "droit devant", est sensée refléter les compensations effectuées sur un axe de coordination tête-œil (Hatada et al., 2006a). Lorsqu'un pointage est réalisé en boucle visuelle ouverte durant la phase de POST-Adaptation, la détection de la cible via l'œil amènerait à une coordination motrice où le résultat final est la main qui atteint la cible. Ainsi le pointage réalisé en boucle ouverte traduit une coordination sur un axe main-œil. Donc, la modification des composantes proprioceptive (axe main-tête) et visuelle (axe tête-œil) sont toutes deux des composantes individuelles qui s'additionnent parfaitement pour représenter un pointage réalisé en boucle ouverte (axe main-œil). L'adaptation à une perturbation prismatique se refléterait donc par une modification sensorimotrice globale, sur un axe main-œil, décomposable en deux composantes distinctes : une composante proprioceptive (axe main-tête) et une composante visuelle (axe tête-œil). Il reste cependant à décrire comment ces processus se mettent en place dans le temps.

L'adaptation sensorimotrice à une perturbation prismatique ne s'effectue pas immédiatement après un essai, il faut une répétition des essais pour permettre au système de s'adapter. L'adaptation est progressive et a été décomposée en deux parties par la littérature : une première partie appelée "contrôle stratégique" et une deuxième partie appelée "réalignement spatial" (Redding et al., 2005 ; Redding & Wallace, 2006b). La phase de contrôle stratégique de l'adaptation s'effectue au début, lors des premiers essais réalisés avec la perturbation prismatique. Les participants réalisent qu'ils effectuent des erreurs et afin de les compenser le plus rapidement et efficacement possible, ils vont mettre en place une stratégie. S'ils sont déviés vers la droite par les prismes, alors les participants vont par un acte volontaire

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

commencer à réaliser des mouvements qui aboutiront de plus en plus vers la gauche. Afin d'atteindre l'objectif, les participants envoient volontairement des commandes motrices situées plus à gauche que la position perçue de l'objectif pour lutter contre la perturbation. Cette stratégie est similaire à celle qu'emploierait un tireur dont la lunette de son fusil a été modifiée. Imaginons que la lunette du tireur n'est pas alignée avec le canon de son arme, le tireur vise parfaitement la cible mais l'impact de sa balle est situé 42 cm à droite de la cible. Afin de pouvoir atteindre la cible, le tireur va effectuer son prochain tir en visant 42 cm à gauche de la cible. Cette stratégie est efficace pour contrer l'effet immédiat de la perturbation et atteindre de nouveau une bonne performance, néanmoins elle nécessite une certaine charge cognitive et ne permet pas à elle seule l'adaptation. L'adaptation n'est effective que lorsque le système réaligne totalement ces composantes motrice, proprioceptive et visuelle. Si on reprend l'exemple du tireur, son arme ne devient adaptée que lorsque la lunette est de nouveau alignée avec le canon, que lorsqu'il peut se défaire d'une stratégie cognitive pour lutter contre la perturbation. Le système des participants faisant face à une perturbation prismatique fonctionne ainsi, petit à petit, inconsciemment, ils vont réaligner leurs différentes composantes sensorielles et motrices afin d'atteindre la cible naturellement, sans contrôle stratégique. Cette seconde phase qui arrive progressivement dans l'adaptation est donc le réalignement spatial. C'est le réalignement spatial qui serait responsable de la rétention de l'adaptation qui se traduit sous la forme de post-effets (Redding & Wallace, 2002). Le réalignement spatial commencerait à se mettre en place progressivement à partir du moment où une discordance est perçue entre le feedback attendu et le feedback observé (Redding & Wallace, 2006b ; voir aussi Cressman & Henriques, 2011). Ainsi, lorsqu'une discordance à lieu entre les modèles internes et l'observation du mouvement réel via les feedback, l'adaptation commence à se mettre en place progressivement. Une composante rapide de l'adaptation, le contrôle stratégique, permet grâce à une compensation cognitive de lutter rapidement contre la perturbation. Une composante lente de l'adaptation, le réalignement spatial, permet de réaligner petit à petit les modalités sensorielles et motrices. Cependant, les modalités sensorielles elles-mêmes peuvent influencer les mécanismes d'adaptation suivant leur disponibilité et la perturbation employée.

### 3/ Influence des modalités sensorielles

Afin de pouvoir s'adapter, les modalités sensorielles jouent un rôle différent suivant le type de perturbation. L'impact de la vision et de la proprioception ne sera pas identique pour des adaptations à des perturbations visuelles ou mécaniques. Dans une expérimentation menée par Pipereit, Bock & Vercher (2006), les participants devaient pointer avec un stylo vers une des huit cibles pouvant apparaître dans un cercle entourant la position de départ. Les cibles sont situées à 5 cm de la position de départ. Les participants ne peuvent pas avoir de feedback visuel direct sur la main à cause d'un écran superposé, mais ils ont un rendu en temps réel de la position du stylo grâce à cet écran. Les participants sont divisés en deux groupes : un groupe subissant une vibration des muscles du poignet et un groupe contrôle. La vibration des muscles du poignet a pour objectif de dégrader l'information proprioceptive afférente des participants. Deux protocoles sont utilisés : un protocole avec une rotation visuo-manuelle et un protocole avec un ajout de force. Pour la rotation visuo-manuelle, une perturbation entraînant une rotation de  $60^\circ$  du feedback visuel est employée, tandis que pour l'ajout de force, une force vitesse-dépendante perpendiculaire au mouvement est employée (la force exercée augmente progressivement avec l'augmentation de la vitesse jusqu'à atteindre son maximum avec l'atteinte du pic de vitesse du mouvement). Cette expérimentation montre que suivant les dispositions de feedback sensoriel dont le participant dispose (vision et proprioception ou vision et proprioception dégradée) l'adaptation ne sera pas identique suivant la perturbation à laquelle le participant fait face (Figure 9). La dégradation de la proprioception n'a aucune conséquence pour une adaptation à une perturbation visuelle (Figure 9A), l'adaptation est similaire pour le groupe avec la proprioception dégradée et pour le groupe contrôle. Cependant, la dégradation de la proprioception a une conséquence directe pour une adaptation à une perturbation mécanique (Figure 9B), l'adaptation est plus lente et difficile pour le groupe avec la proprioception dégradée par rapport au groupe contrôle.



## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

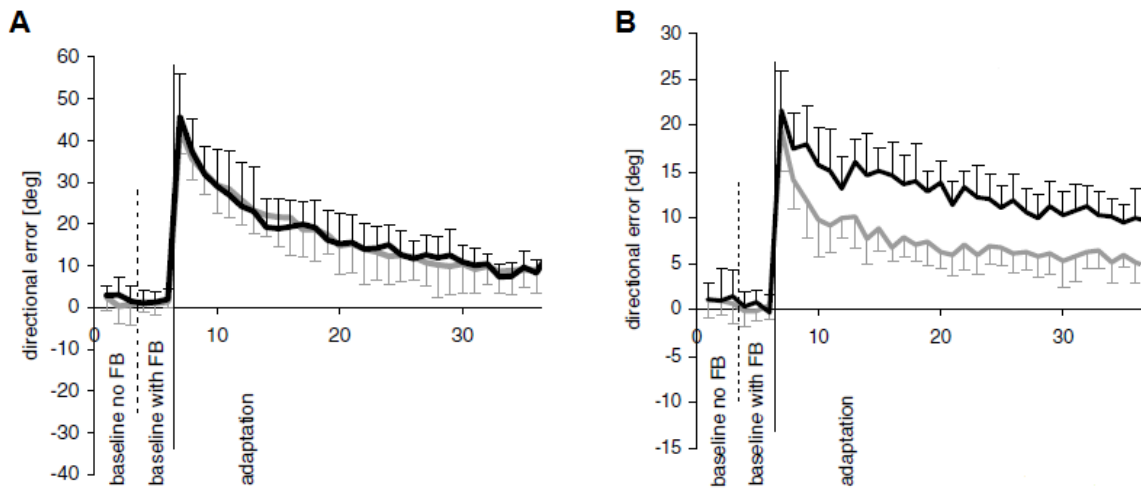


Figure 9 : Courbes d'adaptation en fonction du type de perturbation (Pipereit, Bock & Vercher, 2006). Erreurs directionnelles en fonction de la condition expérimentale. Les lignes représentent la moyenne inter-participants de l'erreur directionnelle à chaque essai. Les barres représentent l'écart-type de cette moyenne inter-participants. Le groupe contrôle est représenté avec la ligne grise et le groupe subissant la vibration est représenté avec la ligne noire. Les phases de baseline sont réalisées sans feedback de la performance puis avec feedback. La phase d'adaptation s'effectue avec l'ajout d'une perturbation. A/ Représentation de la courbe d'adaptation avec l'exposition à une rotation visuelle de 60°. B/ Représentation de la courbe d'adaptation avec l'exposition à une force vitesse-dépendante. L'adaptation est similaire entre les deux groupes suite à l'exposition à une rotation visuelle. L'adaptation est plus lente pour le groupe subissant la vibration par rapport au groupe contrôle suite à l'exposition à une force vitesse-dépendante.

Cette expérimentation menée par Pipereit, Bock & Vercher (2006) montre clairement que dans le cadre d'une adaptation à une perturbation mécanique, la proprioception semble plus importante que la vision. De plus, la modalité proprioceptive semble pouvoir à elle seule permettre l'adaptation à une perturbation mécanique, lorsque par exemple le feedback visuel est supprimé (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994 ; Scheidt et al., 2005 ; Franklin et al., 2007). Des participants aveugles sont également parfaitement capables de s'adapter à une perturbation mécanique de type force de Coriolis (DiZio & Lackner, 2000). La compensation d'une perturbation mécanique reposerait ainsi essentiellement sur le sens proprioceptif et son ajustement à la perturbation.

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

A l'inverse, le sens visuel est déterminant dans le cadre d'une adaptation à une perturbation visuelle. Dans ce cadre, le rôle de la proprioception peut sembler moindre puisque des participants désafférentés, soit démunis du sens proprioceptif, sont tout à fait capables de s'adapter et de présenter des post-effets lors d'une tâche d'adaptation à une perturbation visuelle (Ingram et al., 2000 ; Bernier et al., 2006).

Les principaux participants désafférentés ayant réalisés des expérimentations sont G.L. et I.W. de leurs initiales. Ils ont subi un ou plusieurs épisodes de neuronopathie sensorielle aiguë entraînant un endommagement irrémédiable des fibres sensorielles myélinisées de large diamètre. Les participants désafférentés ont perdu la capacité de déterminer la position de leurs membres, la sensation tactile fine, les réflexes tendineux et la perception de la vibration et de la pression. La désafférentation se situe du nez jusqu'aux pieds pour G.L., tandis que pour I.W. elle se situe du cou jusqu'aux pieds. Les deux participants désafférentés sont capables d'avoir des sensations liées à la douleur et à la température, ce qui suggère que leurs fibres de petit diamètre sont intactes. G.L. et I.W. sont incapables de déterminer la position de leur membre ou de maintenir une position stable en ayant les yeux fermés. Néanmoins ils sont capables de réaliser des gestes de préhension impliquant la motricité fine avec l'aide de la vision et de stratégies cognitives. Ils sont ainsi capables de s'adapter à une perturbation visuelle (rotation visuo-motrice) de la même manière que des participants contrôles (Bernier et al., 2006), et ils sont également capables de s'adapter à une perturbation mécanique (force de Coriolis) avec l'aide de la vision (Sarlegna et al., 2010). Il faut cependant souligner que la perte de la proprioception entraîne des difficultés de coordination motrice (Cole & Paillard, 1995 ; Sainburg et al., 1995). La compensation d'une perturbation visuelle reposerait ainsi essentiellement sur le sens visuel et son ajustement à la perturbation, ainsi que sur des stratégies individuelles poussées (Miall et al., 2018).

Pour certaines tâches impliquant la réalisation d'un conflit entre la vision et la proprioception, les patients désafférentés peuvent avoir une meilleure performance que des participants contrôles, par exemple pour une tâche de dessin en miroir. Lajoie et al. (1992) ont relevé un temps de réalisation nettement inférieur pour G.L. par rapport à des participants contrôles pour dessiner un modèle d'étoile. L'absence de proprioception chez G.L. lui permet ici de dessiner sans avoir de conflit entre les modalités visuelles et proprioceptives lors de la tâche de dessin en miroir. La simple utilisation de la vision lui permet d'atteindre une performance optimale même avec la distorsion de l'information visuelle. Les participants

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

contrôles subissent un conflit entre l'information afférente visuelle et proprioceptive, ce qui détériore grandement leur précision lors de l'exposition initiale. Stroop (1935) a montré que la connaissance des mots entraine en conflit avec une tâche qui était d'annoncer la couleur de l'ancre d'un mot (par exemple annoncer "vert" pour le mot "rouge" écrit dans une couleur verte). Un phénomène similaire semble se produire pour la tâche de Lajoie et al. (1992) où l'information proprioceptive entre en conflit avec l'information visuelle. Il se peut que l'information proprioceptive doive être recalibrée afin de pouvoir entrer en concordance avec l'information visuelle. Sans la présence d'un tel conflit, les participants désafférentés sont avantagés pour la réalisation de telles tâches.

### 4/ Représentations du mouvement

La réalisation d'une habileté motrice implique la présence de deux types de représentation du mouvement : une représentation extrinsèque et une représentation intrinsèque. Par exemple, un objet tel qu'un verre sur une table à manger peut être perçu visuellement, et le codage de sa position peut être réalisé en référant ce verre à d'autres objets pouvant être présents sur la table comme une assiette, un couteau ou une bouteille. Le verre pourrait donc être codé comme étant à gauche du couteau. La représentation extrinsèque permet donc de mettre en relation différentes positions du système et éléments d'interaction de l'environnement. La représentation intrinsèque fait appel aux muscles et aux forces qui agissent sur les angles articulaires afin de pouvoir réaliser un mouvement avec le système. Afin de réaliser un mouvement, il semble nécessaire que le message nerveux soit codé selon le langage des muscles, donc en coordonnées musculaires ou articulaires. Concernant la localisation d'un objet cible pour un mouvement d'atteinte, il reste à déterminer si l'objet est initialement codé en coordonnées rétinienne de façon extrinsèque ou si l'objet est initialement codé de façon intrinsèque, en fonction des muscles à mobiliser pour l'atteindre (Buneo et al., 2002).

Il est possible que la réalisation d'un mouvement fasse appel aux représentations extrinsèque et intrinsèque. Par exemple, le fait de mouvoir une souris d'ordinateur fait appel à l'utilisation des représentations extrinsèque et intrinsèque. La représentation extrinsèque implique de devoir mettre en relation le déplacement de la souris avec l'image du curseur qui se déplace à l'écran et la représentation intrinsèque implique de devoir mettre en relation les forces qui sont appliquées sur la souris avec l'image du curseur qui se déplace à l'écran. Il semblerait que les représentations extrinsèque et intrinsèque du mouvement soient toutes deux présentes, chacune disposant de neurones dédiés dans des zones cérébrales telles que le cortex pré-moteur et le cortex moteur primaire (Kakei et al., 1999 ; 2001).

L'adaptation à une perturbation visuelle ou à une perturbation mécanique pourrait alors impacter différemment les représentations extrinsèque et intrinsèque du mouvement. Krakauer, Ghilardi & Ghez (1999) ont supposé que l'adaptation à une perturbation visuelle (rotation visuo-motrice) implique une modification de la représentation extrinsèque afin de lutter contre la perturbation tandis que l'adaptation à une perturbation mécanique (ajout de masse) implique une modification de la représentation intrinsèque afin de lutter contre la perturbation. Aucune interférence n'a été observée entre les deux types d'adaptation, qui se consolident en parallèle.

## II/ Adaptation sensorimotrice dans la production de mouvement

Ces résultats permettent de suggérer que des mécanismes neuronaux distincts sont employés durant les deux types d'adaptation avec pour résultante un impact sur la représentation extrinsèque du mouvement pour une perturbation visuelle et un impact sur la représentation intrinsèque du mouvement pour une perturbation mécanique. Pour Krakauer, Ghilardi & Ghez (1999), une perturbation visuelle entraîne une modification d'un système de coordonnées de type extrinsèque afin de pouvoir s'adapter tandis qu'une perturbation mécanique entraîne une modification d'un système de coordonnées de type intrinsèque afin de pouvoir s'adapter.

En résumé, l'adaptation à des nouvelles propriétés de notre corps et/ou de notre environnement peut amener à une reconfiguration de notre système nerveux central afin de pouvoir délivrer des gestes moteurs adéquats. Les représentations extrinsèque et/ou intrinsèque du mouvement sont alors mises à jour pour pouvoir répondre aux modifications subites de notre corps ou de l'environnement. La capacité d'adaptation proviendrait alors d'une mise à jour des modèles internes dans le but de retrouver une congruence entre l'état désiré et l'état produit (Paz et al., 2003). Cette mise à jour des modèles internes permet de réaligner les processus sensorimoteurs avec un traitement plus adéquat des nouvelles informations sensorielles. Cependant, cette modification n'entraîne pas des changements irrémédiables au sein de la production motrice. Même en étant adapté à un nouveau contexte, le retour à un contexte initial entraîne l'apparition de post-effets qui finissent par s'estomper avec le temps et la répétition de gestes. Ainsi, le phénomène d'adaptation entraîne des modifications efficaces dans notre système nerveux, sans pour autant être irrémédiables.

Une question a alors été soulevée rapidement par les chercheurs étudiant le contrôle moteur et plus spécifiquement l'adaptation : dans quelles mesures l'adaptation à une condition peut se répercuter sur la performance réalisée dans une autre condition ? Par exemple, l'adaptation d'un effecteur (comme le membre droit) à une perturbation peut-elle se répercuter sur la performance réalisée par un autre effecteur (comme le membre gauche) ? Cette notion est qualifiée de transfert d'adaptation : l'adaptation d'un effecteur à une perturbation pourrait alors influencer les représentations motrices d'un autre effecteur. Cette question adresse donc le caractère global ou local de l'adaptation sensorimotrice, qui serait plutôt spécifique ou générale selon que du transfert soit observé ou non.

## III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

L'adaptation à une perturbation provoque des modifications au niveau des réseaux cérébraux sensorimoteurs permettant une compensation des effets de la perturbation (Ostry & Gribble, 2016). Une partie de la communauté scientifique basée sur les sciences du mouvement humain s'est alors intéressée à l'impact potentiel de ces modifications sensorimotrices dans d'autres conditions. L'objectif était alors de déterminer si ces modifications sont spécifiques, soit effectives uniquement dans une condition similaire à celle employée durant la phase d'adaptation, ou bien généralisables, soit effectives également dans des conditions différentes à celles employées durant la phase d'adaptation. La question de la généralisation est également pertinente pour l'apprentissage d'habiletés motrices. Le fait de pouvoir transférer une habileté d'un contexte à un autre semble être à première vue uniquement favorable. Par exemple, l'apprentissage du coup droit au tennis permettrait de faciliter l'apprentissage du coup droit au tennis de table et ainsi de dégager un gain de temps sur l'apprentissage du tennis de table via un transfert d'habiletés. Cependant, le transfert d'une habileté à une autre peut également avoir un impact négatif, poussant l'apprenant à parfois devoir désapprendre, induisant au passage une perte de temps. Ceci est le cas pour quelqu'un qui a appris la réalisation de coup droit au tennis avant de s'essayer à l'apprentissage du coup droit au badminton. Le badminton induit un rapport bras-volant disproportionné au rapport bras-balle du tennis, du fait de la forme de la raquette très spécifique du badminton et surtout à l'inertie du volant qui flotte par rapport à la balle qui tombe. Ainsi, si l'apprenant adapte son comportement moteur en jouant au badminton comme s'il s'attendait à recevoir une balle de tennis, le résultat sera des prédictions de trajectoires de balle fausses et un comportement moteur totalement inadapté. Globalement, plus la situation d'adaptation originelle s'éloigne et se distingue de la nouvelle situation étudiée pour le transfert, et moins le transfert risque d'être effectif, marquant ainsi une certaine spécificité du contrôle moteur.

Pour en revenir à l'adaptation sensorimotrice à une perturbation, les articles scientifiques qui se focalisent sur une tâche de pointage avec le membre supérieur permettent d'étudier la notion de transfert lorsqu'une condition différente est employée après la phase d'adaptation. Deux types de transfert se distinguent alors : le transfert intra-membre et le transfert inter-membre. La notion de transfert intra-membre est employée lorsque le même membre est utilisé lors de la phase d'adaptation et lors de la phase de POST-adaptation mais lorsque les conditions

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

de pointage différent entre les deux phases. Pour l'étude du transfert intra-membre, les différences entre les conditions d'adaptation et de POST-adaptation peuvent être des positions de cible différentes (plus proches, plus lointaines, dans des directions différentes ; Redding & Wallace, 2006 ; Mattar & Ostry, 2007), une vitesse de pointage différente (plus rapide, plus lente ; Kitazawa et al., 1997), une posture différente (Martin et al., 1996 ; Morton et al., 2001). S'il y a présence d'un transfert intra-membre, alors la performance dans une nouvelle condition de pointage durant la phase de POST-adaptation devrait être affectée tout comme si une condition similaire était employée à celle de la phase d'adaptation. La notion de transfert inter-membre, quant à elle, est employée lorsqu'un autre membre est utilisé durant la phase de POST-adaptation tel que le membre opposé. Pour l'étude du transfert inter-membre, durant la phase de POST-adaptation, la tâche de pointage reste globalement similaire à celle employée durant la phase d'adaptation, c'est alors la performance du membre opposé qui est analysée. S'il y a présence d'un transfert inter-membre, alors la performance du membre opposé, non exposé, devrait être affectée tout comme si celle du membre adapté, exposé, était analysée durant la phase de POST-adaptation. Les notions de transfert intra-membre et de transfert inter-membre se distinguent et seront ainsi développées séparément. Les différents facteurs pouvant influencer l'apparition du transfert seront discutés.

#### **1/ Transfert intra-membre**

Le transfert intra-membre peut être étudié sous différents aspects. Dès qu'un participant est adapté à une condition avec un effecteur, il est possible d'étudier le transfert intra-membre en faisant varier certains paramètres de la tâche tout en gardant le même effecteur. L'un des paramètres qui a été le plus manipulé afin d'étudier le transfert intra-membre lors d'une tâche de pointage est la position des cibles. Le participant s'adapte à une condition particulière avec une position de cible définie, et une fois adapté une nouvelle position de cible est utilisée afin de voir si ce qui a été appris durant la première position de cible se répercute ou non sur la nouvelle position de cible. De manière globale, la littérature scientifique montre que le transfert intra-membre est présent lorsque la position de la cible est modifiée, mais dans une certaine limite. La position des cibles peut être modifiée de deux manières : une modification dans le plan de l'azimut, entraînant une modification dans la direction du mouvement (plus à gauche, plus à droite) ou une modification dans le plan de la profondeur, entraînant une modification dans l'amplitude du mouvement (moins étendu, plus étendu).

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

Le transfert intra-membre est présent suite à une modification dans la direction du mouvement. Cependant, plus la modification dans la direction du mouvement est importante et moins le transfert est important (Krakauer et al., 2000 ; Mattar & Ostry, 2007). Ainsi, plus la nouvelle position de cible s'éloigne de la position de référence utilisée pendant l'adaptation et moins le transfert sera effectif (Figure 10).

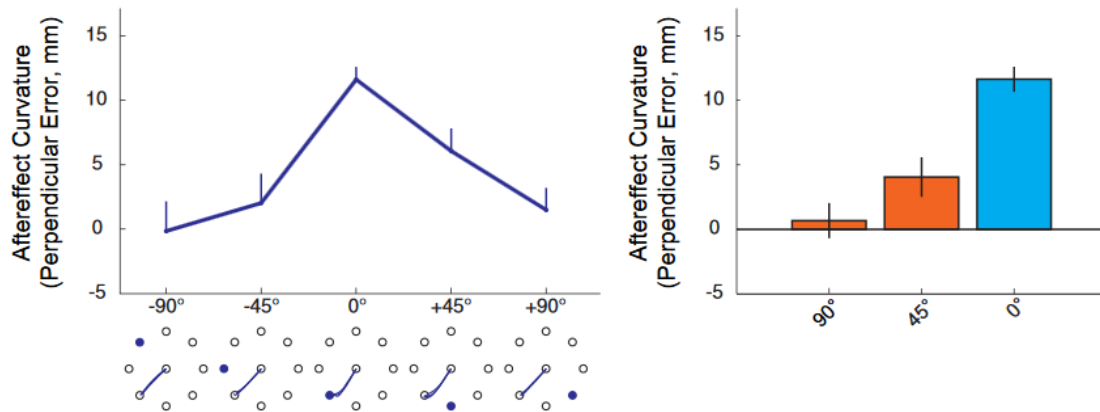


Figure 10 : Transfert intra-membre relevé suite à une modification dans la direction du mouvement ( $-90^\circ$ ,  $-45^\circ$ ,  $+45^\circ$ ,  $+90^\circ$ ) durant une phase de POST-adaptation via le post-effet (Mattar & Ostry, 2007). Le post-effet est maximal lorsque les conditions de pointage sont similaires entre la phase d'adaptation et la phase de POST-adaptation ( $0^\circ$ ). Plus la direction du mouvement est modifiée vers des valeurs qui s'éloignent de la condition de référence, et moins le post-effet est important, indiquant les limites du transfert à différentes directions du mouvement.

Le transfert intra-membre est également présent suite à une modification dans l'amplitude du mouvement, et un principe similaire de limitation du transfert semble être observé. Cependant, une différence notable semble émerger entre les perturbations visuelles et les perturbations mécaniques. Redding & Wallace (2006) ont modifié l'amplitude du mouvement de la manière suivante : durant la phase d'adaptation, le participant devait effectuer un pointage de 50 cm en étant exposé à une perturbation visuelle (prismes). Ensuite, durant la phase de post-adaptation, la position de départ était avancée afin d'effectuer un pointage de 13 cm, sans perturbation pour observer un éventuel post-effet. Les conditions ont été par la suite contrebalancées (adaptation 13 cm et POST-adaptation 50 cm). L'observation des post-effets indique qu'il y a présence d'un transfert intra-membre de 13 cm vers 50 cm et également de 50 cm vers 13 cm (Figure 11). Néanmoins, ce transfert n'est pas complet car les post-effets restent plus importants lorsque la condition originelle d'adaptation est réemployée pour la phase de



### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

POST-adaptation. Mattar & Ostry (2010), quant à eux, ont employé une perturbation mécanique avec une force délivrée par un bras robotisé. Les distances de pointage étaient les suivantes pour leur publication scientifique : 15 cm et 30 cm. Le transfert était cette fois évalué non pas durant une phase de POST-adaptation avec un post-effet mais en conservant la perturbation et en modifiant la distance de pointage. S'il y a présence d'un transfert, alors le participant ne devrait pas effectuer d'erreur (ne pas être dévié par le robot) lorsque la distance de pointage est modifiée. Les résultats indiquent qu'il y a un transfert intra-manuel de 30 cm vers 15 cm (erreur limitée ; Figure 11) mais que le transfert est plus limité de 15 cm vers 30 cm. Ceci est justifié par la présence d'une erreur lors du pointage effectuée à 30 cm (suivant l'adaptation à 15 cm) qui est significativement plus importante que l'erreur effectuée à la fin d'une adaptation à 30 cm.

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

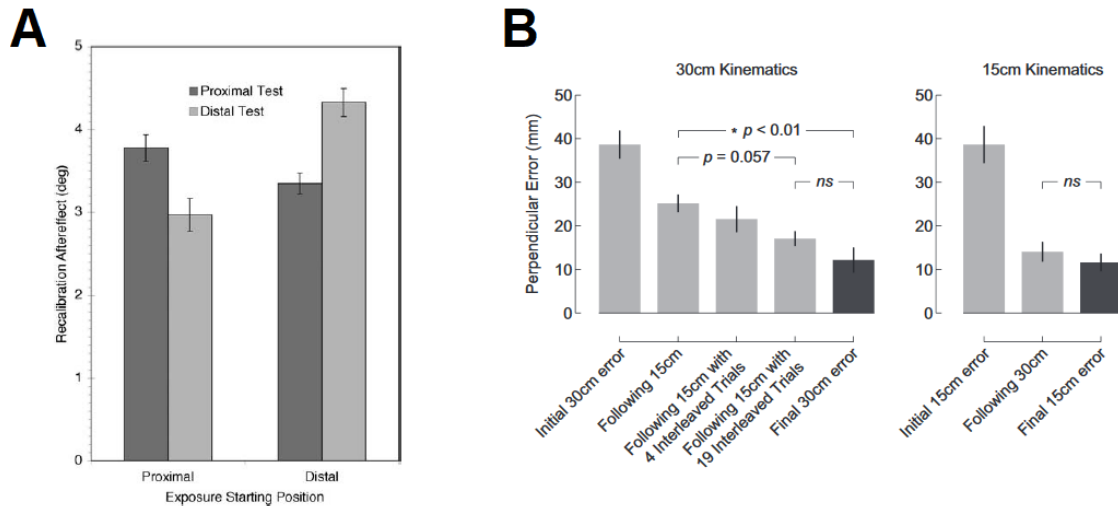


Figure 11 : Evaluation du transfert intra-membre suite à une modification dans l'amplitude du mouvement. A/ Evaluation du transfert via les post-effets (Redding & Wallace, 2006). La position de pointage durant la phase d'adaptation (axe des abscisses) pouvait être soit proximale (pointage de 50 cm), soit distale (pointage de 13 cm). L'axe des ordonnées indique la valeur du post-effet en degrés, plus le post-effet est important et plus la valeur est grande. Les barres foncées indiquent un pointage avec une position proximale (pointage de 50 cm) durant la phase de POST-adaptation. Les barres claires indiquent un pointage avec une position distale (pointage de 13 cm) durant la phase de POST-adaptation. Le transfert est présent de 50 cm vers 13 cm et également de 13 cm vers 50 cm. Cependant, le post-effet mesuré de 50 cm vers 50 cm ou de 13 cm vers 13 cm reste plus important que ceux relevés lors des phases croisées. B/ Evaluation du transfert via l'erreur relevée avec perturbation active (Mattar & Ostry, 2010). Le graphique de gauche présente les pointages réalisés à une distance de 30 cm et le graphique de droite présente les pointages réalisés à une distance de 15 cm. L'axe des ordonnées indique l'erreur perpendiculaire. La barre foncée sur le graphique de gauche indique l'erreur enregistrée lorsque les participants sont complètement adaptés à la perturbation lors de pointages à 30 cm. La condition "following 15 cm" indique la performance réalisée lors d'un pointage à 30 cm après que les participants se soient adaptés à la perturbation avec des pointages à 15 cm. La différence significative entre la barre foncée et "following 15 cm" indique que le transfert est incomplet de 15 cm vers 30 cm. La barre foncée sur le graphique de droite indique l'erreur enregistrée lorsque les participants sont complètement adaptés à la perturbation lors de pointages à 15 cm. La condition "following 30 cm" indique la performance réalisée lors d'un pointage à 15 cm après que les participants se soient adaptés à la perturbation avec des pointages à 30 cm. La différence significative entre la barre foncée et "following 30 cm" indique que le transfert est complet de 30 cm vers 15 cm.

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

Le transfert issu d'une modification dans l'amplitude du mouvement semble donc asymétrique pour une perturbation mécanique tandis qu'il semble symétrique pour une perturbation visuelle. Les résultats de Mattar & Ostry (2010) pourraient indiquer que pour une perturbation mécanique, l'intrapolation est possible mais l'extrapolation est limitée. En effet, pour l'adaptation de mouvements dirigés vers une cible à 30 cm, la main passait dans l'espace de la cible à 15 cm alors pour l'adaptation de mouvements dirigés vers une cible à 15 cm, la main ne passait pas dans l'espace de la cible à 30 cm. Ceci pourrait également être expliqué par le fait que l'adaptation à une perturbation visuelle entraîne globalement une modification des représentations du geste moteur selon des coordonnées extrinsèques (rapport gauche/droite, avant/arrière et haut/bas) tandis que l'adaptation à une perturbation mécanique entraîne globalement une modification des représentations du geste moteur selon des coordonnées intrinsèques (contractions musculaires, rapport flexion/extension, abduction/adduction, rotation externe/interne). L'adaptation à une perturbation visuelle permettrait donc d'avoir une représentation globale, ce qui faciliterait le transfert intra-membre dans des zones explorées et inexplorées. L'adaptation à une perturbation mécanique permettrait d'avoir une représentation plus locale, ce qui permettrait le transfert intra-membre dans des zones explorées, mais le limiterait dans des zones inexplorées.

Le transfert intra-membre peut être étudié via la modification de la position des cibles mais également via la modification de paramètres cinématiques du geste, comme la vitesse. Kitazawa et al. (1997) ont réalisé une étude afin d'observer les capacités de transfert suite à une adaptation prismatique via une modification de la vitesse du geste. Quatre conditions de pointage ont été utilisées dans leur étude, manipulant la durée totale du mouvement et ainsi par la même occasion, la vitesse du geste. Les participants devaient pointer suivant ces quatre conditions de durée totale du mouvement : <300 ms, 800 ms, 2000 ms et 5000 ms. <300 ms étant "rapide", 800 ms étant "semi-rapide", 2000 ms étant "semi-lente" et 5000 ms étant "lente". Durant la phase d'adaptation avec les prismes, la condition de pointage était soit rapide, soit lente. Par la suite, durant la phase de POST-adaptation, les prismes sont retirés, le post-effet est évalué et permet de mesurer la proportion du transfert suivant la condition employée (rapide, semi-rapide, semi-lente ou lente). Le résultat est le suivant : plus la condition utilisée durant la phase de POST-adaptation est éloignée de la condition utilisée durant la phase d'adaptation et moins le transfert sera important, ce qui se traduit par un post-effet amoindri (Figure 12). Ainsi, si la condition rapide est utilisée lors de la phase d'adaptation, si on considère que la valeur du post-effet est de 100% lorsque la condition rapide est de nouveau utilisée lors de la phase de

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

POST-adaptation, alors la valeur du post-effet tombe à 71% en semi-rapide, 63% en semi-lent et 54% en lent. Et d'un autre côté, si la condition lente est utilisée lors de la phase d'adaptation, alors la valeur du post-effet tombe à 73% en semi-lent, 68% en semi-rapide et 26% en rapide. Ces résultats indiquent que le transfert n'est pas complet et qu'il est plus effectif de rapide vers lent que de lent vers rapide. Les modifications en termes de vitesse du geste permettent ainsi un transfert intra-membre, mais qui décroît graduellement avec l'augmentation de la différence de vitesse entre la condition adaptée et la condition non-adaptée.

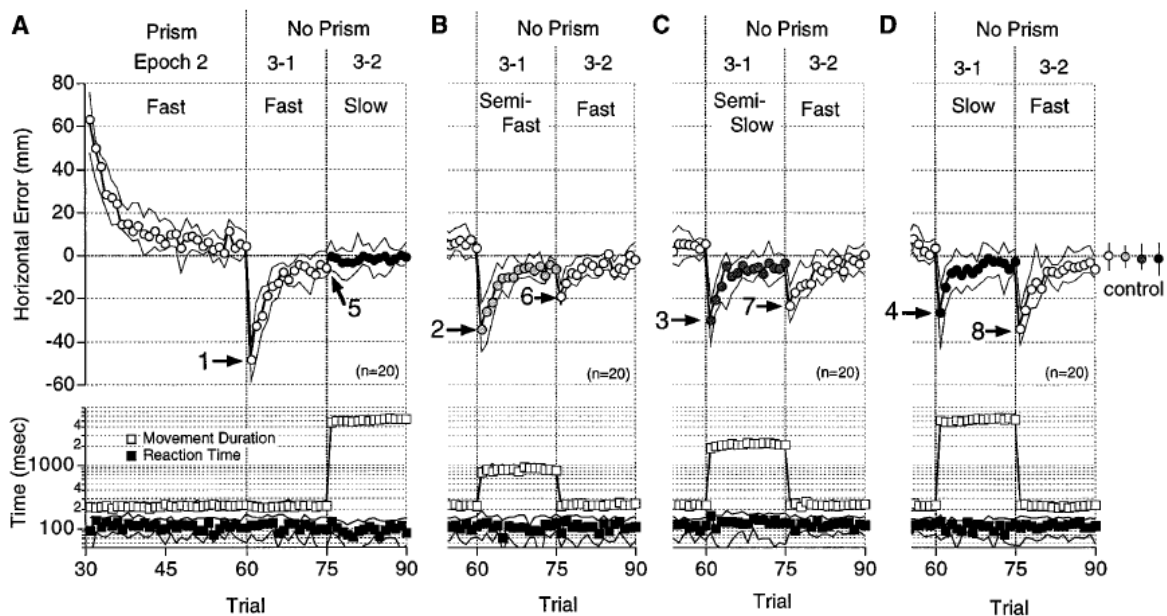


Figure 12 : Evaluation du transfert intra-membre suite à une modification de la vitesse du geste (Kitazawa et al., 1997). Durant la phase d'adaptation prismatique les pointages sont effectués dans une condition rapide (fast). La phase de POST-adaptation (3-1) est effectuée soit avec des pointages effectués dans une condition rapide (fast, A), semi-rapide (semi-fast, B), semi-lente (semi-slow, C) ou lente (slow, D). Le post-effet est caractérisé par une déviation de l'erreur horizontale dans des valeurs négatives (axes des ordonnées). Le post-effet de chaque condition est représenté par un chiffre : rapide (1), semi-rapide (2), semi-lent (3) et lent (4). La valeur du post-effet décroît à mesure que la condition de pointage s'éloigne de plus en plus de la condition d'adaptation qui était la condition rapide. Ainsi, le post-effet le plus important mesuré durant la phase de POST-adaptation correspond à la condition rapide tandis que le moins important correspond à la condition lente. De plus, il est également possible d'observer que durant la phase 3-2 de POST-adaptation, la condition rapide est de nouveau employée après les conditions 3-1 de semi-rapide, semi-lent et lent. Un nouveau post-effet est alors perceptible lors de cette nouvelle phase de condition rapide après les phases semi-rapide (6), semi-lente (7) et lente (8). La valeur de ce nouveau post-effet augmente lorsque la condition utilisée en 3-1 est de plus en plus différente à la condition rapide. Ces résultats montrent que le transfert intra-membre reste incomplet à travers la vitesse du geste.

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

Enfin, le transfert intra-membre a également été analysé via des modifications de la posture. Une même tâche devait alors être réalisée en adoptant une position de départ différente après adaptation à une perturbation. Une tâche de Martin et al. (1996) consistait à effectuer un lancer de balle vers une cible située à 2 m en face de la position de départ. Les lancers pouvaient alors être effectués selon deux conditions : une condition avec une position de départ avec la main en pronation et une condition avec une position de départ avec la main en supination. Les participants effectuent leurs lancers avec un départ en pronation durant la phase d'adaptation où ils s'accoutument à une perturbation prismatique, puis le transfert intra-membre est évalué via un éventuel post-effet durant la phase de POST-adaptation. La phase de POST-adaptation comprenait alors une première partie de lancers avec un départ en supination, puis une deuxième partie de lancers avec un départ en pronation. Les résultats montrent que la moitié des participants ne présentent pas de transfert du lancer en pronation vers le lancer en supination. L'autre moitié, elle, présente un post-effet durant la condition de POST-adaptation avec les lancers en supination. Cependant, pour tous les participants, le post-effet reste perceptible durant la phase de POST-adaptation lorsque les lancers sont de nouveau effectués en pronation, montrant ainsi une certaine spécificité de l'adaptation liée à la posture du geste. Ainsi, le transfert intra-membre était peut-être limité dans l'étude de Martin et al. (1996) car les gestes effectués impliquaient des patrons de contractions musculaires différents. Morton et al. (2001) se sont également penchés sur le transfert intra-membre lié à la modification de la posture. La tâche consistait à attraper une balle tombant à la verticale en minimisant le déplacement vertical de la main. La perturbation employée était alors une balle plus lourde (450-680 g) par rapport à la phase initiale (320-545 g). La posture du bras attrapant la balle pouvait alors soit être droite (à l'horizontale pour recevoir la balle), soit être courbée (angle bras/avant-bras 80°). Les résultats montrent que le transfert intra-membre s'effectue totalement d'une posture droite vers une posture courbée et également d'une posture courbée vers une posture droite. Lorsque les mêmes patrons musculaires sont impliqués, le transfert intra-membre est complet, tandis que s'ils sont différents, le transfert est limité.

En conclusion, le transfert intra-membre peut être observé mais bien souvent n'apparaît pas comme étant complet. Plus la situation étudiée pour le transfert s'éloigne et devient spécifique par rapport à la situation utilisée durant l'adaptation, et moins le transfert sera important. Il a ainsi été suggéré qu'il y a deux types de représentations du geste moteur (Krakauer et al., 1999). Une représentation serait globale et permettrait le transfert intra-membre car cette représentation pourrait être utilisée par n'importe quelle région cérébrale en

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

charge d'un mouvement. L'autre représentation serait localisée, propre au geste utilisé et ainsi inutilisable pour d'autres gestes modifiant certaines caractéristiques (vitesse, direction, position, couple musculaire...) justifiant la limitation du transfert intra-membre. Maintenant que le transfert intra-membre a été présenté, l'analyse des mécanismes du transfert inter-membre peut être effectuée.

#### **2/ Transfert inter-membre**

Dans le cadre du transfert inter-membre, de nombreuses études ont été effectuées dès les années 60 avec une perturbation prismatique. Harris (1963) montra qu'un transfert significatif s'effectue du membre adapté vers le membre non-adapté lorsque la cible qui apparaît est visuelle. Ce transfert s'évaluait alors en comparant d'une part la valeur du post-effet enregistrée durant la phase de POST-adaptation avec le membre non-exposé, et d'autre part une valeur de déviation de zéro (précision parfaite). L'adaptation avec le membre exposé semble donc influencer la performance du membre non-exposé dans cette étude pionnière, néanmoins la valeur de déviation enregistrée avec le membre non-exposé reste relativement faible lorsqu'elle est comparée avec le post-effet obtenu avec le membre exposé. En effet, le post-effet obtenu avec le membre non-exposé correspond à environ seulement 20% de la valeur obtenue avec le post-effet du membre exposé. Cette expérimentation a ouvert les portes vers d'autres expérimentations menées par d'autres chercheurs étudiant le transfert d'adaptation inter-membre dont le but était de trouver les facteurs permettant de provoquer l'apparition du transfert. Hamilton (1964) a montré que le transfert inter-membre d'adaptation prismatique s'effectuait uniquement lorsque les mouvements de tête et de tronc des participants étaient laissés libres, le transfert n'étant pas significatif lorsque les participants ont les mouvements de tête et de tronc bloqués via un repose-tête. L'étude du transfert inter-membre reste néanmoins complexe car l'apparition du transfert semble être extrêmement tâche-dépendante. Même si l'étude de Hamilton (1964) a montré qu'il fallait laisser les mouvements de tête et de tronc libres afin de permettre l'apparition du transfert inter-membre, de nombreuses études ont montré par la suite que même en ayant les mouvements de tête et de tronc restreints, il est possible de provoquer un transfert inter-membre (Kalil & Freedman, 1966 ; Cohen, 1967 ; Taub & Goldberg, 1973 ; Cohen, 1973 ; Choe & Welch, 1974).

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

Un autre facteur qui permettrait alors d'influencer l'apparition du transfert inter-membre a été relevé par Cohen (1967) avec l'utilisation de deux conditions : une condition de feedback visuel continu où le participant dispose d'un retour visuel total durant son pointage, et une condition de feedback visuel terminal où le participant dispose d'un retour visuel uniquement sur le point d'arrivée de son pointage (le retour visuel est masqué pendant le pointage). Cette étude a montré que le transfert inter-membre se produit uniquement lors de la condition de feedback visuel terminal. Le type de feedback visuel semble donc être un facteur d'apparition du transfert avec une prépondérance nette pour le feedback visuel terminal. Cependant, ce facteur est mis à mal lorsqu'une absence de transfert est évoquée lors de l'utilisation d'une condition de feedback visuel terminal (Walsh & Freedman, 1966) ou lorsque du transfert est perceptible, même lors d'une condition de feedback visuel continu (Choe & Welch, 1974). Même si les études se succèdent, il semble aussi difficile de trouver le facteur ou la condition pouvant provoquer la venue du transfert inter-membre que de trouver le Saint-Graal. La distribution de la pratique durant l'adaptation semblait alors être un facteur pouvant influencer l'apparition du transfert (Cohen, 1973 ; Taub & Goldberg, 1973). Le transfert n'était pas significatif lorsque la distribution de la pratique était massée et le transfert était significatif lorsque la distribution de la pratique était distribuée. Néanmoins, encore une fois, ce facteur a été mis en doute rapidement avec du transfert inter-membre étant présent, même lors de conditions présentant une distribution de la pratique durant l'adaptation massée (Choe & Welch, 1974, Figure 13).

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

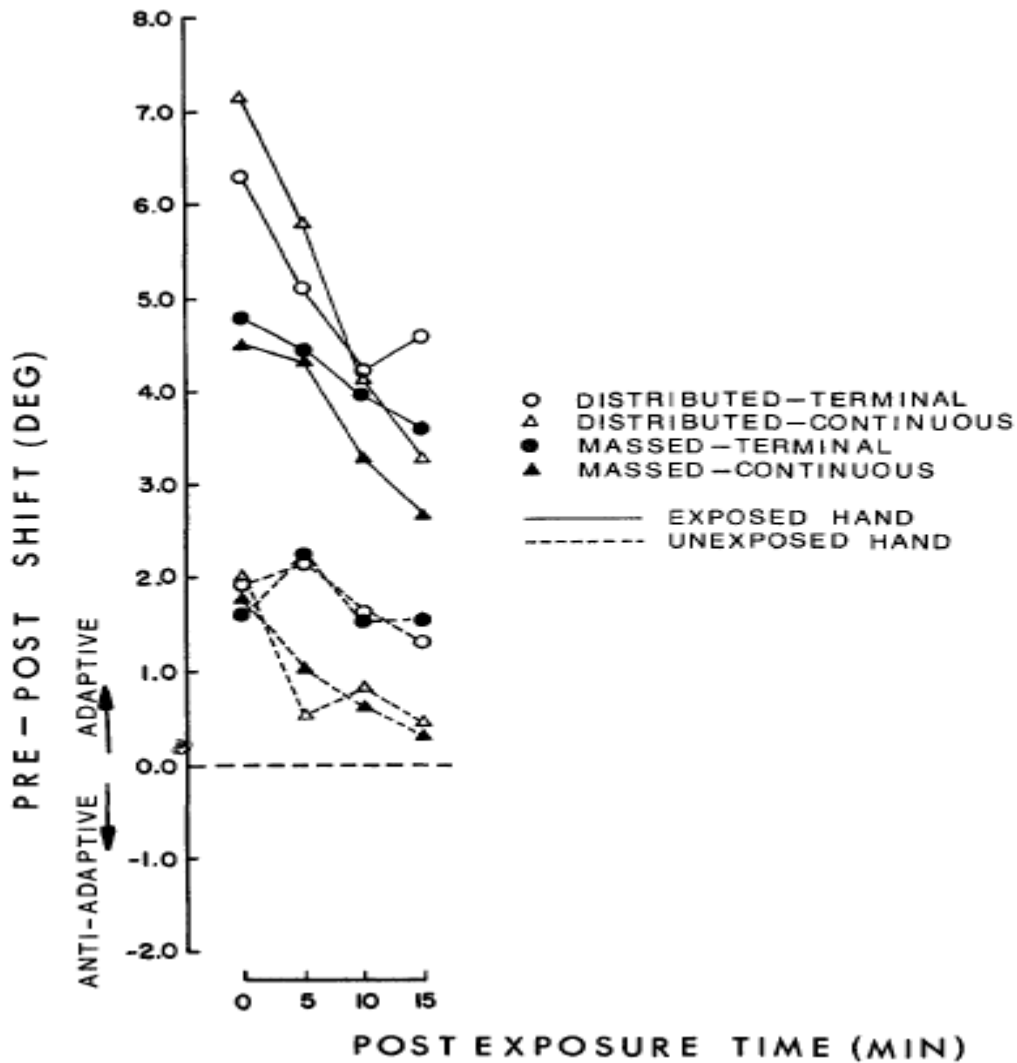


Figure 13 : Evaluation du transfert inter-membre selon différentes conditions (Choe & Welch, 1974). Le post-effet est mesuré avec la déviation finale en degrés (axe des ordonnées) selon le temps de post-exposition (axe des abscisses). Les conditions de pointage pouvaient être effectuées soit avec le membre adapté (ligne continue), soit avec le membre non-adapté (ligne pointillée). De plus, la distribution de la pratique durant la phase d'adaptation pouvait être massée (icônes noires) ou distribuée (icônes blanches). Et le feedback donné durant le pointage pouvait être continu (icônes en forme de triangle) ou uniquement terminal (icônes en forme de rond). Il est ainsi possible d'observer que le post-effet mesuré avec le membre non-adapté est plus faible que le post-effet mesuré avec le membre adapté, reflétant la limitation du transfert inter-membre (<50% pour cet exemple). Cependant, quelque soit la condition employée, un post-effet est présent avec le membre non-adapté (égal à environ 2°). La seule influence notable des conditions est à relever avec le membre adapté. Pour le membre adapté, la pratique distribuée entraîne un post-effet plus important que la pratique massée.



### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

Ces études décrites présentaient des tâches de pointages relativement différentes les unes des autres via des dispositifs expérimentaux distincts. Ceci pourrait justifier la difficulté rencontrée par les expérimentateurs de l'époque à reproduire des résultats extérieurs et ainsi à sans cesse vouloir trouver "le" facteur pouvant provoquer le transfert inter-membre. Facteur qui ne sera hélas perceptible que sur leur propre dispositif et qui échouera à provoquer la venue du transfert sur le dispositif d'un autre expérimentateur. Cependant, il est à noter que les expérimentateurs qui étudiaient le transfert inter-membre d'adaptation prismatique dans les années 60-70 étaient limités par la technologie de l'époque. Les analyses portaient ainsi majoritairement sur le point d'arrivée des participants suite au pointage et ils ne pouvaient analyser la trajectoire du mouvement en entier. Mais malgré cela, ils ont pu poser les bases des analyses portant sur le transfert inter-membre et émettre des hypothèses sur les mécanismes sous-jacents.

Afin de comprendre les mécanismes qui induisent le transfert inter-membre, il est nécessaire d'évaluer à quel niveau se situe l'adaptation. Harris (1963 ; 1965) a évoqué l'idée que l'adaptation à une perturbation prismatique s'effectuait grâce à la résolution du conflit généré entre les retours visuels et proprioceptifs. La vision serait ici dominante par rapport à la proprioception et cette dernière s'ajusterait sur la vision. Ces deux composantes ont très rapidement été séparées l'une de l'autre pour évaluer le transfert. Durant l'adaptation, un décalage de la représentation sensorielle proprioceptive aurait lieu. Ce décalage proprioceptif serait rendu nécessaire par la modification du champ visuel induit par les prismes. Wilkinson (1971) évalue séparément les composantes visuelles et proprioceptives et émet l'hypothèse que la somme des modifications relevées sur la vision et sur la proprioception seront égales à la déviation qui sera observée durant la phase de POST-adaptation via le post-effet. Le décalage visuel est évalué en effectuant une tâche réalisée avant et après l'adaptation à la perturbation prismatique. La tâche est la suivante : une cible lumineuse partant de la gauche ou de la droite du participant se déplace latéralement dans son champ de vision, le sujet doit indiquer à l'expérimentateur le moment où il pense que la cible est située au milieu de son champ visuel. Le décalage visuel correspond à la différence entre la performance réalisée durant les deux tâches (avant et après l'adaptation). Le décalage proprioceptif est évalué en effectuant une tâche réalisée avant et après l'adaptation à la perturbation prismatique. La tâche est la suivante : le participant a les yeux fermés et il doit pointer avec son bras dans la continuité de son nez, soit droit devant lui. Le décalage proprioceptif correspond à la différence entre la performance réalisée durant les deux tâches (avant et après l'adaptation). Wilkinson (1971) confirme que la

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

somme des décalages visuel et proprioceptif est égale à la déviation enregistrée durant une tâche de pointage pour la phase de post-adaptation. Cependant, les décalages visuel et proprioceptif ne s'effectuent pas dans le même sens. Le décalage visuel s'effectue dans la même direction que la perturbation prismatique et le décalage proprioceptif s'effectue dans la direction opposée à la perturbation prismatique (Wilkinson, 1971 ; Choe & Welch, 1974 ; Redding & Wallace, 1988 ; Redding & Wallace, 1994). Ainsi en ignorant les signes des décalages visuel et proprioceptif, la somme des deux décalages est égale au post-effet mesuré durant la phase de POST-adaptation avec la main exposée. Cette relation serait rendue possible car un pointage réalisé en début de phase de POST-adaptation, traduisant une coordination entre la main et l'œil, refléterait parfaitement la somme des composantes issues d'un pointage proprioceptif (coordination entre la main et la tête) et d'un pointage visuel (coordination entre la tête et l'œil). Qu'en est-il alors pour un pointage réalisé durant la phase de POST-adaptation avec le membre non-exposé ? Cette relation de somme des composantes proprioceptives et visuelles est-elle toujours présente ?

De manière globale, le transfert inter-membre d'adaptation prismatique, s'il est présent, est observé via un post-effet se produisant dans la direction opposée à la perturbation (tout comme avec le membre adapté). Pour le transfert relevé durant la phase de POST-adaptation avec la main non-exposée, la déviation enregistrée n'est pas égale à la somme des décalages visuel et proprioceptif, ce qui laisse supposer que le transfert n'est pas complet. La composante visuelle est la seule qui se transfère à 100% vers le membre non-exposé via le décalage visuel (McLaughlin & Bower, 1965 ; Wilkinson, 1971 ; Templeton et al., 1974). Le décalage proprioceptif, lui, ne se transfère pas vers le membre exposé. Ces résultats expliquent pourquoi le transfert d'adaptation prismatique est limité : seule la composante visuelle se transfère vers le membre non-exposé. La composante proprioceptive serait alors plutôt locale, ce qui expliquerait pourquoi elle ne se transfère pas vers le membre non-exposé, tandis que la composante visuelle serait plutôt globale. Un parallèle peut alors être tenté avec les notions de représentations extrinsèque et intrinsèque déjà évoquées : pour le transfert inter-membre d'adaptation prismatique, seule la représentation extrinsèque de l'environnement acquise durant l'adaptation pourrait être utilisable par le membre non-exposé, la représentation intrinsèque étant utilisable uniquement par le membre exposé. Ceci justifie pourquoi le transfert inter-membre est limité et donc pourquoi le post-effet mesuré avec le membre non-exposé ne représente jamais plus de 50% du post-effet mesuré avec le membre exposé. A présent, qu'en

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

est-il du transfert inter-membre évalué sur des paradigmes expérimentaux plus récents tels que la rotation visuo-motrice et les perturbations à champ de force ?

Tout comme pour le transfert évalué suite à l'adaptation à une perturbation prismatique, le transfert inter-membre évalué suite à une adaptation à une rotation visuo-motrice ou à un champ de force est fortement limité. Ceci est justifié par l'incapacité du membre non-exposé à produire un post-effet ou une compensation de la perturbation égale à celle produite par le membre exposé. Rapidement, une distinction s'observe entre le transfert inter-membre issu d'une perturbation visuelle et celui issu d'une perturbation mécanique. Le transfert inter-membre semble facilité lorsque la perturbation employée est visuelle. Pour les perturbations visuelles, les études réalisées avec la perturbation prismatique nous révèlent que le transfert, lorsqu'il est présent, représente entre 20 et 50% du post-effet réalisé avec le membre adapté (Harris, 1963 ; Cohen, 1967 ; Choe & Welch, 1974). Pour la perturbation visuo-motrice, les valeurs de transfert trouvées sont à peu près similaires, puisqu'elles sont situées entre 25 et 50% (Wang & Sainburg, 2004b ; Taylor et al., 2011). Ainsi de manière globale, pour les perturbations visuelles, la proportion de transfert est située entre 20 et 50%. Tandis que pour les perturbations mécaniques, la proportion de transfert est située seulement entre 9 et 26% lorsqu'elle est présente (Joiner et al., 2013 ; Stockinger et al., 2015). Cette limitation du transfert inter-membre issu d'une adaptation à une perturbation mécanique pourrait s'expliquer par la supposition que des mécanismes neuronaux distincts régissent l'adaptation à une perturbation visuelle et l'adaptation à une perturbation mécanique (Krakauer et al., 1999). L'adaptation à une perturbation visuelle provoquerait une modification plus importante des représentations globales de l'action (non spécifiques à l'effecteur) que l'adaptation à une perturbation mécanique. Il est alors possible d'énoncer que moins la représentation globale est modifiée pendant l'adaptation et moins le transfert sera effectif. C'est ce qui a été observé pour les études utilisant une perturbation mécanique, elles trouvent un transfert inter-membre de la composante globale qui est généralement faible (DiZio & Lackner, 1995 ; Criscimagna-Hemminger et al., 2003 ; Malfait & Ostry, 2004 ; Stockinger et al., 2015 ; Lefumat et al., 2015). Une solution qui permettrait alors de faciliter la venue du transfert inter-membre serait de faciliter l'accès aux composantes extrinsèque et intrinsèque modifiées pour le contrôle du membre non-exposé. C'est ce que Carroll et al. (2014) ont effectué en manipulant trois conditions de pointages (Figure 14) suite à l'adaptation à une perturbation visuo-motrice. Dans la première condition, dite frontale, le pointage effectué avec le membre non-exposé était aligné sur le plan visuel mais opposé sur le plan segmentaire. Dans la deuxième condition, dite sagittale avec alignement

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

articulaire, le pointage effectué avec le membre non-exposé était opposé sur le plan visuel mais aligné sur le plan segmentaire. Et enfin, dans la troisième condition, dite sagittale avec double alignement, le pointage effectué avec le membre non-exposé était aligné sur les plans visuel et segmentaire. Dans cette expérimentation, le pointage effectué avec le membre non-exposé est réalisé avec la perturbation, et c'est donc la réduction de l'erreur qui traduit le transfert. Le transfert inter-membre est présent uniquement pour la troisième condition avec une réduction drastique de l'erreur (76%).

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

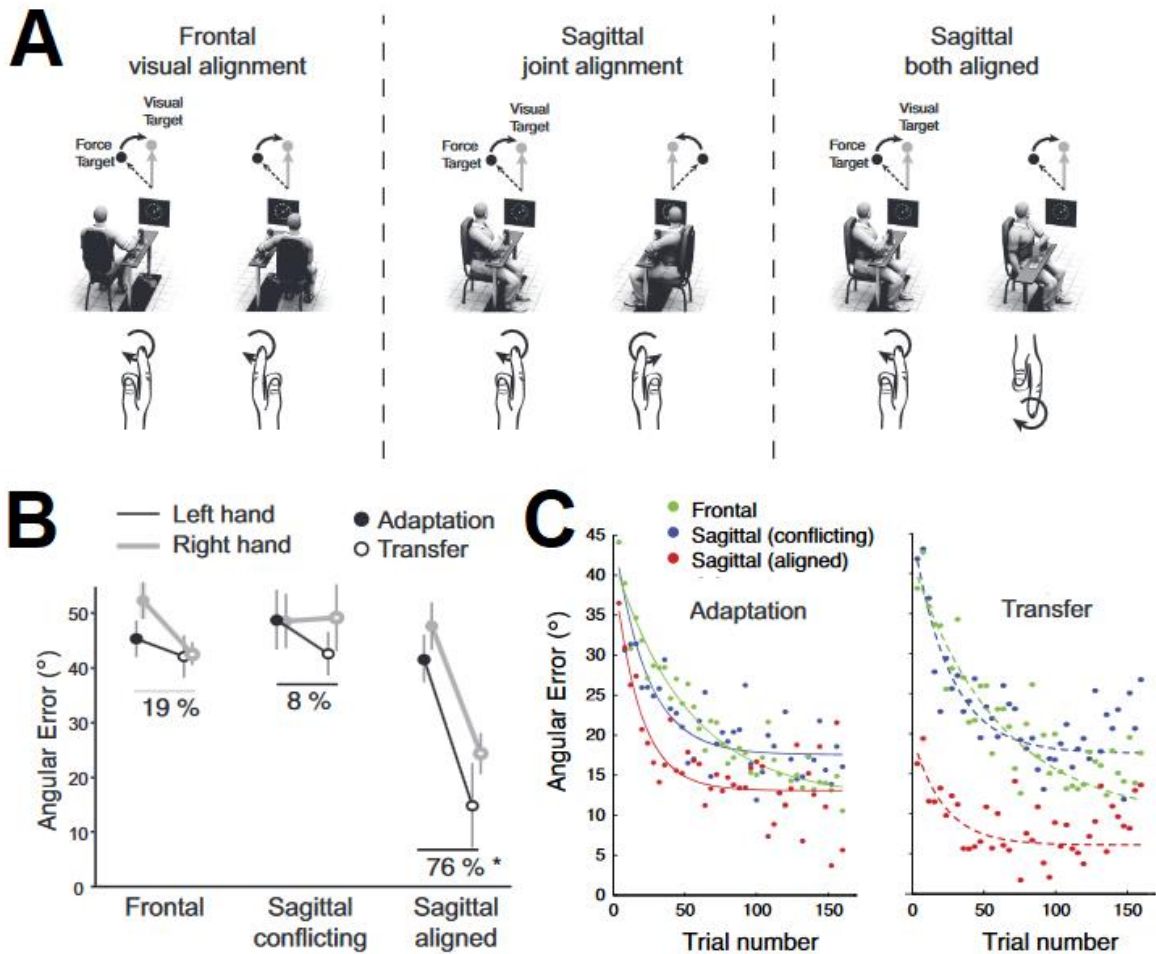


Figure 14 : Evaluation du transfert inter-membre selon des conditions d'alignement visuel et segmentaire (Carroll et al., 2014). A/ Illustration des trois conditions expérimentales. Dans la première condition, dite "frontal visual alignment", les mouvements réalisés avec les deux membres sont alignés sur un plan visuel mais opposés sur un plan segmentaire. Dans la deuxième condition, "sagittal joint alignment", les mouvements réalisés avec les deux membres sont alignés sur un plan segmentaire mais opposés sur un plan visuel. Dans la troisième condition, "sagittal both aligned", les mouvements réalisés avec les deux membres sont alignés sur les plans visuel et segmentaire. B/ Erreur angulaire mesurée pour le membre gauche (ligne noire) et le membre droit (ligne grise) durant les phases d'adaptation (point noir) ou de transfert (point blanc). Le pourcentage indique le montant de transfert inter-membre grâce à la comparaison entre le premier essai réalisé durant la phase d'adaptation et le premier essai réalisé durant la phase de transfert. Le transfert inter-membre est significatif uniquement pour la condition disposant d'un alignement visuel et segmentaire. C/ Evolution de la déviation angulaire (axe des ordonnées) en fonction des essais (axe des abscisses) et de la condition expérimentale. La phase d'adaptation est située à gauche et celle de transfert à droite.

### III/ Transfert d'adaptation sensorimotrice

Ces résultats reflètent un transfert inter-membre dont la venue est facilitée par l'alignement des plans visuel et segmentaire. La majorité des études portant sur le transfert inter-membre sont réalisées selon la première condition utilisée par Carroll et al. (2014) : alignement du plan visuel mais opposition sur le plan segmentaire. Il apparaît ainsi logique que de telles études trouvent un transfert limité, voire parfois ne trouvent pas un transfert significatif (Martin et al., 1996 ; Kitazawa et al., 1997 ; Wang, 2008). Le fait d'aligner les plans visuel et segmentaire entre membres dominant et non-dominant permettraient alors de faciliter l'accès aux représentations extrinsèque voir intrinsèque qui ont été modifiées par l'adaptation. L'accès facilité à ces représentations par le membre non-exposé augmenterait alors la propension de transfert. Ce constat est vrai pour les perturbations visuelles, mais également pour les perturbations mécaniques (Carroll et al., 2016) où l'alignement des plans visuel et segmentaire permettent d'augmenter la quantité de transfert inter-membre (jusqu'à 25%). L'augmentation de la quantité de transfert pour une perturbation mécanique reste drastiquement plus faible que celle d'une perturbation visuelle, peut-être parce que la composante intrinsèque reste globalement indisponible pour le membre non-adapté et que celle-ci est plus importante pour l'adaptation à une perturbation mécanique.

En résumé, le transfert reste limité, que ce soit pour de l'intra-membre ou de l'inter-membre. Globalement, plus la situation utilisée dans la phase de transfert est proche de la phase d'adaptation et plus le transfert sera important. L'accès aux représentations extrinsèque et intrinsèque du mouvement, modifiées via l'adaptation, pour la situation non-exposée serait la clef qui permettrait de provoquer la venue ou non du transfert.

## **IV/ Des modifications sensorimotrices vers les modifications cognitives**

Une adaptation à une perturbation va venir modifier les représentations du mouvement et ainsi induire majoritairement un changement sur le plan sensorimoteur. Les représentations extrinsèque et intrinsèque du mouvement vont être impactées avoir de pouvoir de nouveau délivrer un geste moteur adéquat. Pour rappel, la représentation extrinsèque fait appel à la mise en place de relations entre la position du corps et différents éléments d'interaction de l'environnement pour réaliser un mouvement tandis que la représentation intrinsèque fait appel aux couples de contractions musculaires propres à réaliser le mouvement. Ainsi, il est possible d'avoir des représentations extrinsèque et intrinsèque de ses mouvements, mais il est également possible d'avoir des représentations de l'environnement dans lequel on évolue ou dans lequel on a évolué. Par exemple, quand une personne fait face au Vieux Port de Marseille, elle peut situer la Basilique Notre-Dame de la Garde comme étant sur sa gauche. Mais elle peut également situer la Basilique Notre-Dame de la Garde comme étant au sud du Vieux Port. Là où la modification des représentations du mouvement impliquait principalement le plan sensorimoteur, une représentation de l'environnement, elle, implique principalement le plan cognitif. Paillard (1985 ; Figure 15) propose un modèle décrivant les plans sensorimoteur et cognitif et les interactions entre ces deux plans. Le plan sensorimoteur permet un dialogue direct avec l'environnement grâce à des boucles externes qui relient les informations sensorielles afférentes avec les activités motrices. Le plan cognitif permet un dialogue indirect avec l'environnement grâce à des boucles internes qui alimentent le dialogue de l'appareil « cognitif » avec la représentation de l'environnement qu'il a constitué dans ses mémoires.

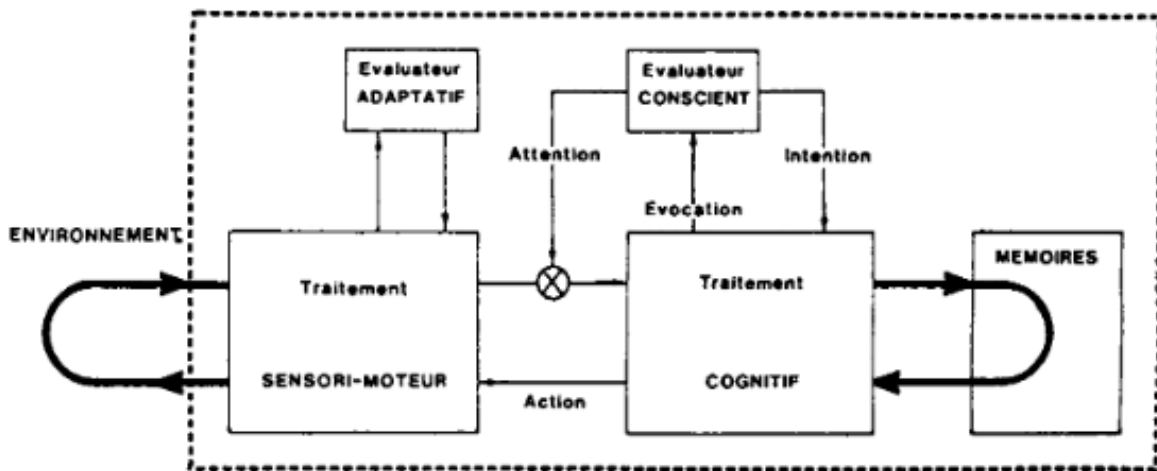


Figure 15 : Illustration du modèle de Paillard présentant les plans de traitement sensorimoteur et cognitif (Paillard, 1985). Le traitement sensorimoteur est alimenté par les boucles moto-sensorielles qui se ferment sur l'environnement. Les informations sensorielles sont sélectionnées par les questions motrices que pose le système à l'environnement. Les processus adaptatifs réalisent un remaniement de la logique câblée et constituent les mémoires de ce niveau. Le traitement cognitif est alimenté par les boucles internes qui se ferment sur les mémoires du système. Il reçoit du compartiment sensorimoteur des informations sélectionnées par les processus attentionnels. Il comprend deux sorties fonctionnelles : celle des programmes d'actions dirigée sur le compartiment sensorimoteur et celle des programmes d'évocation dirigée sur l'évaluateur conscient. Ce dernier est l'instrument de la prise de conscience, des contrôles attentionnels et intentionnels du fonctionnement de l'appareil cognitif.

L'adaptation à une perturbation n'implique a priori de traitement cognitif que lors de la présentation initiale de la perturbation, lorsque le participant peut décider d'envoyer volontairement et consciemment son mouvement dans la direction opposée à la perturbation. L'adaptation s'effectue automatiquement avec la répétition des essais via le réajustement du traitement sensorimoteur, ceci grâce à l'évaluateur adaptatif (Paillard, 1985).

Ces différentes représentations de l'environnement prennent les termes de représentations allocentrée et égocentrée. Dans une représentation allocentrée de l'environnement, la connaissance de l'environnement est construite à partir d'un point de vue situé en hauteur. Avec une représentation allocentrée de l'environnement, il est possible de situer des objets de l'environnement les uns par rapport aux autres, à l'aide des informations cardinales par exemple. Dans une représentation égocentrée de l'environnement, la



#### IV/ Des modifications sensorimotrices vers les modifications cognitives

connaissance de l'environnement est construite directement à partir du point de vue de la personne elle-même. Avec une représentation égocentrée de l'environnement, il est possible de situer des objets de l'environnement par rapport à soi-même. De telles représentations de l'environnement peuvent prendre effet sur des lieux réellement visités, mais également sur des lieux non-visités ou fictifs présentés via des descriptions écrites ou verbales (Tversky, 1991 ; Bryant et al., 1992 ; Denis & Zimmer, 1992 ; Figure 16).



*Figure 16 : Illustrations des points de vue allocentré (A) et égocentré (B). Selon un point de vue allocentré par rapport à l'illustration présentée (A), il est possible de situer la Basilique Notre-Dame de la Garde (cercle vert) au sud du Vieux-Port. Selon un point de vue égocentré par rapport à l'illustration présentée (B), il est possible de situer la Basilique Notre-Dame de la Garde (cercle vert) à gauche du Vieux-Port.*

Le vocabulaire employé par la description d'un lieu pourrait permettre la formation d'une représentation allocentrée ou égocentrée de l'environnement suivant les termes utilisés. Une description amenant à réaliser une représentation allocentrée de l'environnement utilisera des termes tels que « au nord de », « au sud de », « à l'est de » ou « à l'ouest de » pour décrire les objets les uns par rapport aux autres. Une description amenant à réaliser une représentation égocentrée de l'environnement utilisera des termes tels que « sur votre gauche », « sur votre droite », « devant vous » ou « derrière vous » pour décrire les objets par rapport au participant. Le plan cognitif permet, entre bien d'autres fonctions, d'effectuer des représentations de l'environnement qui seront stockées dans la mémoire à long terme. La formation de ces représentations de l'environnement peut donc être effectuée soit d'un point de vue allocentré, soit d'un point de vue égocentré. L'absence d'une modalité sensorielle peut alors directement venir impacter la formation des représentations de l'environnement. Noordzij et al. (2006) ont

#### IV/ Des modifications sensorimotrices vers les modifications cognitives

effectué la tâche suivante : les participants devaient écouter une description auditive d'un lieu comportant douze bâtiments (Figure 17A). Après mémorisation des emplacements des bâtiments, ils devaient tenter de comparer deux distances séparant des bâtiments et énoncer si la deuxième distance présentée était plus longue ou plus courte que la première. Pour effectuer cette tâche, les participants ne pouvaient s'aider que de leur propre représentation mentale de l'environnement. Les descriptions auditives pouvaient alors être présentées soit d'un point de vue allocentré, soit d'un point de vue égocentré. Noordzij et al. (2006) ont également fait passer deux groupes sur cette tâche : un groupe de personnes aveugles (de naissance ou tardive) et un groupe contrôle. Les chercheurs ont trouvé une interaction entre le facteur groupe (aveugles/contrôles) et le facteur de description auditive (allocentrée/égocentrée) montrant que les aveugles font plus d'erreurs en condition allocentrée tandis que les contrôles font plus d'erreurs en condition égocentrée (Figure 17B). Ces résultats indiquent donc que la formation de représentations de l'environnement est impactée par la présence ou l'absence d'une modalité sensorielle telle que la vision.

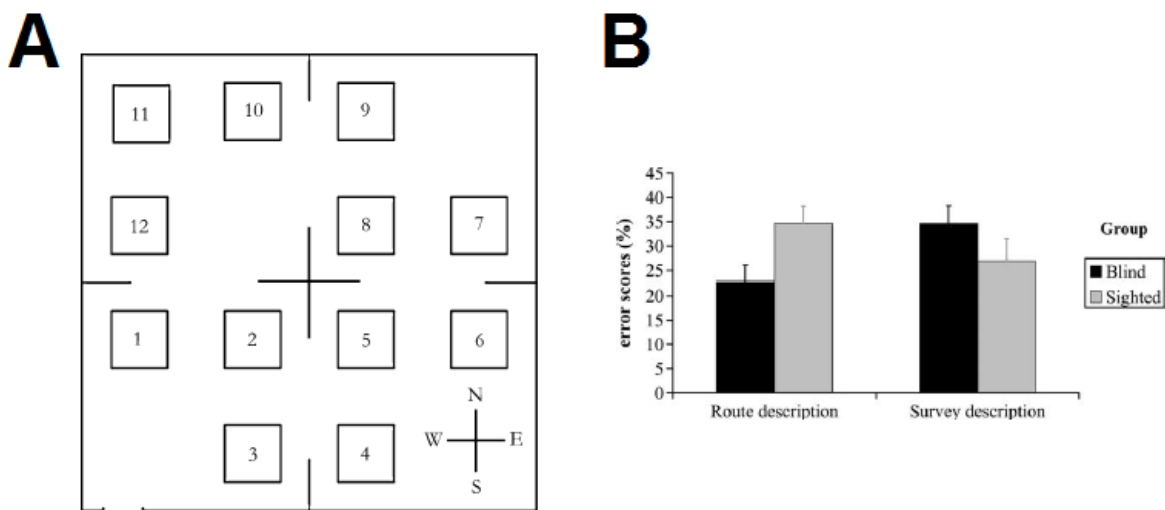


Figure 17 : Illustrations d'un article portant sur une tâche de représentation de l'environnement (Noordzij et al., 2006). A/ Illustration de la position de bâtiments. Les participants écoutent une description auditive et doivent se représenter de la manière la plus précise possible cet environnement comportant douze bâtiments. B/ Graphique montrant le pourcentage d'erreurs moyen en fonction du type de description (route description pour égocentrée et survey description pour allocentrée) et du groupe (blind pour aveugles et sighted pour contrôles). L'interaction révèle un pourcentage d'erreurs plus important pour une représentation égocentrée chez les contrôles et un pourcentage d'erreurs plus important pour une représentation allocentrée chez les aveugles.

#### IV/ Des modifications sensorimotrices vers les modifications cognitives

L'absence de manière prolongée ou définitive d'une modalité sensorielle pourrait alors provoquer des modifications sur le plan cognitif, ce qui justifierait les écarts de performance sur une tâche de représentation de l'environnement entre aveugles et contrôles. Du fait de leur handicap, les aveugles évoluent dans un environnement où ils ne peuvent pas prendre de repères visuels pour situer aisément les objets les uns par rapport aux autres. Ils peuvent en revanche situer les objets par rapport à eux-mêmes grâce au toucher et à la proprioception. Ainsi, une personne aveugle serait poussée à user de plus en plus des représentations de l'environnement égocentrées. Ceci justifierait pourquoi les aveugles surclassent les contrôles quand il s'agit d'effectuer des représentations égocentrées et pourquoi ils sont surclassés par les contrôles quand il s'agit d'effectuer des représentations allocentrées. Certaines régions cérébrales sont utilisées différemment chez les aveugles, ce qui va alors impacter directement le plan cognitif. Le cortex visuel est notamment activé chez les aveugles pour de nombreuses tâches n'ayant plus de rapport direct avec la vision comme la lecture en braille (Sadato et al., 1998) ou l'écoute auditive (Kujala et al., 2000 ; Gougoux et al., 2009). Alors que l'influence de la perte de la vision sur la cognition, spatiale notamment, a largement été étudiée, l'influence de la perte de proprioception a été peu étudiée jusqu'à présent. Pourtant, comme suggéré par les modèles de Paillard et Piaget avant lui, le lien entre cognition et sensorimotricité indique qu'une perte sensorielle pourrait avoir des effets à la fois sur la motricité et la cognition. Etudier les habiletés cognitives de participants désafférentés semble dès lors intéressant, sachant que si les capacités sensorimotrices de participants désafférentés ont vivement été étudiées, leurs potentielles spécificités cognitives ont souvent été évoquées mais ont été peu étudiées en réalité.

## **V/ Problématique et objectif des études expérimentales**

Cette introduction a présenté les mécanismes d'adaptation sensorimotrice et de transfert sous le prisme de l'approche cybernétique du mouvement. Les notions de représentations du mouvement ont été abordées ainsi que les notions de représentations de l'environnement. Ces notions viennent impacter les traitements sensorimoteurs et cognitifs qui à terme vont modifier la production de mouvement. L'objectif de cette thèse était de mieux comprendre l'influence des sens visuels et proprioceptifs sur le contrôle sensorimoteur et son adaptation, mais aussi de mieux comprendre l'influence de la proprioception sur les représentations spatiales.

Afin de tester nos hypothèses, nous nous sommes attachés à étudier le comportement d'adultes, jeunes ou âgés, sains ou pathologiques. Notre hypothèse générale est que les sens auraient une influence sur la production, la régulation et l'adaptation du comportement, et que la perte d'un sens engendrerait des déficits moteurs et pourrait également avoir un impact sur la cognition. Par ailleurs, considérant la diversité des résultats au sein de la littérature et des groupes de participants testés, y compris au sein de notre laboratoire, une analyse détaillée des résultats, participant par participant, pourrait révéler les facteurs principaux qui influencent l'adaptation sensorimotrice et une de ses caractéristiques principales, la généralisation. En effet, s'il y a quelque chose que nous désirons lorsque nous apprenons une habileté, c'est la maintenance, voir le transfert de cette habileté à un autre jour, à un autre lieu, voire à une autre condition. C'est notamment ce que peut attendre un sportif lorsqu'il prend des cours de tennis le mercredi sur le terrain d'entraînement : que son perfectionnement se reflète lors des matchs de compétition le dimanche. C'est aussi ce qu'attend le patient qui va chez le kinésithérapeute : que la rééducation se transfère aux activités quotidiennes au domicile afin de se mouvoir correctement.

Avec cet enjeu pratique en vue et à des fins de compréhension fondamentale à plus court terme, nous avons conçu une série d'études pour étudier les capacités sensorimotrices et cognitives chez l'Homme. En considérant nos intérêts, les expertises et équipements disponibles, la littérature et les collaborations possibles, nous nous sommes orientés vers l'étude de mouvements spatialement dirigés vers un but ainsi que vers la capacité cognitive à se construire une représentation spatiale. Plus spécifiquement, nos études expérimentales ont

## V/ Problématique et objectif des études expérimentales

notamment consisté à explorer plus en détail l'adaptation prismatique et son éventuel transfert à d'autres conditions.

Dans la première étude, l'adaptation prismatique de mouvements de pointage et le transfert de cette adaptation en intra-membre et en inter-membre sont analysés chez des participants jeunes. Cette étude a notamment cherché à déterminer l'influence des caractéristiques individuelles sur la qualité et la quantité de transfert. Les notions de représentations du mouvement sont également abordées pour décrire le transfert. Dans la seconde et la troisième étude, un protocole similaire est employé mais cette fois, les participants sont des personnes désafférentées (G.L. et I.W.) et des contrôles de même âge afin d'étudier l'influence de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur de pointages visuo-guidés (étude 2) ainsi que l'adaptation prismatique et son transfert (étude 3). Enfin, dans la quatrième étude, la capacité à se représenter l'environnement via la cognition est analysée chez ces mêmes participants désafférentés (G.L. et I.W.) et chez des contrôles de même âge.

# Études expérimentales

## Article 1

### **Individual movement features during prism adaptation correlate with after-effects and interlimb transfer**

L'adaptation à une perturbation prismatique et le potentiel transfert de cette adaptation du membre supérieur adapté vers le membre supérieur non-adapté ont commencé à être étudié avec une méthodologie scientifique à partir des années 1960. Ces études pionnières ont rapidement révélé que le transfert inter-membre était limité (Harris, 1963) et que sa venue pouvait dépendre de conditions environnementales spécifique telles que les degrés de liberté disponibles pour la tête et le buste (Hamilton, 1964), la disponibilité du feedback visuel (Cohen, 1967) ou encore la distribution de la pratique durant la phase d'adaptation (Cohen, 1973 ; Taub & Goldberg, 1973). Cependant, l'influence de tous ces facteurs environnementaux sur le transfert inter-membre sont mis à mal les uns après les autres et des contradictions sont alors perceptibles entre les différentes études (Hamilton, 1964 ; Walsh & Freedman, 1966 ; Kalil & Freedman, 1966 ; Cohen, 1967 ; Choe & Welch, 1974). Le transfert inter-membre peut également être totalement absent (Martin et al., 1996 ; Kitazawa et al., 1997). Ainsi, les facteurs environnementaux semblent insuffisants pour justifier la venue du transfert inter-membre mais récemment, d'autres facteurs tels que les paramètres idiosyncratiques commencent à être intégrés pour étudier l'adaptation et le transfert. Lefumat et al. (2015) ont montré que le transfert d'adaptation à une perturbation mécanique de type force de Coriolis dépendait de caractéristiques individuelles telles que la vitesse du geste, la variabilité du geste, et le niveau de latéralisation du participant (Oldfield, 1971). En répliquant le même protocole expérimental que Lefumat et al. (2015) mais en modifiant la perturbation employée, cette première étude nous permet d'évaluer l'impact des caractéristiques individuelles sur le transfert d'adaptation prismatique.

Individual movement features during prism adaptation  
correlate with after-effects and interlimb transfer

Alix G. Renault<sup>1</sup>, Hannah Lefumat<sup>1,2</sup>, R. Chris Miall<sup>3</sup>, Lionel Bringoux<sup>1</sup>,  
Christophe Bourdin<sup>1</sup>, Jean-Louis Vercher<sup>1</sup> & Fabrice R. Sarlegna<sup>1</sup>

**Accepted in Psychological Research**

<sup>1</sup>Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

<sup>2</sup>Department of Neuroscience, University of Pennsylvania, Philadelphia, USA

<sup>3</sup>School of Psychology, University of Birmingham, Birmingham, UK

**Keywords:** Human motor learning; Cross-limb education; Inter-individual differences; Arm reaching movements; Generalization of sensorimotor adaptation; Interlimb transfer



## **Abstract**

The human nervous system displays such plasticity that we can adapt our motor behavior to various changes in environmental or body properties. However, how sensorimotor adaptation generalizes to new situations and new effectors, and which factors influence the underlying mechanisms, remains unclear. Here we tested the general hypothesis that differences across participants can be exploited to uncover what drives interlimb transfer. Twenty healthy adults adapted to prismatic glasses while reaching to visual targets with their dominant arm. Classic adaptation and generalization across movement directions were observed but transfer to the non-dominant arm was not significant and inter-individual differences were substantial. Interlimb transfer resulted for some participants in a directional shift of non-dominant arm movements that was consistent with an encoding of visuomotor adaptation in extrinsic coordinates. For some other participants, transfer was consistent with an intrinsic coordinate system. Simple and multiple regression analyses showed that a few kinematic parameters such as peak acceleration (or peak velocity) and variability of movement direction were correlated with interlimb transfer. Low peak acceleration and low variability were related to extrinsic transfer while high peak acceleration and high variability were related to intrinsic transfer. Motor variability was also positively correlated with the magnitude of the after-effect systematically observed on the dominant arm. Overall, these findings on unconstrained movements support the idea that individual movement features could be linked to the sensorimotor adaptation and its generalization. The study also suggests that distinct movement characteristics may be related to different coordinate frames of action representations in the nervous system.

## Introduction

Whenever we learn something, we often would like it to generalize to other conditions: for instance, we may hope that learning tennis will also result in improvements in table tennis and squash. However, the sensorimotor system needs some specificity, so that each action is optimal in its own context. Some skills in tennis, such as prediction of ball bouncing, should thus not be generalized to other contexts such as squash. In the present study, we probed the generalization of sensorimotor adaptation by assessing how adapting to a new visuomanual relationship transfers across effectors.

Research on the transfer of short-term adaptation between the arms revealed the existence of two motor representations in the human nervous system: an effector-specific representation and an effector-independent representation (Wang & Sainburg, 2003; Morton & Bastian, 2004; Vangheluwe et al., 2006; Taylor et al., 2011; Joiner et al., 2013; Mostafa et al., 2014). Such effector-independent representation would underlie the interlimb transfer of sensorimotor adaptation, which also appears to be shaped by contextual conditions (Krakauer et al., 2006) and the cause of motor errors (Berniker & Kording, 2008). Generalization is also likely influenced by the kinematic properties of movements, as sensorimotor adaptation was found to generalize across movement speeds to a certain limit (Kitazawa et al., 1997). Indeed, Kitazawa et al. (1997) showed that when movements performed during prism adaptation were fast, the after-effect was greater when movements in the generalization phase were also fast compared to when movements were slower. In fact, this study showed that prism adaptation was not entirely specific to movement speed but also that any difference between the training conditions and the test condition could limit generalization, with the greater the difference, the smaller the generalization. It has also been suggested that motor variability is linked to the adaptation process (Wu et al., 2014). Wu et al. (2014) reported that higher task-relevant motor variability during baseline was correlated with faster adaptation. But as a recent meta-analysis (He et al., 2016) did not confirm this correlation between motor variability and adaptation rate, it is currently hypothesized that motor variability may in part reflect active exploration of movement parameter space in order to optimize sensorimotor adaptation (Pekny et al., 2015; Therrien et al., 2016). Despite the body of work on these issues, the factors and mechanisms modulating generalization of sensorimotor adaptation remain unclear. Here we tested the

hypothesis that specific kinematic characteristics of movements may be linked to the interlimb transfer of sensorimotor adaptation.

Lefumat et al. (2015) reported substantial individual differences in interlimb transfer of force-field adaptation but also showed that transfer can be qualitatively and quantitatively described for each young individual based on motor variability and velocity during adaptation. Based on these data, Lefumat et al. (2016) could predict the transfer of older, neurological patients suffering from a massive proprioceptive deafferentation. Considering these studies and others (Wu et al., 2014; Therrien et al., 2016), we tested in the present study the hypothesis that movement variability is linked to interlimb transfer based on another classic adaptation paradigm, the prism adaptation paradigm (Harris, 1963; Held & Freedman, 1963; Redding & Wallace, 1988; Martin et al., 1996; Kitazawa et al., 1997; O'Shea et al., 2014). The previous findings on interlimb transfer of force-field adaptation may not apply to the interlimb transfer of visuomotor adaptation because distinct neural mechanisms appear to underlie adaptation to new visuomotor mappings (using a visuomotor rotation or prismatic glasses for instance) and adaptation to new limb dynamics (Haith & Vijayakumar, 2009; Donchin et al., 2012). Given these differences, we hypothesized that the factors which correlate with the interlimb transfer of prism adaptation would differ from those identified in previous studies on adaptation to a velocity-dependent force field (Lefumat et al., 2015). More specifically, we expected movement variability to influence the interlimb transfer of prism adaptation more than movement velocity.

To facilitate the comparison between prismatic and force-field adaptation, we used the protocol and setup of Lefumat et al., (2015) but with a prismatic instead of dynamic perturbation. Although interlimb transfer of prism adaptation has sometimes been found to be non-significant (Kitazawa et al., 1997; Martin et al., 1996; Michel et al., 2007), we hypothesized based on several previous studies (Harris, 1963; Cohen, 1967; Cohen, 1973; Taub & Goldberg, 1973; Choe & Welch, 1974; Wallace & Redding, 1979) that interlimb transfer would be observed in the form of an after-effect on the first movement made after prismatic adaptation, without prisms, with the opposite, non-exposed arm. We reasoned that the presence of an after-effect would indicate the presence of interlimb transfer, but also that the direction of the after-effect would allow us to determine whether visuomotor adaptation is encoded in extrinsic or intrinsic coordinates (Criscimagna-Hemminger et al., 2003; Carroll et al., 2014; Stockinger et al., 2015). Specifically, when using prisms displacing the visual field rightward, encoding of

## Article 1

dominant-arm adaptation in extrinsic coordinates (associated with a leftward compensation) would predict a leftward after-effect on the non-dominant arm. In contrast, encoding in intrinsic coordinates (associated with shoulder and elbow abduction for instance) would predict a rightward after-effect. Lastly, because the degree of handedness has been shown to affect motor control and interlimb transfer (Chase & Seidler, 2008; Sainburg, 2014; Lefumat et al., 2015), we tested a mixed set of right- and left-handers in order to provide a general model of interlimb transfer of prism adaptation.

## Methods

### *Participants*

Twenty young adults (thirteen men, seven women, mean age:  $23.5 \pm 2.7$  years) participated in the experiment. None of the participants declared a sensorimotor or a neurological deficit. Participants had normal vision or corrected-to-normal vision with contact lenses. Handedness was assessed with the 10-item version of the Edinburgh inventory (Oldfield, 1971). Eight participants with a laterality quotient (LQ) between -100% and -10% were classified 'left handed' and twelve participants were classified 'right handed' (LQ between +60% to +100%).

Participants gave their written informed consent prior to the study, which was approved by the institutional review board of the Institute of Movement Sciences and was performed in accordance with the standards of the Declaration of Helsinki (1964). Participants were naive to the purpose of the experiment and were informed that they could stop the experiment at any moment.

### *Experimental setup*

Seated participants were asked to reach toward flashed visual targets. On a horizontal board, at waist level, a visuo-tactile landmark (a circular hole of 2 cm in diameter) indicated the starting hand position. Visual targets were red light-emitting diodes (3 mm in diameter). Figure 18 shows that three targets were positioned on a 37-cm radius circular array at 0 deg. (straight-ahead), +20 deg. (to the right) and -20 deg. (to the left) with respect to start position.

For the entire experiment, participants viewed the set-up and their arm binocularly through specific goggles which allowed vision only through the prism lenses (O'Shea et al., 2014). One set of goggles was standard (control) and the other was equipped with Fresnel 3M Press-on plastic lenses (3M Health Care, Specialties Division, St Paul, Minn., USA) as in Martin et al. (1996). The 30-diopter (~17 deg.) lenses were mounted base-left (thus producing a rightward deviation of the visual field).

Infrared active markers were taped to the right and left index fingertips, whose positions were sampled at 350 Hz using an optical motion tracking system (Codamotion cx1 and MiniHub, Charnwood Dynamics Ltd, Leicestershire, UK). The experimenter controlled the tracking system and the presentation of the visual targets from an adjacent room by using a customized software (Docometre) governing a real-time acquisition system (ADwin-Pro, Jäger, Lorsch, Germany).



*Figure 18 : Experimental conditions, illustrated with a right-handed participant. During the PRE-exposure phase, participants reached toward one of three visual targets with the dominant and the non-dominant arms. During the exposure phase, participants reached only toward the central target with the dominant arm while wearing prisms. During the POST-exposure phase, participants reached toward one of three targets with the non-dominant arm and then with the dominant arm. (Color not required for printed version).*

### *Experimental procedure*

At the beginning of each trial, participants had to actively position their specified (left or right) hand at the starting location (Figure 18). They were asked to reach as fast and accurately as possible with their index finger toward the visual target, which was illuminated for 0.3 s. Participants were also instructed to 'reach in one movement' and not to correct their position after their finger contacted the horizontal board. No instructions were given with respect to hand path. 1.6 s after trial onset, a 100-ms tone informed the participant to go back slowly to the starting location. 7.4 s after trial onset, a 600-ms tone signalled to the participant that the trial had ended and that the next trial would start immediately. All participants were familiarized with the task during a preliminary phase.

## Article 1

To assess the interlimb transfer of sensorimotor adaptation, we employed a procedure inspired by DiZio & Lackner (1995) and Martin et al. (1996) in order to compare non-dominant arm performance just before and just after dominant arm performance with prisms. The experimental session consisted of 3 phases, illustrated on Figure 18:

- PRE-exposure phase (baseline): Participants executed 30 reaching movements with the dominant arm (DA) then 30 with the non-dominant arm (NDA) toward one of the three possible targets (10 trials per target for each hand). Trials toward the different targets were presented in a pseudorandom order which was similar for all 20 participants. When the PRE-adaptation phase was over, a 2-min break was given, goggles were removed and the control goggles previously worn by participants were discretely replaced with prismatic glasses. During the break, participants had to keep their eyes closed and stay motionless.
- Prism exposure phase: Participants performed 100 movements with the dominant arm (DA) toward the central target (0 deg.) while wearing the prisms deviating the visual field by ~17 deg. to the right. At the end of this phase, a second 2-min break was given and prisms were replaced with control goggles by the experimenter. During the break, participants kept their eyes closed and stayed motionless.
- POST-exposure phase: Participants first executed 30 reaching movements with the non-exposed non-dominant arm (NDA), and then 30 movements with the dominant arm (DA) (10 trials per target for each hand). For both blocks, the first presented target was the central target (then target order was pseudo-randomised). For the NDA block, the second target presented was the right target and the third target was the left target. For the DA block, the second target presented was the left target and the third target was the right target.

Participants were instructed not to move their opposite arm during or between trials. An infra-red camera allowed continuous monitoring of participant's behaviour. The head was unrestrained because stabilizing the head has been shown to preclude interlimb transfer of prism adaptation (Hamilton, 1964). The Prism exposure phase lasted approximately 20 min, the complete reaching task lasting approximately 45 min.

Because previous work suggested that interlimb transfer depends on the perceived source of motor errors (the credit-assignment issue; Berniker & Kording, 2008), we aimed at directly assessing the assignment of motor errors and determine whether it could influence interlimb transfer. Immediately after the end of the reaching session, participants were asked open questions to determine whether they consciously perceived errors in movement trajectory

during the first trials of the exposure phase. Then we showed a top view of each participant's arm trajectory in the first trial of the exposure phase and asked participants to fill a questionnaire. Participants were thus asked, in a counterbalanced order, 'Did you associate the errors you made early in the exposure phase to external factors?' and 'Did you associate the errors you made in the exposure phase to yourself (e.g., internal factors such as fatigue, inattention...)?'. Participants answered these two questions by placing a mark on a 10-cm scale. The left extremity (0) of the scale indicated 'Do not agree at all' and the other extremity (10) indicated 'Strongly agree'. Finally, participants had to estimate whether errors were mostly associated with 'Internal factors' or 'External factors' by placing a mark on the scale with 'Internal factors' on the left extremity of the scale and 'External factors' on the other extremity.

### *Kinematic data analysis*

Data, which are available upon request, were analysed using Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA). A few trials (0.9%) had to be discarded because they were not properly performed by the participants or were corrupted by noise. Position data from the markers on the right and left index fingertips were low-pass filtered with a dual-pass, no-lag Butterworth (cut-off frequency: 8 Hz; order: 2). Movement onset was defined as the first-time hand velocity reached 3 cm/s and movement offset as the first-time hand velocity dropped below 3 cm/s. Given that prisms mostly influence the direction of arm reaching movements, final movement accuracy was computed as the angle between the vector from the start position to the target position and the vector from the start position to the hand position at movement offset. Initial movement direction was computed as the angle between the vector from the start position to the target position and the vector from the start position to the hand position at peak velocity (Wang & Sainburg, 2003). Since peak velocity occurred around 150 ms after movement onset in the present study, initial direction was considered the most critical dependant variable because it mostly reflects the initial motor plan, before online visual feedback can substantially influence movement direction (Reichenbach et al., 2014; Sarlegna & Mutha, 2015).



## *Statistical analysis*

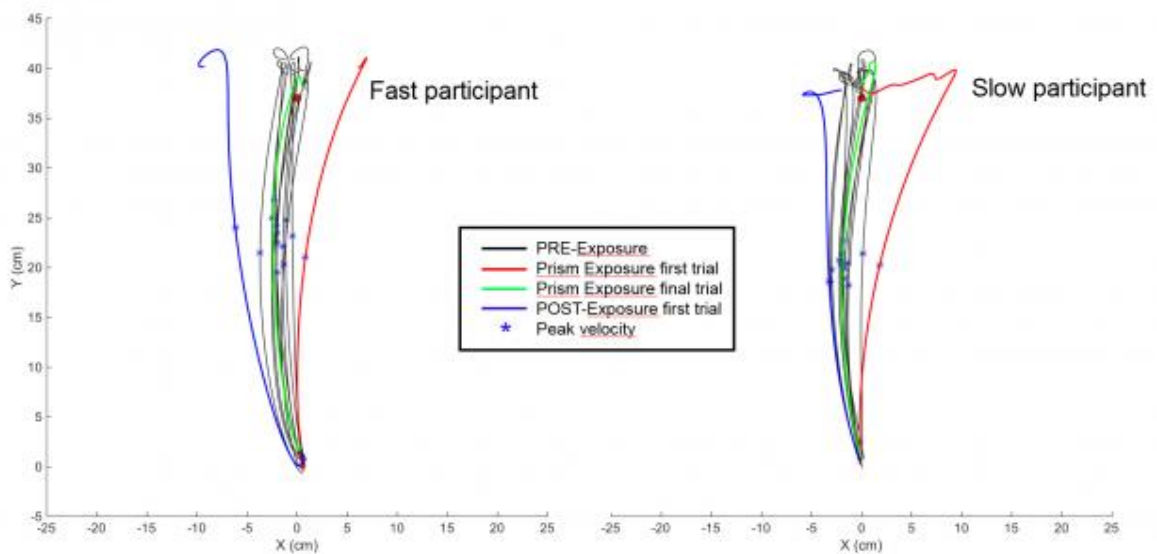
Using Statistica 8 (StatSoft, Tulsa, OK, USA), repeated-measures analyses of variances (ANOVA) and t-tests allowed us to assess the significance of the results. First, to assess adaptation of the DA, the mean data of the 10 movements toward the central target of the PRE-exposure phase (baseline) were compared with i) the first trials and the last trial of the Prism exposure phase (to analyse the effect of the visual perturbation induced by prisms and the adaptation) and ii) the first trial of the POST-exposure phase (to analyse the after-effect). The number of trials to adapt was computed by comparing for each participant a 95% confidence interval of initial direction during the baseline PRE-exposure phase to the initial direction of the first movements made during the Exposure phase. We determined the number of trials which were necessary for initial direction during the Exposure phase to fall back within the baseline's confidence interval. The after-effect value found on the DA of each participant was defined as the initial direction of the 1<sup>st</sup> trial made during the POST-exposure DA phase minus the mean of the initial direction of 10 trials made toward the central target during the PRE-exposure DA phase. We also assessed whether adaptation of DA movements toward the central target generalized across movement directions by comparing the mean data of the PRE-exposure movements toward one of the lateral targets to the value of the first trial in POST-exposure for the corresponding target.

To assess interlimb transfer of DA adaptation to the NDA, we compared the 10 NDA movements toward the central target (0 deg.) of the PRE-exposure phase to the first NDA movement of the POST-exposure phase (toward the central target). The transfer value of each participant was defined as the initial direction of the 1<sup>st</sup> trial made during the POST-exposure NDA phase minus the mean of the initial direction of 10 trials made toward the central target (0 deg.) during the PRE-exposure NDA phase. All data had a normal distribution as verified with the Kolmogorov-Smirnov method. Newman-Keuls tests were used for post-hoc analysis. For all tests, the significance threshold was set at 0.05.

## Results

### *Prismatic adaptation of dominant arm movements*

During the PRE-exposure experimental phase used to determine baseline performance, reaching movements were generally accurate (mean  $\pm$  SD final error= $0.3 \pm 0.5$  deg.) despite their high velocity (mean peak velocity across targets= $3.2 \pm 0.7$  m/s). Most kinematic parameters did not substantially vary across the three phases of the session (PRE-exposure, Prism exposure and POST-exposure) as ANOVAs showed no significant difference across experimental phases (mean peak velocity across targets, arms and conditions= $3.1 \pm 0.8$  m/s,  $F(2,38)=0.1$ ,  $p=0.87$ ,  $\eta^2=0.007$ ; time to peak velocity= $154 \pm 31$  ms,  $F(2,38)=0.13$ ,  $p=0.88$ ,  $\eta^2=0.005$ ; peak acceleration = $43.8 \pm 16.4$  m/s<sup>2</sup>,  $F(2,38)=1.8$ ,  $p=0.19$ ,  $\eta^2=0.08$ ; time to peak acceleration= $86 \pm 32$  ms,  $F(2,38)=1.1$ ,  $p=0.33$ ,  $\eta^2=0.04$ ; movement time= $435 \pm 103$  ms;  $F(2,38)=2.7$ ,  $p=0.08$ ,  $\eta^2=0.12$ ).



*Figure 19 : Prism adaptation, illustrated with a top view of reaching movements with the dominant arm for a fast participant (mean peak velocity across the experiment= $3.9$  m/s) and a slow participant (mean peak velocity across the experiment= $2.1$  m/s). (Color required for printed version).*

## Article 1

When participants had to wear prisms, which deviated the visual field to the right (thus including the seen target which differed from its physical location), movement trajectory of the first trial was deviated to the right. Compared to the fast participants, slower participants had more time to visually compare hand and target positions and to correct for movement errors. This can be seen in Figure 19 which illustrates the motor behavior of two participants with different movement speeds. While all participants saw their hand going rightward with respect to the target, slower participants could adjust the arm trajectory during the course of the movement.

Adaptation was revealed by the reduction, trial after trial, of final errors as well as trajectory errors, which eventually became similar to baseline (Figure 20, grey dots). Only the central target was used during the Prism exposure phase and when only considering movements toward the central target throughout the experiment, a one-way ANOVA [PHASE (PRE-exposure, Prism exposure 1<sup>st</sup> trial, 2<sup>nd</sup> trial, 3<sup>rd</sup> trial, 4<sup>th</sup> trial and 100<sup>th</sup> trial, POST-exposure 1<sup>st</sup> trial)] showed a significant effect of the experimental PHASE on initial movement direction ( $F(6,114)=55.9$ ,  $p=0.0000$ ,  $\eta^2=0.75$ ). Post-hoc comparisons revealed that, as shown in Figure 21A, initial direction was significantly deviated to the right for the first trial of the Prism exposure phase compared to baseline, i.e. to the mean of the 10 movements toward the central target in the PRE-exposure phase; the shift was +12.8 deg. on average across participants. Initial direction of the second and third movements of the Prism exposure phase also differed from baseline, but the initial direction of the fourth trial did not significantly differ from baseline, suggesting that it took about four trials for participants to adapt to the prism perturbation; the average number of trials for movements to fall back within the 95% confidence interval of the baseline was  $4.7 \pm 2.6$  trials.

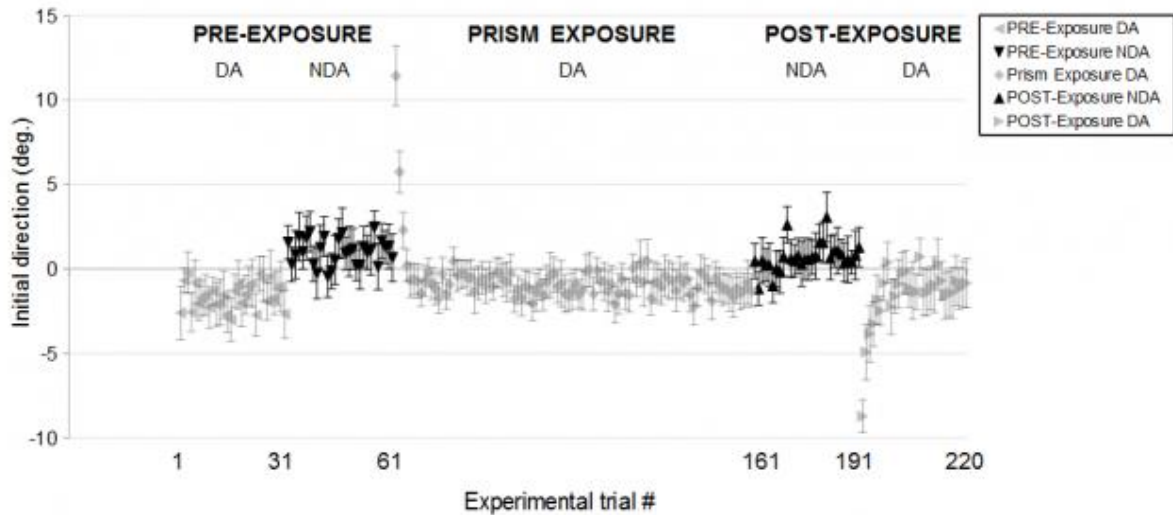


Figure 20 : Prism adaptation, illustrated with initial direction averaged across participants as a function of the experimental conditions. Error bars represent standard errors.

Prisms also influenced final reach accuracy (Figure 21B). This was statistically significant as an ANOVA [PHASE (PRE-exposure, Prism exposure 1<sup>st</sup> trial, 2<sup>nd</sup> trial, 3<sup>rd</sup> trial, 4<sup>th</sup> trial and 100<sup>th</sup> trial, POST-exposure 1<sup>st</sup> trial)] showed an effect of the experimental PHASE on final direction ( $F(6,114)=42.1$ ,  $p=0.0000$ ,  $\eta^2=0.69$ ). Final direction was deviated rightward on the first trial of the Prism exposure phase compared to baseline (the shift was +8.5 deg. on average across participants). This analysis also suggests that adaptation occurred in about 4 trials.

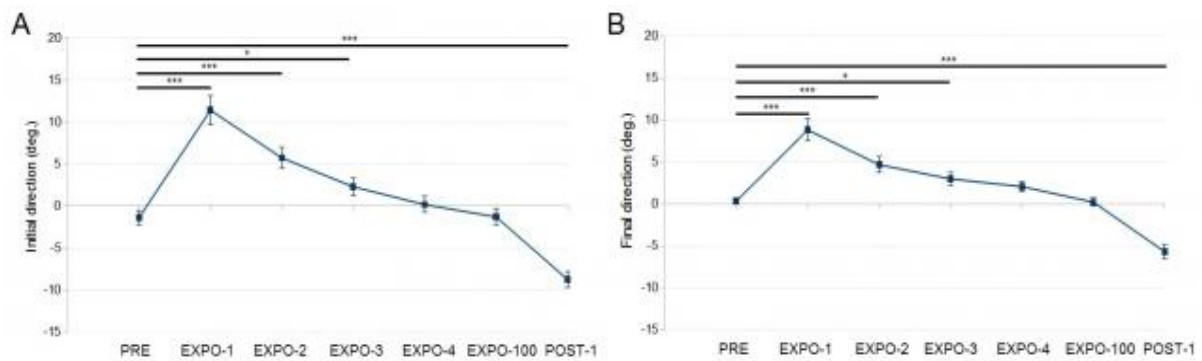


Figure 21 : Prism adaptation, illustrated with initial direction (A) and final direction (B) across experimental trials with the dominant arm. Data points represent the mean of 10 trials toward the central target during PRE-exposure, the 1<sup>st</sup>, 2<sup>nd</sup>, 3<sup>rd</sup>, 4<sup>th</sup> and 100<sup>th</sup> trial of the Prism exposure phase, and the 1<sup>st</sup> trial of the POST-Exposure phase. Error bars represent standard errors. \* $p < 0.05$  \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference. (Color not required for printed version).

After the Prism exposure phase, the rightward-deviating prisms were removed. Figures 19, 20 and 21 show that following the POST-exposure phase testing the non-dominant arm, leftward after-effects were still observed on the dominant arm. Indeed, the first trial during the POST-exposure phase with the dominant arm was deviated to the left compared to the PRE-exposure phase (mean leftward shift in initial direction=7.3 deg.; mean shift in final direction=6.0 deg.). The after-effect was systematic: when assessed for each participant by comparing initial direction in the first trial of POST-exposure to the 95% confidence interval of the baseline trials, the after-effect was significant for every single participant, further reflecting prism adaptation.

While reaching movements were made only toward the central target during the Prism exposure phase, different target directions were tested during the PRE- and the POST-exposure phase to determine whether prism adaptation generalized across movement directions. Figure 22 shows that after-effects were also found for the lateral targets. A t-test showed a significant difference between initial direction of the first DA movement toward the left target during the POST-exposure phase and the mean of the 10 trials made toward the left target during the DA PRE-exposure phase ( $t(20)=3.07$ ;  $p=0.006$ ; Cohen's  $d=0.04$ ; see Figure 22A). An equivalent difference was seen for DA reaches to the right target ( $t(20)=4.18$ ;  $p=0.0005$ ; Cohen's  $d=0.04$ ; see Figure 22B). These findings indicate generalization of prism adaptation across target

directions. Such generalization was also statistically significant when analyzing final direction (for the left target:  $t(20)=7.04$ ;  $p=0.0000$ ; Cohen's  $d=0.15$ ; and for the right target:  $t(20)=3.74$ ;  $p=0.001$ ; Cohen's  $d=0.1$ ).

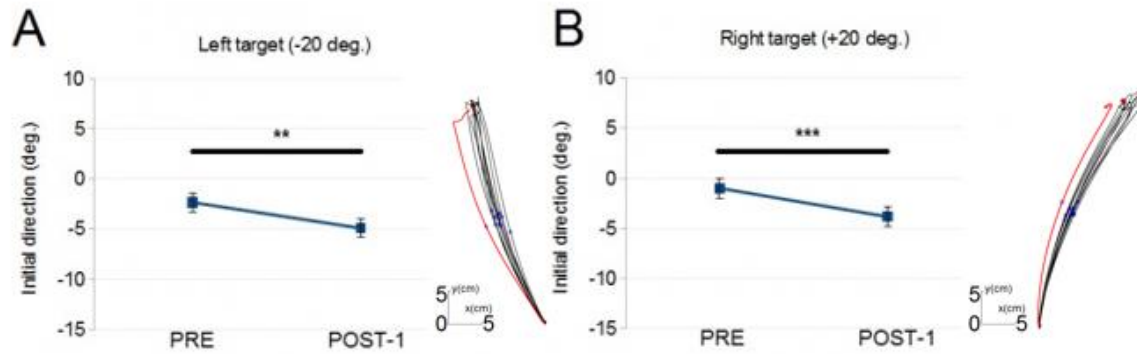
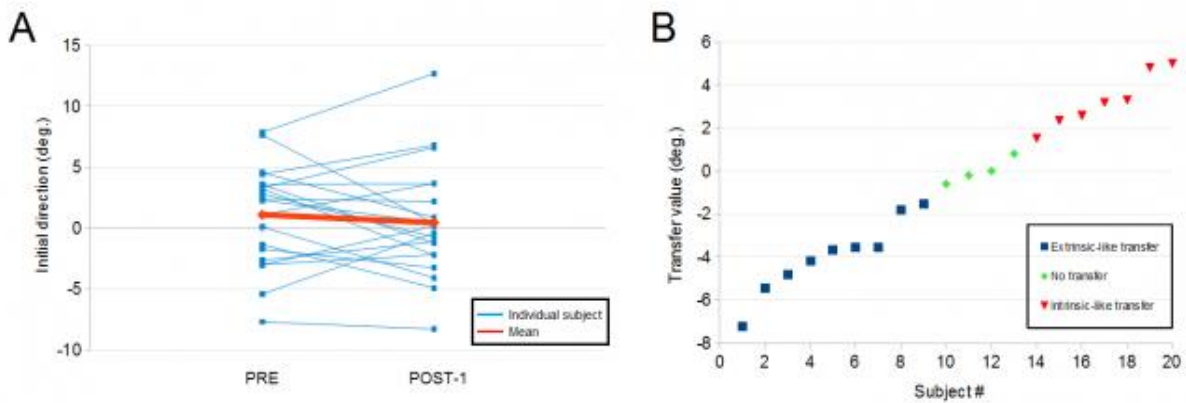


Figure 22 : Generalization of prism adaptation across movement directions, illustrated with initial direction of the dominant arm (DA) toward the left target (A) and right target (B) for the PRE-exposure phase (mean of 10 trials) and the 1<sup>st</sup> trials of the POST-exposure phase toward the corresponding target. Error bars represent standard errors. \*\* $p<0.01$  \*\*\* $p<0.001$ , significant difference. Insets present top views of dominant arm movements during the PRE-exposure phase (black lines) and the first trial of the POST-exposure phase (red line). (Color required for printed version).

#### Heterogeneity of interlimb transfer of prism adaptation

While prism adaptation and its generalization across directions were significant for the dominant arm across the group of 20 participants, there was no evidence of interlimb transfer at the group level (Figure 20, black dots, and Figure 23). A t-test showed no significant difference between initial direction of the first movement (toward the central target) during NDA POST-exposure phase and the mean initial direction of the 10 trials made toward the same target during the NDA PRE-exposure phase ( $t(20)=0.8$ ;  $p=0.43$ ). In line with this finding, t-tests revealed no significant differences in initial direction when comparing the first NDA movement of the POST-exposure toward one of the lateral targets to the corresponding PRE-exposure (Left target:  $t(19)=0.5$ ;  $p=0.63$ ; Right target:  $t(20)=1.0$ ;  $p=0.32$ ). The analysis of final direction resulted in similar findings, i.e., the first NDA movement toward each target did not differ from its respective baseline (Central target:  $t(20)=0.43$ ,  $p=0.68$ ; Left target:  $t(19)=0.45$ ,  $p=0.66$ ; Right target:  $t(20)=0.28$ ,  $p=0.79$ ).



*Figure 23 : A/ Initial direction of each participant with the non-dominant arm (blue lines) across the PRE-exposure phase (mean of 10 trials) and for the 1<sup>st</sup> trial of the POST-exposure phase. The mean initial direction across all participants is in red line. B/ Transfer value (POST-1 – PRE) of each participant. (Color not required for printed version).*

Interlimb transfer was not significant because of large inter-individual differences, as shown in Figures 23A and 23B. To determine whether interlimb transfer was present or not for each participant, we computed a 95% confidence interval from all movements made by each individual during the PRE-exposure of the NDA toward the central target. When the initial direction of the first trial of POST-exposure NDA phase was within the confidence interval, transfer was not considered to be significant. When the initial direction of the first trial of POST-exposure NDA phase was below the lower limit of this confidence interval, transfer was considered as leftward (opposite to the rightward prism shift) and referred to as ‘extrinsic-like’ (Figure 24). In contrast, if it was greater than the upper limit of the confidence interval, transfer was rightward and referred to as ‘intrinsic-like’. This analysis revealed that 9 participants exhibited transfer in the leftward (extrinsic-like) direction, 7 participants exhibited rightward (intrinsic-like) transfer and 4 participants exhibited no transfer: such heterogeneity clearly appears on Figure 23B and Figure 24, which highlights the continuum of interlimb transfer across participants.

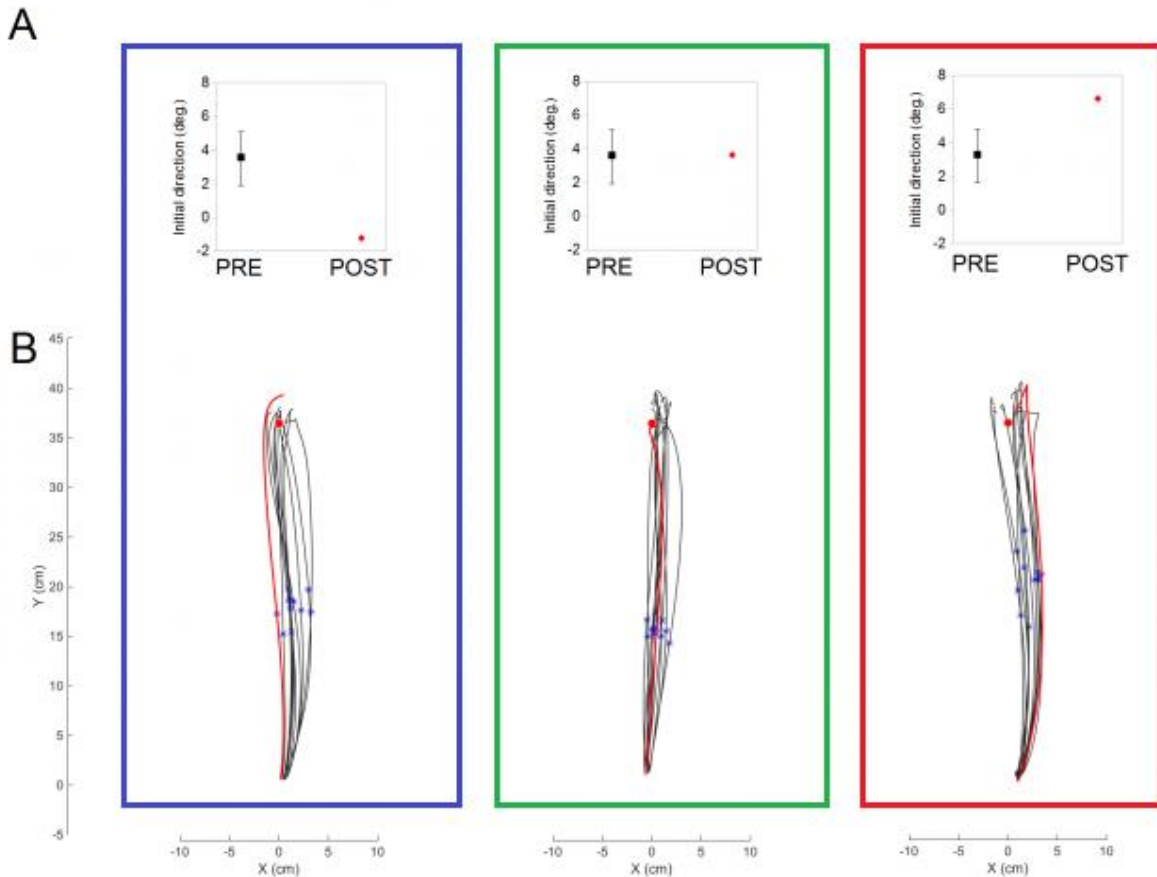


Figure 24 : Examples of interlimb transfer for three participants. A/ 95% Confidence intervals built from PRE-exposure data (black), contrasted with the first trial of the POST-exposure phase (red). B/ Top views of reaching movements with the non-dominant arm during the PRE-exposure phase (black lines) and the first trial of the POST-exposure phase (red line). In the left column, the first POST-exposure trial falls outside the confidence interval and the interlimb transfer is consistent with an ‘extrinsic-like’ movement representation. In the central column, there is no transfer and in the right column, transfer is ‘intrinsic-like’. (Color required for printed version).

#### *Individual kinematic features correlate with the interlimb transfer value and after-effects of sensorimotor adaptation*

We aimed to determine whether individual characteristics of participants could be linked to the magnitude of transfer from the dominant to the non-dominant arm. We first assessed the influence of handedness on sensorimotor adaptation, but no significant correlation was found between handedness and transfer value ( $r=-0.22$ ;  $p=0.35$ ); handedness did not significantly influence or correlate with any measure related to sensorimotor adaptation or transfer. However, it has been suggested that movement variability and velocity could influence sensorimotor adaptation (Kitazawa et al., 1997; Wu et al., 2014; Pekny et al., 2015; Lefumat et al., 2015;



Therrien et al., 2016) and also distinguished the early and late phases of adaptation in terms of underlying mechanisms (Smith et al., 2006; Wolpert et al., 2011). We thus investigated the influence of peak velocity, peak acceleration and variable trajectory errors throughout adaptation or specifically during the early and late phases of Prism exposure (first and last 10 exposure trials). We found that interlimb transfer was correlated with variables typically associated to movement vigor, such as peak acceleration and peak velocity (Mazzoni et al., 2007; Reppert et al., 2018). Figure 25A shows a positive linear correlation between the transfer value and the mean peak acceleration averaged across the Prism exposure phase ( $PA = 0.1 \times \text{transfer value} - 6$ ;  $r=0.52$ ;  $p=0.02$ ). Low peak acceleration reflected a negative transfer value (Figure 25A) and therefore extrinsic transfer while high peak acceleration reflected a positive transfer value and therefore intrinsic transfer. As expected across the Prism exposure phase, peak acceleration was correlated with peak velocity ( $r=0.96$ ;  $p=0.0000$ ). Peak velocity was also positively correlated with the transfer value ( $r=0.48$ ;  $p=0.03$ ).

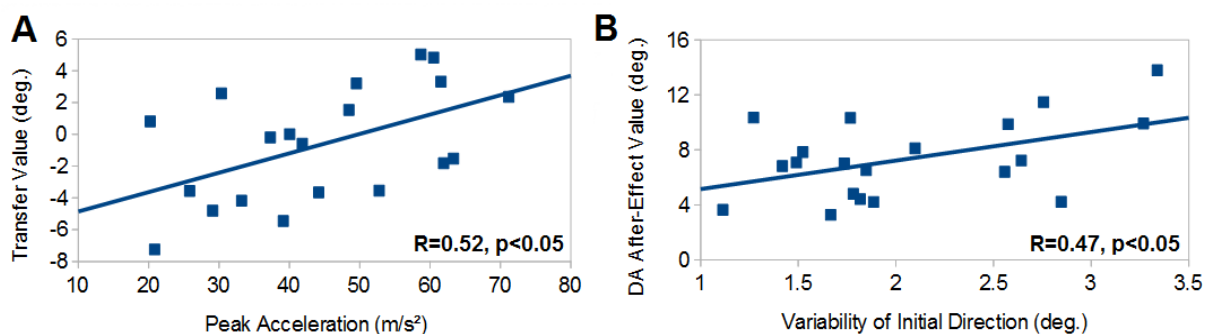


Figure 25 : A/ Correlation between interlimb transfer and mean peak acceleration averaged across the prism exposure phase. B/ Correlation between DA after-effect and variability of initial direction of the ten last trials of the prism exposure phase. (Color not required for printed version).

To examine whether the magnitude of interlimb transfer could be correlated to a combination of kinematic variables measured in early and late exposure phases, we used a multiple regression analysis. A forward-stepwise method (accepting the most powerful predictor first) revealed that variables such as, first, mean peak acceleration during the Prism exposure phase and, second, variability of initial direction at the end of the Prism exposure phase (last 10 trials) could be correlated with the observed transfer value [ $F(2,17)=6.6$ ;  $r^2=0.44$ ; adjusted  $r^2=0.37$ ;  $p=0.007$ ]. The equation of the multiple regression was as follows: transfer

value =  $-11.41 + 0.14 \times \text{PA} + 2.28 \times \text{variability of initial direction}$ , indicating that the greater the peak acceleration, the greater the variability, the greater the transfer value. Low peak acceleration and low variability reflected extrinsic transfer while high peak acceleration and high variability reflected intrinsic transfer. The contributions of peak acceleration ( $p=0.006$ ) and variability ( $p=0.036$ ) were both significant. Adding more kinematic variables increased the percentage of explained variance (which reached 93% with 9 variables for instance, including peak velocity and number of trials to adapt); we only report results with 2 variables for the sake of clarity. Figure 26A shows the relationship between the observed and predicted transfer values based on the equation of the 2-variable multiple regression.

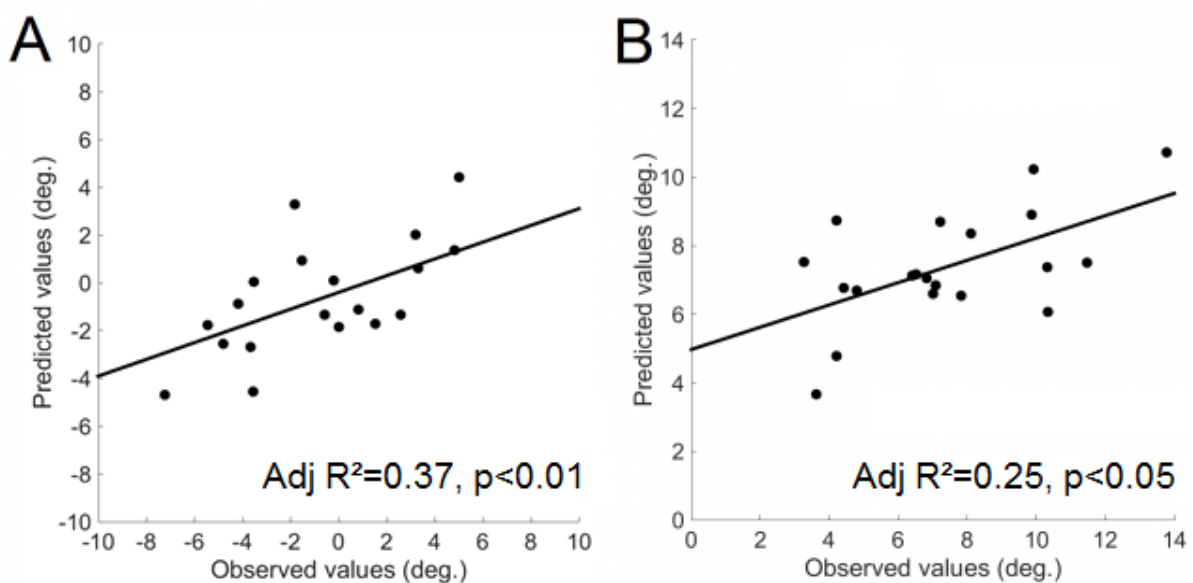


Figure 26 : A/ Observed versus predicted transfer based on a multiple regression with two measures, peak acceleration across the Prism exposure phase and variability of initial direction in the late exposure phase (last 10 trials). B/ Observed versus predicted DA after-effect (absolute value), based on a multiple regression using variability of initial direction in late exposure and number of exposure trials to adapt. (Color not required for printed version).

We investigated a potential link between the transfer value and the after-effect value on the DA, but no significant correlation was found ( $r=-0.37$ ;  $p=0.1$ ). For the following analyses, we used the absolute value of the after-effect for clarity purposes (because all participants were deviated in the same direction during the DA POST-exposure 1<sup>st</sup> trial, so the greater the after-effect value, the more deviated to the left is the participant compared to his/her PRE-exposure phase). We found a positive linear correlation between variability of initial direction during the late exposure phase (last 10 trials) and the after-effect (Figure 25B;  $r=0.47$ ;  $p=0.04$ ). We also

## Article 1

examined whether the magnitude of after-effect found on the DA could be correlated with kinematic data by using a multiple regression analysis, as we did for interlimb transfer. A forward-stepwise multiple regression revealed that late-exposure variability and the number of trials to adapt were the first two variables correlated with the observed after-effect value [ $F(2,17)=4.1$ ;  $r^2=0.32$ ; adjusted  $r^2=0.25$ ;  $p=0.03$ ]. The multiple regression equation was: absolute after-effect value =  $-5.03 + 1.91 \times \text{variability} - 0.35 \times \text{number of trials}$ , indicating that the greater the variability and the fewer trials needed to adapt, the greater the after-effect. Figure 26B shows the relationship between the observed and the predicted after-effect values based on the equation of the multiple regression.

### *Interlimb transfer is not significantly influenced by the awareness of motor errors*

Only one participant answered that he was not consciously aware of the errors made during the beginning of the exposure phase, although his initial direction was shifted by 6.5 deg. compared to his baseline. When asked whether they associated their errors to external factors, participants tended to agree (mean score= $8.0 \pm 2.3$  with 10 indicating 'strongly agree'). When asked whether they associated the errors they made in the exposure phase to themselves, participants tended to disagree (mean score= $2.7 \pm 3.0$ ). When participants had to report whether they assigned trajectory errors to 'internal factors' (0) or 'external factors' (10), they tended to assign their errors to external factors (mean score= $7.8 \pm 2.2$ ). No significant correlation was found between the transfer value and the assignment of errors (all  $r < 0.08$ ; all  $p > 0.51$ ).

With respect to the question 'internal factors' or 'external factors', only 3 of the participants pointed toward 'internal factors' (mean score= $4.1 \pm 0.8$ ). When these 3 participants were asked 'Did you associate the errors you made in the exposure phase to yourself?', all of them agreed (mean score= $7.0 \pm 1.4$ ). These 3 participants did not agree when asked 'Did you associate the errors you made early in the Exposure phase to external factors?' (mean score= $3.4 \pm 0.3$ ). The 17 other participants assigned their trajectory errors to external factors (mean score= $8.4 \pm 1.6$ ). A Mann-Whitney non-parametric test showed that the transfer value did not significantly depend on the assignment of errors (mean of 3 participants reporting 'internal factors' =  $-1.0 \pm 5.1$  deg.; mean of 17 participants reporting 'external factors' =  $-0.6 \pm 3.5$  deg.;  $p=0.71$ ).

## Discussion

We aimed to test the hypothesis that specific features of movements can influence the interlimb transfer of sensorimotor adaptation. We used a well-known visuomotor perturbation (prismatic glasses) to induce sensorimotor adaptation and assessed generalization across directions and interlimb transfer (Harris, 1963; Martin et al., 1996; Kitazawa et al., 1997; Morton & Bastian, 2004; Michel et al., 2007). Prisms have been used to study the process of visuomotor adaptation since the pioneering work of von Helmholtz (1867) and Stratton (1896) and the acquired knowledge has been valuable, for instance for the rehabilitation of strabismus or spatial neglect (Rossetti et al., 1998). For the practical purpose of personalized training (Seidler et al., 2015) as well as for a better understanding of the factors which influence transfer of sensorimotor adaptation, we re-investigated the interlimb transfer of prism adaptation with detailed analyses of movement kinematics for each individual.

### *Generalization of prismatic adaptation across movement directions*

A classical pattern of prism adaptation was observed with the dominant arm: as in previous studies (Redding & Wallace, 1988; Martin et al., 1996; Sarlegna et al., 2007; O'Shea et al., 2014), initial errors due to the prisms were reduced trial-by-trial and when prisms were removed, clear after-effects were observed with the trained limb. Such after-effects were observed after participants reached to the same central target as in the Prism exposure phase. After-effects were also observed on the two other lateral targets, consistent with previous reports of generalization of sensorimotor adaptation across movement directions for prism adaptation (Redding & Wallace, 2006), visuomotor rotations (Ghahramani et al., 1996; Krakauer et al., 2000) and adaptation to force fields (Thoroughman & Shadmehr, 2000; Malfait et al., 2002; Lefumat et al., 2015).

A prismatic perturbation biases all visual inputs, including vision of the environment, the target and the arm, and would seem to facilitate generalization across the workspace or even across tasks or limbs. For instance, generalization of prism adaptation has been previously reported across upper-limb segments in a proximodistal direction (Hay & Brouchon, 1972; see also Krakauer et al., 2006) and from a walking task to a reaching task (Morton & Bastian, 2004). Generalization seems to be often found between tasks involving similar joints (Alexander et al.,

2011) or when adaptation involves higher-order, cognitive processes (Morton & Bastian, 2004; Malfait & Ostry, 2004; McDougle et al., 2016).

### *Interlimb transfer of prismatic adaptation*

To determine whether sensorimotor adaptation is limb specific, a classic test is to determine whether adaptation with one arm influences the opposite arm. As early as 1963, Harris reported that interlimb transfer of prism adaptation was limited. In the present study, interlimb transfer was not significant at the group level and a large heterogeneity across participants was uncovered. This appears to be consistent with the heterogeneity of findings in the literature. At an individual level, we found that for some of the participants (N=4), there was no interlimb transfer of prism adaptation, in line with the overall finding in several previous studies (Kitazawa et al., 1997; Martin et al., 1996; Michel et al., 2007). For other participants (N=9), interlimb transfer was observed in the form of leftward after-effects on the non-dominant arm, which could reflect the leftward compensation of the rightward prism deviation, in extrinsic or visual space (Harris, 1963; Cohen, 1967; Cohen, 1973; Taub & Goldberg, 1973; Choe & Welch, 1974; Wallace & Redding, 1979). However, a second, intrinsic coordinate system can be considered (Criscimagna-Hemminger et al., 2003; Galea et al., 2007; Wiestler et al., 2014; Franklin et al., 2016). Representation in this coordinate system predicts mirror-symmetric interlimb transfer with respect to the sagittal plane. In our study, rightward interlimb transfer was observed in one third of the group (N=7), which may reflect the encoding of sensorimotor adaptation in intrinsic space. This finding was unexpected but is consistent with the work of Kalil and Freedman (1966) which reported a large heterogeneity in interlimb transfer of prism adaptation. In particular, they reported that two out of nine participants exhibited transfer which was consistent with an encoding of prism adaptation in intrinsic coordinates.

One can speculate that behavioral heterogeneity, such as observed in the present study, is related to the heterogeneity of the brain structures (Gazzaniga et al., 1998; ten Donkelaar et al., 2004; Sun et al., 2016) or of the idiosyncratic representations underlying visuomotor and force-field adaptation, as they appear to be encoded in both extrinsic and intrinsic coordinates (Brayanov et al., 2012; Carroll et al., 2014; Wiestler et al., 2014; Berniker et al., 2014; Parmar et al., 2015). The presence in pre-motor and motor areas of both extrinsic-like and intrinsic-like representations (Takei et al., 1999; Takei et al., 2001; Wiestler et al., 2014) may explain why interlimb transfer can be so heterogeneous across studies, even when similar

perturbations are used. Indeed, conflicting findings have been reported for prism adaptation but also for adaptation to new limb dynamics (Criscimagna-Hemminger et al., 2003; Malfait & Ostry, 2004; Galea et al., 2007; Stockinger et al., 2015; Lefumat et al., 2015). Next, we address the issue of whether one can make sense of that heterogeneity.

### *On the correlation between kinematic variables, interlimb transfer and after-effects*

Heterogeneity between individuals is inevitable when considering the idiosyncratic properties of the central nervous system for any given individual (Gazzaniga et al., 1998; Kanai & Rees, 2011). In the present study, a continuum of transfer values was observed. Regression analyses showed that kinematic variables selected during the Prism exposure phase can be correlated with the transfer value of each participant. We found that peak acceleration and peak velocity during prism exposure, as well as variability of initial direction at the end of the exposure phase, were related to interlimb transfer. Mazzoni et al. (2007) as well as Reppert et al. (2018) highlighted how variables related to movement vigor, peak velocity or peak acceleration, for instance, vary across individuals, possibly because of differences in perceived motor cost. Kitazawa et al. (1997) previously highlighted the importance of peak velocity in prism adaptation when they showed that the magnitude of the after-effect depends on the velocity difference between movements during and after the exposure phase (see also Mattar & Ostry, 2010).

In the present study, a higher peak acceleration (and peak velocity) was found for participants who transferred in an intrinsic coordinate system, while a lower peak acceleration corresponded to an extrinsic coordinate system. The influence of movement kinematics on interlimb transfer may be mediated by the attribution of motor errors to different sources, which has been suggested to be key for the pattern of generalization of sensorimotor adaptation (Berniker & Kording, 2008). However, assessing error-attribution is difficult and our questionnaire-based approach failed to reveal a significant link between the source of motor errors and interlimb transfer.

A parsimonious interpretation of these findings is that the way the new sensorimotor mapping was learned during exposure influenced subsequent movements, including those used to assess interlimb transfer. This is consistent with the idea that generalization of sensorimotor adaptation depends on the history of prior actions (Krakauer et al., 2006; Wei & Kording, 2009). An alternative hypothesis is that there is a possible link between the speed/acceleration of a

movement and the nature of its neural representation. This may be related to the idea that faster movements mostly rely on feedforward control, because less time is available to process peripheral sensory feedback during movement execution. Feedforward motor control describes how motor neurons control muscles without using sensory feedback, most likely with signals in an intrinsic, muscle-based coordinate system (Tanaka & Sejnowski, 2013). Slower movements can be controlled with online feedback to adjust the hand path, and the importance of visual feedback in human movement control has been highlighted (Reichenbach et al., 2014; Sarlegna & Mutha, 2015). The fact that visual feedback control relies on the use of signals originally in extrinsic, retina-based coordinates, may be related to the encoding of slower visually-guided movements in extrinsic coordinates. Hence our findings suggest that movement vigor could explain the heterogeneity of interlimb transfer reported in previous prism adaptation studies, in which unfortunately movement speed or acceleration was rarely reported.

Our findings showed that variability of initial direction during the Prism exposure phase was positively correlated with interlimb transfer to the non-dominant arm and to after-effects on the adapted limb. High motor variability reflected intrinsic transfer while low variability reflected extrinsic transfer. Variability is often considered to reflect noise in the nervous system (Faisal et al., 2008) but recent findings highlighted how it can also reflect exploration strategies and may benefit sensorimotor adaptation (Wu et al., 2014; Herzfeld & Shadmehr, 2014; Lefumat et al., 2015; Therrien et al., 2016; Lefumat et al., 2016; but see He et al., 2016). For instance, Lefumat et al. (2015) found that participants who were more variable when adapting to novel limb dynamics showed greater interlimb transfer. Our results on a different type of adaptation (Haith & Vijayakumar, 2009; Sarlegna & Bernier, 2010; Donchin et al., 2012) support and extend the idea that variability of the motor output could influence after-effects on the trained as well as the untrained arm. However, further work is necessary to understand the underlying mechanisms.

Handedness has been shown to affect interlimb transfer (Chase & Seidler, 2008; Lefumat et al., 2015) so we recruited both right- and left-handers to provide a general model of interlimb transfer of prism adaptation. Lefumat et al. (2015) studied a population of 20 strongly right-handed individuals and reported that laterality quotient influenced interlimb transfer of force-field adaptation. In our study, handedness or laterality quotient did not significantly influence interlimb transfer of prism adaptation. However, across right- and left-handers, a small set of movement characteristics such as movement acceleration or variability

## Article 1

during exposure was correlated to interlimb transfer. Now that a few movement characteristics have been identified as related to interlimb transfer, further studies need to be conducted in order to explore a possible causal link between these features and interlimb transfer, for instance by assessing the effect of manipulating movement speed or variability. Alternatively, future work could determine whether a third factor is the key leading to the differences in, and the correlation between, kinematic variables and interlimb transfer. Finally, it should be noted that in the present study, after-effects were systematically found on the dominant arm in the POST-exposure phase that followed thirty non-dominant arm movements with true visual feedback. Thus, the de-adaptation of non-dominant arm movements did not completely wash out adaptation of the dominant arm. This indicates that if there is any interlimb transfer from the non-dominant to the dominant arm, it is not complete.

In conclusion, interlimb transfer resulted for some participants in a directional shift of non-dominant arm movements that was consistent with an encoding of visuomotor adaptation in extrinsic coordinates while, for other participants, interlimb transfer was consistent with an encoding of sensorimotor adaptation in intrinsic coordinates. A detailed kinematic analysis was instrumental to find that individual movement features such as movement acceleration and variability were related to qualitative as well as quantitative aspects of sensorimotor adaptation and its transfer across limbs. Low peak acceleration and low variability displayed during the exposure phase were linked to an extrinsic type of transfer while high peak acceleration and high variability were linked to an intrinsic type of transfer. Overall, these findings on unconstrained movements support the idea that individual movement features could be linked to the way the nervous system learn new motor skills and generalize learning. The study also suggests that the preferred movement characteristics may be related to the preferred coordinate frames of action representations.



## Article 2

### **Proprioceptive loss impairs visually-guided movements of the dominant and non-dominant arms**

Dans notre expérimentation précédente, nous avons montré que des caractéristiques individuelles telles que la vitesse du geste et la variabilité du geste influencent la qualité et la quantité de transfert inter-manuel d'adaptation prismatique. La perturbation prismatique, du fait de la distorsion du champ visuel, provoque une discordance entre les signaux visuels réels et les signaux proprioceptifs réels. Une partie de l'adaptation prismatique pourrait alors provenir de la résolution du conflit émergeant entre les modalités sensorielles visuelles et proprioceptives (Harris, 1965). Afin d'étudier cette hypothèse, nous avons saisi l'opportunité d'étudier le contrôle de l'action chez des participants désafférentés, c'est-à-dire démunis du sens proprioceptif. Cependant, avant d'étudier les mécanismes d'adaptation et de transfert chez les participants désafférentés, nous avons d'abord voulu caractériser leurs mouvements réalisés sans perturbation avec le membre dominant et le membre non-dominant et les comparer à un groupe contrôle. Pour l'étude présentée ci-après, nous avons employé le même dispositif expérimental que dans l'étude 1. Nous avons fait l'hypothèse que la perte de proprioception provoque une réorganisation profonde du mouvement et que des différences seront perceptibles par rapport au groupe contrôle. Nous nous attendons à observer une variabilité de geste et de précision finale plus importante chez les participants désafférentés par rapport aux contrôles. De plus, nous nous attendions également à observer des différences entre les membres dominants et non-dominants chez les participants désafférentés étant donné que le poids de la modalité proprioceptive pour le contrôle du mouvement du membre non-dominant semble plus important que pour le membre dominant (Bagesteiro & Sainburg, 2003).

Proprioceptive loss impairs visually-guided movements  
of the dominant and non-dominant arms

Alix G. Renault<sup>1</sup>, R. Chris Miall<sup>2</sup>, Jonathan Cole<sup>3</sup>,  
Robert L. Sainburg<sup>4</sup>, Jean-Louis Vercher<sup>1</sup> & Fabrice R. Sarlegna<sup>1</sup>

**Submitted to Neuroscience Letters**

<sup>1</sup>Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

<sup>2</sup>School of Psychology, University of Birmingham, Birmingham, UK

<sup>3</sup>Clinical Neurophysiology, Poole Hospital, Poole, and Centre of Postgraduate  
Research and Education, University of Bournemouth, UK

<sup>4</sup>Department of Kinesiology and Neurology, The Pennsylvania State University,  
University Park, USA

**Keywords:** Motor control; Deafferentation; Somatosensory feedback; Upper-limb reaching movements; Lateralization

### **Abstract**

The contribution of proprioception to motor control is well documented and proprioceptive feedback has been suggested to be particularly critical for the non-dominant arm. We assessed this lateralization issue by studying goal-directed, unconstrained movements of the dominant and non-dominant arms in two proprioceptively-deafferented participants and age-matched controls. Visual feedback was continuously available. Compared to controls, both deafferented participants had greater variability of final errors and of trajectory errors, in particular for non-dominant arm movements. Also, temporal organization differed for deafferented participants, with an earlier peak velocity with respect to movement duration. Moreover, their peak velocity was greater than controls for the non-dominant arm. These results suggest that the loss of proprioception leads to substantial motor impairments and profound kinematic reorganization, presumably to optimize the use of visual feedback. Overall, proprioception appears at least as important for the control of the non-dominant arm as for the dominant one.

### Introduction

Sensory information is critical in humans for accurate and efficient movement control (Bagesteiro & Sainburg, 2003; Khan et al., 2006; Izawa & Shadmehr, 2008; Franklin & Wolpert, 2011; Kennedy et al., 2015; Sarlegna & Mutha, 2015). It allows the on-line correction of errors in perception, planning or execution, and also allows the off-line tuning of central representations. In the present study, we address the contribution of proprioception to movement control.

Proprioception can refer to position and movement information of body segments derived by the central nervous system based on signals from the muscles, tendons, joints and skin (Cole, 2016). The contribution of proprioception to motor control is well established. For instance, if someone is reaching toward a target and that the unseen arm trajectory is unexpectedly perturbed, proprioceptive signals can be rapidly used to adjust movement trajectory and eventually reach the target (Bagesteiro & Sainburg, 2003; Crevecoeur et al., 2012). Moreover, altered proprioception by means of vibration can result in movement errors (Redon et al., 1991). Early work on deafferented animals, which had their dorsal roots sectioned, also showed that proprioception is critical for movement coordination (Bernard, 1858; Gilman & Denny-Brown, 1966; Polit & Bizzi, 1979; Gauthier & Ivaldi, 1988). In humans, studies of rare individuals with a sensory neuronopathy (i.e., with a chronic loss of large-fiber afferents, and thus of proprioception) have confirmed that proprioceptive signals are key for the planning and control of muscle commands (Rothwell et al., 1982; Sainburg et al., 1993; Teasdale et al., 1993; Sainburg et al., 1995; Ingram et al., 2000; Messier et al., 2003; Sarlegna et al., 2006; Hermsdörfer et al., 2008).

Most studies on human movement control have focused on the dominant arm, the preferred arm for tasks such as writing or throwing. This may be because dominant arm performance has often been found to be greater than that of the non-dominant arm when considering final accuracy (Carson et al., 1993; Roy et al., 1994) and variability (Elliot et al., 1993). However, non-dominant arm advantages have also been reported (Elliott et al., 1993; Bagesteiro & Sainburg, 2003; Wang & Sainburg, 2007), suggesting that both arms are specialized for different aspects of task performance and thus rely on different neural mechanisms. Bagesteiro & Sainburg (2003) specifically investigated how proprioceptive

## Article 2

information is used to compensate for unexpected loads. Adding a 2 kg-mass on the unseen reaching arm in “surprise” trials led to substantial trajectory deviations. Load-compensatory responses were observed within ~100 ms. Such proprioceptively-mediated corrections were more effective for the non-dominant arm, as final accuracy was better than that of the dominant arm. This indicated that proprioceptive feedback control mechanisms differ between limbs and may suggest that control of the non-dominant arm relies more on proprioception than that of the dominant arm.

To our knowledge, there is no detailed account of the control of non-dominant arm reaching movements in deafferented individuals. We had the opportunity to work with two well-characterized deafferented individuals who have strong hand preference. Considering previous work on visually-guided arm reaching (Ghez et al., 1995; Sarlegna et al., 2010), we expected that deafferented individuals’ unconstrained movements would be more variable than those of age-matched controls. Based on studies suggesting more effective proprioceptive-feedback mechanisms for the non-dominant arm (Bagesteiro & Sainburg, 2003; Sainburg & Schaefer, 2004; Goble & Brown, 2010) and more effective planning and visual-feedback mechanisms for the dominant arm (Flowers, 1975; Sainburg, 2005), we hypothesized that for the deafferented individuals, errors would be greater for movements of the non-dominant arm compared to the dominant arm. As proprioception plays a crucial role in interjoint coordination (Sainburg et al., 1995), a reaching task with different movement directions was designed to elicit different requirements of interjoint coordination (Sainburg et al., 1993; Gribble & Ostry, 1999). We hypothesized that the greatest errors would be observed when deafferented individuals reached with their non-dominant arm toward a target requiring substantial shoulder and elbow motion.

### Methods

#### *Participants*

Two deafferented individuals (GL, a 67-year-old woman; IW, a 62-year-old man) and seven adults (four men, age=68±11 years) gave their written informed consent prior to the study, which was approved by the institutional review board of the Institute of Movement Sciences and performed in accordance with the standards of the Declaration of Helsinki (1964). All participants had normal or corrected-to-normal vision. They were naive to the purpose of the experiment.

A case-group comparison (Michael, 2007) showed no significant difference in age between either deafferented participant and the control participants ( $Q'=0.22$ ;  $p>0.05$  for GL;  $Q'=-1.45$ ;  $p>0.05$  for IW). None of the controls declared any sensorimotor or neurological deficit. To summarize the well-known cases of GL and IW (Cole & Paillard, 1995; Yousif et al., 2015; Lefumat et al., 2016; Miall et al., 2018), they developed an acute sensory neuronopathy when they were 31 and 19 years old, respectively, which resulted in the specific loss of large-diameter, myelinated afferents. They thus have lost all somatosensory modalities (kinesthesia, tendon reflexes, touch, vibration, and pressure), i.e., position and movement sense of all body parts, from nose down for GL for 35 years and from neck down for IW for 43 years. These patient's deficits in upper-limb position and movement sense have been well described recently (Yousif et al., 2015; Miall et al., 2018). Laterality Quotient (LQ) was assessed (Oldfield, 1971, Appendix A) for GL (+100%, right-handed) and IW (-100%). All controls were right-handed ( $80\%<LQ<100\%$ ).

#### *Set-up*

Seated participants faced a horizontal board on which a landmark indicated the starting hand position. Three visual targets (red light-emitting diodes, diameter: 3 mm) were positioned on a 37-cm radius circular array at 0 deg., +20 deg., and -20 deg. The position of infrared active markers, taped to the right and left index fingertips, was sampled at 350 Hz using an optical motion tracker (Codamotion cx1, Charnwood Dynamics Ltd, Leicestershire, UK) and a real-time acquisition system (ADwin-Pro, Jäger, Lorsch, Germany).

## Article 2

### *Procedure*

Participants had a preliminary, familiarization phase, then performed two sessions of 30 reaching movements toward one of three targets (presented in a pseudorandom order, which was similar for all participants), first with the Dominant Arm (DA) then the Non-Dominant Arm (NDA), resulting in 10 trials per target for each arm (Figure 27). The target was either Midline (on body midline), Contralateral (across body midline) or Ipsilateral.

To start each trial, participants actively positioned their hand at the starting location. They had to reach as fast and accurately as possible to the target, illuminated for 0.3 s. Participants were also instructed to 'reach in one movement'. Full vision was always available. No instructions were given with respect to hand path. 1.6 s after trial onset, a 100-ms tone informed the participant to go back slowly to the starting location. 7.4 s after trial onset, a 600-ms tone signalled trial termination.

### *Data analysis*

Kinematic data, available upon request, were analysed using Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA). A few trials (2.3%) were discarded, mainly because of participant's inattention or noise. Position data were low-pass filtered with a second-order, no-lag Butterworth (cut-off frequency: 8Hz). Movement onset/offset was defined when hand velocity first reached/dropped below 3 cm/s (Lefumat et al., 2016). Final error was computed as the distance between the position at movement offset and the target position. Initial movement direction was computed as the angle between the vector from the start position to the target position and the vector from the start position to the hand position at 150 ms after movement onset.

For all statistical tests, the significance threshold was 0.05. All data had a normal distribution as verified with the Kolmogorov-Smirnov method available in Statistica 8 (StatSoft, Tulsa, OK, USA). This software was also used to perform repeated-measures analyses of variances with the factors Arm (Dominant, Non-dominant) x Target (Contralateral, Midline, Ipsilateral) on the controls' data. Newman-Keuls tests were used for post-hoc analysis.

## Article 2

Several statistical tests can be used to compare the performance of a single case to that of a control group. The Q' test (Michael, 2007) was selected because, in addition to the case-group comparison, it allows studying main and interaction effects in a 2xN experimental design. To do so, each deafferented participant's mean value was transformed in a z score based on the mean and standard deviation of the controls' values.

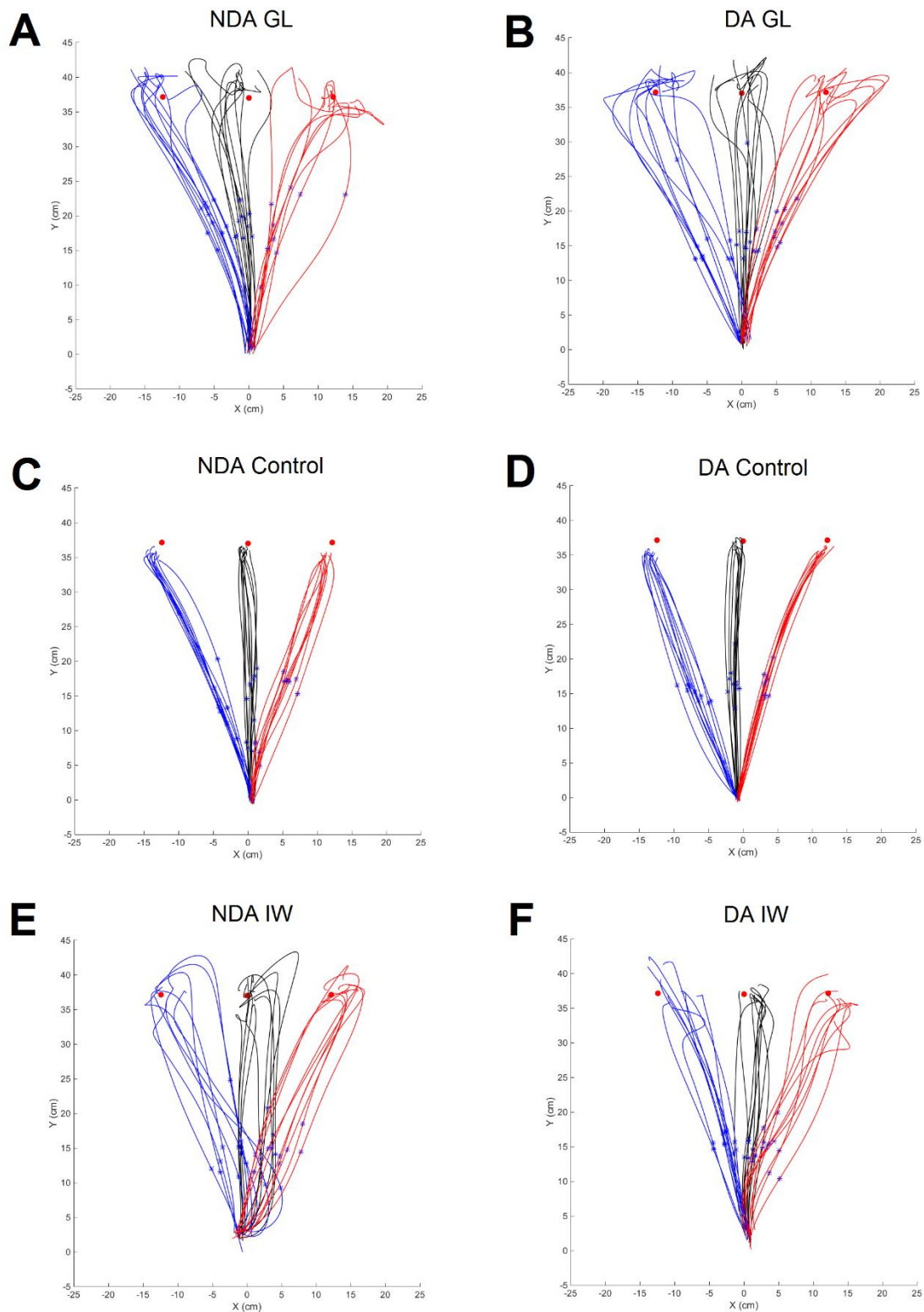


## Results

Figure 27 shows that movement trajectory was straight and stereotyped for controls while movement trajectory was more variable for the deafferented individuals, with characteristic hooks which have been already described and discussed (Sarlegna et al., 2010; Youssif et al., 2015; Lefumat et al., 2016; Miall et al., 2018). Several kinematic measures were analysed to determine the significance of proprioceptive loss on spatial, final and trajectory errors as well as temporal movement organization.

### *Final errors*

Errors at movement offset reflect feedforward and sensory feedback mechanisms. Controls' data were first analysed to assess the influence of Arm dominance and Target position on final errors. A 2x3 ANOVA [Arm (DA, NDA) x Target (Contralateral, Midline, Ipsilateral)] showed no significant Arm effect ( $F(1,6)=0.8$ ;  $p=0.41$ ). Post-hoc analysis of the Target main effect ( $F(2,12)=7.2$ ;  $p<0.01$ ) revealed that final errors were greater for the Midline ( $0.99\pm 0.29$  cm) compared to the Contralateral ( $0.73\pm 0.26$  cm) and the Ipsilateral target ( $0.68\pm 0.23$  cm). Decomposition of the interaction ( $F(2,12)=13$ ;  $p<0.01$ ) revealed that final errors in the Contralateral condition were greater with the DA ( $0.96\pm 0.49$  cm) compared to the NDA ( $0.51\pm 0.15$  cm) while for the Ipsilateral condition, final errors were greater with the NDA ( $0.83\pm 0.34$  cm) compared to the DA ( $0.53\pm 0.27$  cm). For the Midline condition, final errors did not significantly differ between DA ( $1.12\pm 0.37$  cm) and NDA ( $0.87\pm 0.39$  cm).



*Figure 27 : Top-view of dominant and non-dominant hand paths toward three visual targets (red dots) for proprioceptively-deafferented participant GL (A-B), a representative control (C-D) and IW (E-F). Blue hand paths represent movements toward the left target, black hand paths are for the central target, and red hand paths are for the right target. Start position was at (0;0) for all participants. Blue stars indicate the moment of peak velocity during the reach.*

## Article 2

Figure 28A shows all case-group comparisons: these revealed that GL's final errors were greater than controls' in all conditions (all  $Q' > 2.32$ ; all  $p < 0.05$ ). The  $Q'$  test showed that GL's pattern of results did not significantly differ from that of controls when considering the influence of Arm ( $Q'(1) = 1.77$ ;  $p = 0.18$ ) and the interaction ( $Q'(2) = 4.26$ ;  $p = 0.12$ ). The  $Q'$  test showed a Target effect ( $Q'(2) = 37.53$ ;  $p < 0.001$ ) which revealed that GL's pattern differed from control's pattern when considering Contralateral and Midline ( $\psi = 4.88$ ;  $p < 0.001$ ) but also Contralateral and Ipsilateral ( $\psi = 8.29$ ;  $p < 0.001$ ) conditions. This reflected the finding that GL's final error decreased from Contralateral to Midline while it significantly increased for controls. Also, GL's final errors decreased from Contralateral to Ipsilateral while it did not significantly differ for controls.

Case-group comparisons revealed that IW's final errors were significantly greater than that of controls in four conditions: DA/Contralateral, DA/Ipsilateral, NDA/Contralateral and NDA/Ipsilateral (each  $Q' > 3.17$ ; each  $p < 0.001$ ). A  $Q'$  test showed no significant Arm effect ( $Q'(1) = 1.83$ ;  $p = 0.18$ ) and no significant interaction ( $Q'(2) = 2.54$ ;  $p = 0.28$ ). The Target effect ( $Q'(2) = 29.47$ ;  $p < 0.001$ ) revealed that IW's pattern differed from control's when considering Contralateral and Midline ( $\psi = 3.58$ ;  $p < 0.01$ ) but also Midline and Ipsilateral ( $\psi = 7.25$ ;  $p < 0.001$ ). This reflected the finding that IW's final errors decreased from Contralateral to Midline while it significantly increased for controls. Also, IW's final errors increased from Midline to Ipsilateral while it significantly decreased for controls. To summarize, final errors were larger for deafferented participants compared to controls in most experimental conditions.

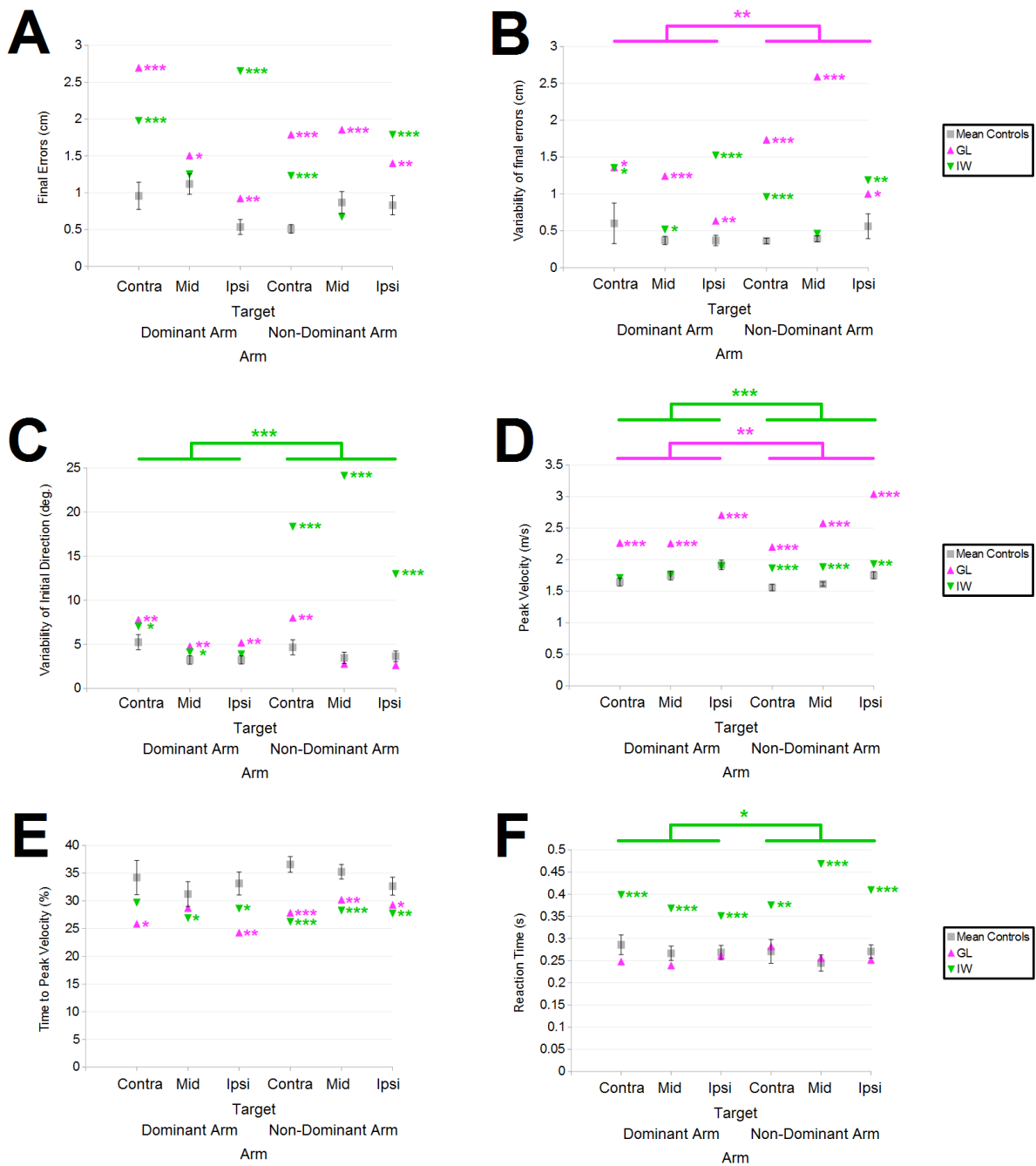


Figure 28 : Mean data for controls (grey) and deafferented participants across Arms and Targets. (A) Mean final errors. (B) Mean variability of final errors. (C) Mean variability of movement direction 150 ms after movement onset. (D) Mean peak velocity. (E) Mean time to peak velocity relative to movement time. (F) Mean reaction time. Error bars represent standard errors of the controls' mean. Significant case-group comparisons are illustrated with magenta stars for GL and green stars for IW. Significant Q' effect of Arm factor is illustrated with magenta bars for GL and green bars for IW. \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference.

*Variability of final errors*

Figure 27 qualitatively shows that the hand paths of both deafferented individuals were more variable compared to controls, and this was statistically significant when analysing variability of final errors (Figure 28B). A 2x3 ANOVA on controls' variability (standard deviation) of final errors ( $0.44 \pm 0.26$  cm) showed no significant effect of Arm ( $F(1,6)=0.01$ ;  $p=0.92$ ), Target ( $F(2,12)=0.8$ ;  $p=0.47$ ) and no significant interaction ( $F(2,12)=1.3$ ;  $p=0.31$ ).

Case-group comparisons revealed that GL's variability of final errors was greater than that of controls in all conditions (each  $Q' > 2.24$ ; each  $p < 0.05$ ). A Q' test showed that GL's pattern significantly differed from controls' when considering the influence of Arm ( $Q'(1)=9.42$ ;  $p < 0.01$ ), Target ( $Q'(2)=18.21$ ;  $p < 0.001$ ) and the interaction ( $Q'(2)=10$ ;  $p < 0.01$ ). GL's variability of final errors increased from the DA to the NDA while it did not significantly differ for controls. The interaction revealed a decreased variability for GL from the NDA/Contralateral to the NDA/Ipsilateral condition ( $\psi=5.99$ ;  $p < 0.001$ ) and also a decreased variability for GL from the NDA/Midline to the NDA/Ipsilateral condition ( $\psi=5.99$ ;  $p < 0.001$ ) while there was no significant difference for controls. For GL, the striking result was the significantly-increased variability in each experimental condition compared to controls, the NDA being even more variable than the DA.

IW's variability of final errors was also greater than that of the control group in all conditions except NDA/Midline (each  $Q' > 2.22$ ; each  $p < 0.05$ ). A Q' test showed no significant Arm effect ( $Q'(1)=0.56$ ;  $p=0.45$ ) and no significant interaction ( $Q'(2)=4.75$ ;  $p=0.09$ ). The Target effect ( $Q'(2)=29.96$ ;  $p < 0.001$ ) revealed distinct patterns between IW and controls for Contralateral and Midline ( $\psi=4.91$ ;  $p < 0.001$ ), and for Midline and Ipsilateral targets ( $\psi=6.66$ ;  $p < 0.001$ ). These results stemmed from the fact that IW was less variable for the Midline target compared to other targets, while controls' variability did not significantly vary across Target conditions. To summarize, we found that both proprioceptively-deafferented participants had, compared to controls, an increased variability in final errors.

### *Variability of initial movement direction*

The variability of movement direction was assessed 150 ms after movement onset because, at this moment, visual feedback had a limited impact if any on the movement trajectory of our older adults (Sarlegna & Mutha, 2015; Lefumat et al., 2016). Such measure of trajectory errors thus mostly reflects feedforward processes, and Figure 27 suggests that trajectories were more variable, for both arms, when reaching toward a contralateral target compared to an ipsilateral target. A 2x3 ANOVA on controls' data showed no significant effect of Arm ( $F(1,6)=0.003$ ;  $p=0.96$ ), no significant interaction ( $F(2,12)=0.6$ ;  $p=0.58$ ), but a significant Target effect ( $F(2,12)=3.9$ ;  $p<0.05$ ) which revealed that initial direction was more variable for the Contralateral ( $4.9\pm 1.6$  deg.) than the Ipsilateral target ( $3.4\pm 1.2$  deg.).

Case-group comparisons revealed that GL's variability of initial direction was greater than that of controls in DA/Contralateral, DA/Midline, DA/Ipsilateral and NDA/Contralateral conditions (each  $Q'>2.43$ ; each  $p<0.01$ ; see Figure 28C). A  $Q'$  test showed no significant Arm effect ( $Q'(1)=3.78$ ;  $p>0.05$ ). There was a target effect ( $Q'(2)=6.01$ ;  $p<0.05$ ) and the interaction ( $Q'(2)=8.57$ ;  $p<0.05$ ) revealed that errors increased more for GL compared to controls between NDA/Midline and NDA/Contralateral ( $\psi=3.95$ ;  $p<0.001$ ) and between NDA/Ipsilateral and NDA/Contralateral ( $\psi=4.37$ ;  $p<0.001$ ). This indicates that the effect of Target position, and thus of interjoint coordination, was greater for the NDA of GL with respect to controls.

IW's variability of initial direction was greater than controls' in DA/Contralateral, DA/Midline and in all NDA conditions (each  $Q'>1.73$ ; each  $p<0.05$ ). A  $Q'$  test showed a significant Arm effect ( $Q'(1)=55.46$ ;  $p<0.001$ ), as IW was more variable with his NDA compared to his DA with respect to controls. No significant Target effect ( $Q'(2)=0.26$ ;  $p=0.88$ ) and no significant interaction ( $Q'(2)=0.85$ ;  $p=0.65$ ) was found. To summarize, we found that, compared to controls, GL and IW had a greater variability in initial direction in most conditions, at least those with movements toward the Contralateral target. Also, IW had an increased variability of initial direction with his NDA compared to his DA.

### *Peak velocity*

Arm velocity is an important variable for movement control and accuracy. Peak velocity occurred, on average, 185 ms after movement onset for controls (mean=159 ms for IW, 148 ms for GL) and thus mostly reflected feedforward mechanisms for the older adults tested in the present study. A 2x3 ANOVA on controls' peak velocity ( $1.7\pm 0.1$  m/s) showed a Target effect

## Article 2

( $F(2,12)=32$ ;  $p<0.001$ ). Post-hoc analysis showed that peak velocity was greater for the Ipsilateral ( $1.8\pm 0.1$  m/s) compared to the Midline ( $1.7\pm 0.1$  m/s;  $p<0.001$ ) and to the Contralateral target ( $1.6\pm 0.1$  m/s;  $p<0.001$ ). Also, peak velocity was greater for the Midline compared to the Contralateral target ( $p<0.05$ ). No significant Arm effect ( $F(1,6)=4.7$ ;  $p=0.07$ ) and no significant interaction ( $F(2,12)=2$ ;  $p=0.18$ ) were found.

Case-group comparisons revealed that GL's peak velocity was greater than controls' in all conditions (each  $Q'>3.27$ ; each  $p<0.001$ ). A  $Q'$  test showed an Arm effect ( $Q'(1)=8.33$ ;  $p<0.01$ ), indicating that GL's peak velocity increased from DA to NDA in contrast to the similar controls' peak velocity across arms. There was a Target effect ( $Q'(2)=12.78$ ;  $p=0.01$ ) and an interaction ( $Q'(2)=16.6$ ;  $p<0.001$ ), which indicated that with respect to controls, GL's peak velocity increased more from NDA/Contralateral to NDA/Midline ( $\psi=5.38$ ;  $p<0.001$ ) and to NDA/Ipsilateral condition ( $\psi=5.82$ ;  $p<0.001$ ).

Case-group comparisons revealed that IW's peak velocity was greater than controls' in NDA/Contralateral ( $Q'=3.21$ ;  $p<0.001$ ), NDA/Midline ( $Q'=3.29$ ;  $p<0.001$ ) and NDA/Ipsilateral conditions ( $Q'=2.54$ ;  $p<0.01$ ). A  $Q'$  test showed an Arm effect ( $Q'(1)=11.43$ ;  $p<0.001$ ), indicating that IW's peak velocity increased from DA to NDA in contrast to controls. There was no significant Target effect ( $Q'(2)=1.27$ ;  $p=0.53$ ) and no significant interaction ( $Q'(2)=1.13$ ;  $p=0.57$ ). To summarize, we found that, compared to controls, peak velocity increased for GL's both arms and for IW's NDA.

### *Time to peak velocity relative to movement time*

Movement time was similar for controls (mean=553 ms), GL (mean=540 ms) and IW (mean=572 ms). However, movement temporal organization, which is reflected by the relative time to peak velocity, substantially differed between controls and deafferented individuals (Figure 28E). First, a 2x3 ANOVA on controls' time to peak velocity ( $34\pm 4$  %) showed no significant main effect of Arm ( $F(1,6)=1.9$ ;  $p=0.22$ ), Target ( $F(2,12)=2.2$ ;  $p=0.15$ ) and no significant interaction ( $F(2,12)=1.2$ ;  $p=0.32$ ).

Case-group comparisons revealed that the relative time to peak velocity was shorter for GL than for controls in DA/Contralateral, DA/Ipsilateral, and all NDA conditions (each  $Q'<1.9$ ; each  $p<0.05$ ). A  $Q'$  test showed no significant Arm ( $Q'(1)=0.12$ ;  $p=0.73$ ), Target ( $Q'(2)=3.58$ ;  $p=0.17$ ) and interaction effect ( $Q'(2)=5.14$ ;  $p=0.08$ ).

## Article 2

IW's relative time to peak velocity was also shorter than controls' in 5 out of 6 conditions: DA/Midline, DA/Ipsilateral, and all NDA conditions (each  $Q' < -1.77$ ; each  $p < 0.05$ ). A  $Q'$  test showed no significant effect of Arm ( $Q'(1) = 1.72$ ;  $p = 0.19$ ), Target ( $Q'(2) = 1.73$ ;  $p = 0.42$ ), and no significant interaction ( $Q'(2) = 2.35$ ;  $p = 0.31$ ). To summarize, relative time to peak velocity was shorter in deafferented compared to control individuals in almost all conditions, reflecting substantial differences in the temporal organization of reaching movements.

### *Reaction time*

Figure 28F shows that reaction time was similar for GL and controls, while IW had a greater reaction time. A 2x3 ANOVA on controls' reaction time ( $268 \pm 45$  ms) showed no significant main effect of Arm ( $F(1,6) = 3.2$ ;  $p = 0.13$ ), Target ( $F(2,12) = 1.4$ ;  $p = 0.27$ ) and no significant interaction ( $F(2,12) = 1.1$ ;  $p = 0.35$ ).

Case-group comparisons showed that GL's reaction time did not significantly differ from controls' in any condition (each  $p > 0.05$ ). A  $Q'$  test showed that GL's pattern of results did not significantly differ from controls' when considering the influence of Arm ( $Q'(1) = 0.93$ ;  $p = 0.33$ ), Target ( $Q'(2) = 0.05$ ;  $p = 0.98$ ) and their interaction ( $Q'(2) = 2.76$ ;  $p = 0.25$ ).

IW's reaction time was greater than controls' in all conditions (each  $Q' > 2.83$ ; each  $p < 0.01$ ). A  $Q'$  test showed an Arm effect ( $Q'(1) = 5.1$ ;  $p < 0.05$ ) as IW's reaction time increased from DA to NDA in contrast to controls. No significant Target effect was found ( $Q'(2) = 2.06$ ;  $p = 0.36$ ) but an interaction ( $Q'(2) = 7.33$ ;  $p < 0.05$ ) showed that the long reaction time of IW in NDA/Midline condition resulted in a variation of reaction time between NDA/Contralateral and NDA/Midline conditions while reaction time was similar across conditions for controls ( $\psi = 3.4$ ;  $p < 0.01$ ). To summarize, compared to controls, GL had a similar reaction time while IW had an increased reaction time in all conditions, in particular with his NDA.



### Discussion

The two proprioceptively-deafferented participants could reach toward targets but, compared to controls, their final errors were often greater and more variable with both arms, extending previous work on the dominant arm (Rothwell et al., 1982; Sainburg et al., 1993; Teasdale et al., 1993; Messier et al., 2003; Sarlegna et al., 2006; Hermsdörfer et al., 2008). These results confirm that proprioception is an important sensory modality to perform precise, stereotyped movements and that, years after a severe proprioceptive loss, visual feedback is not sufficient to allow normal motor performance (Sainburg et al., 1993; Teasdale et al., 1993; Sarlegna et al., 2010).

When considering the issue of lateralization, we found that, with respect to controls, one deafferented individual (IW) was more variable in terms of initial direction and had a longer reaction time with his NDA compared to his DA. GL was more variable in terms of final errors with her NDA. These results indicate superior DA motor performance (Elliott et al., 1993; Roy et al., 1994; Wang & Sainburg, 2007) and may indicate that proprioceptive loss is more critical for the NDA, consistent with the hypothesis that the NDA relies more on proprioceptive feedback than the DA (Bagesteiro & Sainburg, 2003; Sainburg & Schaefer, 2004; Goble & Brown, 2010). The two deafferented participants tested here were, based on their report, strongly lateralized before they became deafferented during adulthood, and remained strongly lateralized after the proprioceptive loss. Since interlimb differences in motor control mechanisms are well known in young adults (Carson et al., 1993; Elliott et al., 1993; Roy et al., 1994; Wang & Sainburg, 2007), our findings suggest that interlimb differences may persist decades after the loss of proprioception.

Proprioception has been shown to be particularly important for movements requiring substantial shoulder and elbow coordination (Polit & Bizzi, 1979; Sainburg et al., 1993; Sainburg et al., 1995; Ingram et al., 2000; Messier et al., 2003). For such movements tested in the present study, initial movement direction was more variable in both deafferented participants compared to controls, indicating impairments in the feedforward control of movement direction. These impairments were greater for the non-dominant arm of one deafferented participant (IW), providing some support to the idea that that proprioceptive feedback is key to update the internal model of limb dynamics and to compensate for a sub-

## Article 2

optimal movement planning (Flowers, 1975; Sainburg & Schaefer, 2004) in particular for the non-dominant arm.

The loss of proprioception led to substantial and systematic differences in kinematic aspects between deafferented and control participants. Both deafferented participants had a higher peak velocity than controls with the NDA (with the DA too for GL), despite similar instructions and similar movement times. This has been previously observed (Ingram et al., 2000; Miall et al., 2018) and may reflect a strategy of getting close to the target faster than normal. This appears to be consistent with the finding of Messier et al. (2003) that deafferentation is more problematic for slow compared to fast reaching movements. The increase in peak velocity, observed here in particular with the NDA, was associated with a systematically-reduced relative time to peak velocity compared to controls. This might reflect a reorganization of the kinematic plan to benefit more from visual feedback during a longer deceleration phase in the absence of proprioception.

IW repeatedly acknowledged relying a lot on cognitive strategies to move and choosing cautiousness over haste. These comments are consistent with his increased reaction time in all conditions, even more so for his NDA. This result, in addition to those relative to movement errors and kinematics, seems to pinpoint the profound effect of proprioceptive loss on movement performance and to highlight the role of proprioception for movement control, which seems at least as important for the non-dominant arm compared to the dominant arm.

## Article 3

### **Does the loss of proprioception result in advantages or deficits in arm motor control when wearing prisms? Implications for movement planning and adaptation**

Dans notre expérimentation précédente, nous avons analysé les mouvements réalisés sans perturbation avec les membres dominants et non-dominants chez des participants désafférentés et contrôles. Les participants désafférentés sont plus variables et moins précis que les contrôles. De plus, leur geste est également totalement réorganisé avec un pic de vitesse plus important par rapport aux contrôles pour un temps de mouvement similaire. Une fois les mouvements réalisés durant une phase de PRE-Adaptation caractérisés, nous avons étudié l'impact de la perte de proprioception sur l'adaptation prismatique et son transfert inter-membre. Pour l'étude présentée ci-après, nous avons employé le même protocole et le même dispositif expérimental que dans l'étude 1. Etant donné qu'une partie de l'adaptation prismatique pourrait provenir au moins pour partie de la résolution du conflit émergeant entre les modalités sensorielles visuelles et proprioceptives (Harris, 1965), nous nous attendions à voir une adaptation différente chez les participants désafférentés puisque le conflit entre vision et proprioception est absent chez eux. Cependant, si jamais le patron d'adaptation était similaire entre participants désafférentés et contrôles, nos résultats soutiendraient l'idée que la résolution du conflit entre les modalités visuelle et proprioceptive n'est pas le seul mécanisme permettant l'adaptation à une perturbation prismatique. Une hypothèse alternative serait que la résolution du conflit entre les conséquences visuelles prédites et les signaux visuels réels est un mécanisme important de l'adaptation prismatique, qui pourrait être vue comme une mise à jour de modèles internes de l'action (Krakauer et al., 2000).

Does the loss of proprioception result in advantages or deficits in arm motor control when wearing prisms? Implications for movement planning and adaptation

Alix G. Renault<sup>1</sup>, R. Chris Miall<sup>2</sup>, Jonathan Cole<sup>3</sup>,  
Jean-Louis Vercher<sup>1</sup> & Fabrice R. Sarlegna<sup>1</sup>

**In preparation**

<sup>1</sup>Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

<sup>2</sup>School of Psychology, University of Birmingham, Birmingham, UK

<sup>3</sup>Clinical Neurophysiology, Poole Hospital, Poole, and Centre of Postgraduate Research and Education, University of Bournemouth, UK

**Keywords:** Prism adaptation; Intermanual transfer; Reaching arm movements; Motor learning; Proprioception; Deafferentation

### **Abstract**

Sensorimotor adaptation reflects the capacity of the human nervous system to reorganize sensorimotor processes in order to counteract disturbances that can cause performance degradation. Systematic visual perturbations have been employed to probe sensorimotor adaptation processes but in such visuomotor adaptation paradigms, it remains unclear whether adaptation is driven by a mismatch between visually-perceived and predicted performance or by a mismatch between visually-perceived and proprioceptively-perceived performance. To test these ideas, we worked with two rare deafferented participants (GL and IW) to investigate how a massive yet specific loss of proprioception influences prism adaptation. We employed a reaching task and compared their performance to a control group with and without prismatic goggles. Results showed that on the initial trials with prisms, the reaching movements of IW and control participants were deviated, and adaptation was observed as well as interlimb transfer. In contrast, GL hand paths with prisms were similar to those in baseline, indicating that for her, movement planning was performed only in visual coordinates. This may be due to differences in deafferentation for GL, who is deafferented below the nose while IW has more proprioceptive residuals (below the neck). A conflict between proprioception and vision may still be effective in IW, hence his impaired movement planning early on with prisms. An after-effect was observed in GL, reflecting sensorimotor adaptation, but no interlimb transfer was found. Overall, our findings support the view that proprioception contributes to sensorimotor adaptation, for at least the early phase of prism adaptation. However, sensorimotor adaptation may be primarily driven by visual prediction errors as reflected by after-effects.

### Introduction

When someone is diagnosed with strabismus or neglect, he/she can be asked to wear prisms to correct the deficit (Rossetti et al., 1998). Prisms physically distort visual inputs and perception: they thus can be seen as a perturbation, but adaptation to such perturbation has been well characterized (Harris, 1963; Martin et al., 1996). The human brain has a remarkable plasticity which allows adaptation to a wide range of conditions. For instance, astronauts can adapt to a micro-gravity environment and perform manual precision tasks (Macaluso et al., 2017). Sensorimotor adaptation is thus a fundamental property of the human nervous system that drives the reorganization of sensorimotor processes in order to counteract disturbances that can cause performance degradation (Shadmehr et al., 2010).

Short-term sensorimotor adaptation has been intensely studied by assessing reaching arm performance while facing a visual perturbation introduced by means of a display (Roby-Brami & Burnod, 1995; Wigmore et al., 2002; Mazzoni & Krakauer, 2006) or prisms (Harris, 1963; Sarlegna et al., 2007; O'Shea et al., 2014). From these studies, it is clear that visual signals about motor performance can be used to update sensorimotor processes. Questions remain about the role of proprioception in visuomotor adaptation as two distinct adaptive mechanisms have been proposed. One possible mechanism is that visuomotor adaptation results from a mismatch between visual and proprioceptive inputs (Harris, 1965; Sarlegna & Bernier, 2010). The adaptive behavior may thus be a change in the proprioceptive limb estimate which gives way to the "dominant", though altered visual modality (Harris, 1965; Hatada et al., 2006; see also Simani et al., 2007; Cressman & Henriques, 2011). The second mechanism is that visuomotor adaptation results from a mismatch between the actual, visually-perceived performance and predicted performance. Visuomotor adaptation may then reflect the updating of an internal model of the sensorimotor system such that the predicted state of the body matches the real, sensed state (Krakauer et al., 2000).

In order to study the impact of proprioceptive inputs on the mechanisms underlying visuomotor adaptation, a prism adaptation paradigm was tested on control participants and two deafferented participants. The impact of the loss of proprioception on prismatic adaptation was studied by Bard et al. (1995) who found that one deafferented participant adapted to the perturbation, while the other did not. The origin of this differentiation between both

## Article 3

deafferented participants on this prism adaptation paradigm is still debatable today, and a detailed kinematic analysis may contribute to the understanding of the role of proprioception to prism adaptation. Also, in order to assess the general and/or local feature of prismatic adaptation in deafferented participants, we designed a protocol enabling us to measure generalization of prism adaptation to untrained movement directions and to the untrained, opposite upper limb.

Deafferented participants have no proprioception, so no prism adaptation should be expected for them if a visuo-proprioceptive mismatch is the sole mechanism driving adaptation. However, if visual prediction errors drive visuomotor adaptation by the updating of an internal model, then deafferented participants should adapt to the prismatic perturbation. Based on previous work on deafferented non-human primates (Bossom & Ommaya, 1968) and a deafferented participant (Ingram et al., 2000; Bernier et al., 2006) which reported that adaptation to prisms or a visuomotor perturbation was possible, we hypothesized that deafferented may not be impaired in adaptation. Also, because deafferented participants were found to generalize force-field adaptation to untrained movement directions and to the naive, opposite arm (Lefumat et al., 2016), we hypothesized that generalization of prisms adaptation would be found on deafferented participants.

## Methods

### *Participants*

Two deafferented participants, massively deprived of proprioception (GL, a 67-year-old woman; IW, a 62-year-old man) and eight old adults (four men, four women, mean age:  $66 \pm 11$  years) participated in the experiment. No significant difference in age between each deafferented participant and the control participants ( $t=-0.25$ ;  $p>0.05$  for GL;  $t=1.02$ ;  $p>0.05$  for IW) was found. None of the control participants declared a sensorimotor or a neurological deficit. Control participants had normal vision or corrected-to-normal vision with contact lenses. GL and IW case reports have been described in several papers (Forget & Lamarre, 1995; Cole & Paillard, 1995; Miall et al., 2018; Renault et al., 2018). To summarize their impairment, GL and IW suffered from an acute sensory neuropathy when they were 31 and 19 years old, respectively, which resulted in the specific loss of large-diameter,  $A\alpha$  (Group I) and  $A\beta$  (Group II) myelinated afferents. Since then, they have lost all somatosensory modalities (kinesthesia, tendon reflexes, touch, vibration, and pressure), i.e., position and movement sense of all body parts, from nose down for GL and from neck down for IW. Motor nerve function appeared to be preserved even though motor abilities seemed immediately incapacitated after the loss (Forget & Lamarre, 1987). Both participants required years of training to develop some controlled movements. GL has used a wheelchair ever since. IW learned to stand and then walk again at age 23 but, years later, back problems led him to use a wheelchair, first progressively after age 50 and then quasi-permanently after age 57.

Laterality was assessed by means of Oldfield (1971, Appendix A) questionnaires. According to the laterality quotient (LQ) determined with the 10-item version of the Edinburgh inventory (Oldfield, 1971, Appendix A), seven control participants were right-handed, with a LQ score between 80% and +100% and one control participant was left-handed, with a LQ score of -60%. GL's LQ score was +100% and IW's LQ score was -100%.

All participants gave their written informed consent prior to the study, which was approved by the institutional review board of the Institute of Movement Sciences and performed in accordance with the standards of the Declaration of Helsinki (1964). Participants were naive to the purpose of the experiment and were informed that they could stop the experiment at any moment.



### *Experimental set-up*

Seated participants were asked to reach toward flashed visual targets (Figure 29). On a horizontal board, at waist level, a visuo-tactile landmark indicated the starting hand position. Visual targets were red light-emitting diodes (3 mm in diameter). Three targets were positioned on a 37-cm radius circular array at 0 deg. (straight-ahead), +20 deg. (to the right), and -20 deg. (to the left) with respect to start position. Participants viewed the target binocularly through goggles. One set of goggles was standard and the other was equipped with Fresnel 3M Press-on plastic lenses (3M Health Care, Specialties Division, St Paul, Minn., USA) as in Martin et al. (1996). The 30-diopter (~17 deg.) lenses were mounted base-left on glacier goggles, such that there was no vision possible except through the prism lenses (O'Shea et al. 2014).

Infrared active markers were taped to the right and left index fingertips, whose positions were sampled at 350 Hz using an optical motion tracking system (Codamotion cx1 and MiniHub, Charnwood Dynamics Ltd, Leicestershire, UK). The experimenter controlled the tracking system and the presentation of the visual targets from an adjacent room by using a customized software (Docometre) governing a real-time acquisition system (ADwin-Pro, Jäger, Lorsch, Germany).

### *Procedure*

At the beginning of each trial, participants had to actively position their hand at the starting location (Figure 29). They were asked to reach as fast and accurately as possible with their hand toward the visual target, which was illuminated for 0.3 s. Participants were also instructed to 'reach in one movement' and not to correct their position after their finger contacted the horizontal board. No instructions were given with respect to hand path. 1.6 s after trial onset, a 100-ms tone informed the participant to go back slowly to the starting location. 7.4 s after trial onset, a 600-ms tone signalled to the participant that the trial had ended and that the next trial would start immediately. Peak velocity of the targeted, outward reaching movement was ~10 times greater than that of the return arm movement toward the start position.

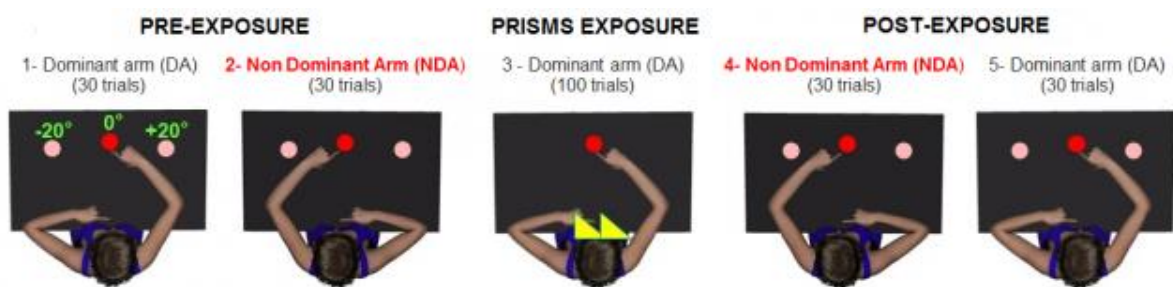
All participants were familiarized with the task during a preliminary phase. Then the experimental session consisted of 3 phases (Figure 29):

- PRE-exposure phase (baseline): Participants executed 30 reaching movements with the dominant arm (DA) then 30 with the non-dominant arm (NDA) toward one of the three possible targets (10 trials per target for each hand). Trials toward the different targets

were presented in a pseudorandom order which was similar for all participants. When the PRE-adaptation phase was over, a 2 min break was given and participants were then equipped with prismatic glasses.

- Prisms exposure phase: Participants performed 100 movements with the dominant arm (DA) toward the central target while wearing the prisms deviating the visual field by ~17 deg. to the right. At the end of this phase, a second 2 min break was given and the prisms were taken off by the experimenter. During the break, participants kept their eyes close and had to stay motionless.
- POST-exposure phase: Participants first executed 30 reaching movements with the non-exposed non-dominant arm (NDA), and then 30 movements with the dominant arm (DA) (10 trials per target for each hand). For both blocks, the first presented target was the central target (then target order was pseudo-randomised). For the NDA block, the second target presented was the right target and the third target was the left target. For the DA block, the second target presented was the left target and the third target was the right target.

Participants were instructed not to move any body part or their opposite arm during or between trials. An infra-red camera allowed continuous monitoring of participant's behaviour. We did not use a head restraint because this has been shown to preclude interlimb transfer of prism adaptation (Hamilton, 1964). The Prisms exposure phase lasted approximately 20 min, the complete reaching task lasting approximately 45 min.



*Figure 29 : Experimental conditions. During the PRE-exposure phase, participants were required to reach toward one of three possible targets with the dominant arm (30 trials) and then with the non-dominant arm (30 trials). During the Prisms exposure phase, participants only reached toward the central target with the dominant arm (100 trials) while wearing prismatic goggles. During the POST-exposure phase, participants had to reach toward one of three targets with the non-dominant arm (30 trials) and then with the dominant arm (30 trials).*

### *Kinematic data analysis*

Data were analysed using Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA). A few trials (2.4%) had to be discarded because they were not properly performed by the participants or were corrupted by noise. Position data from the markers on the right and left index fingertips were low-pass filtered with a dual-pass, no-lag Butterworth (cut-off frequency: 8Hz; order: 2). Movement onset was defined as the first time tangential hand velocity reached 3 cm/s and movement offset as the first time hand velocity dropped below 3 cm/s. Given that prisms mostly influence the direction of arm reaching movements, final movement accuracy was computed as the angle between the vector from the start position to the target position and the vector from the start position to the hand position at movement offset. Initial movement direction was computed as the angle between the vector from the start position to the target position and the vector from the start position to the hand position at peak velocity. Since peak velocity occurred around 150 ms after movement onset in the present study, initial direction was considered the most critical dependant variable because it mostly reflects the initial motor plan, before online visual feedback loops influence movement direction (Reichenbach et al., 2014; Sarlegna & Mutha, 2015).

To assess adaptation and transfer, we employed a procedure which was inspired by that of DiZio & Lackner (1995). First, to assess adaptation of the DA, we compared the mean data of the 10 movements toward the central target of the PRE-exposure phase (baseline) with i) the first trials and the last trial of the Prisms exposure phase (to observe the effects of the visual perturbation induced by prisms and the final adaptation, respectively) and ii) the first trial of the POST-exposure phase (to observe an expected after-effect). To assess interlimb transfer of DA adaptation to the NDA, we compared the 10 NDA movements toward the central target (0 deg.) of the PRE-exposure phase to the first NDA movement of the POST-exposure phase (toward the central target). We also assessed whether adaptation of DA movements toward the central target generalized across movement directions by comparing the mean data of the PRE-exposure movements toward one of the lateral targets to the value of the first trial in POST-exposure for the corresponding target.

### *Statistical analysis*

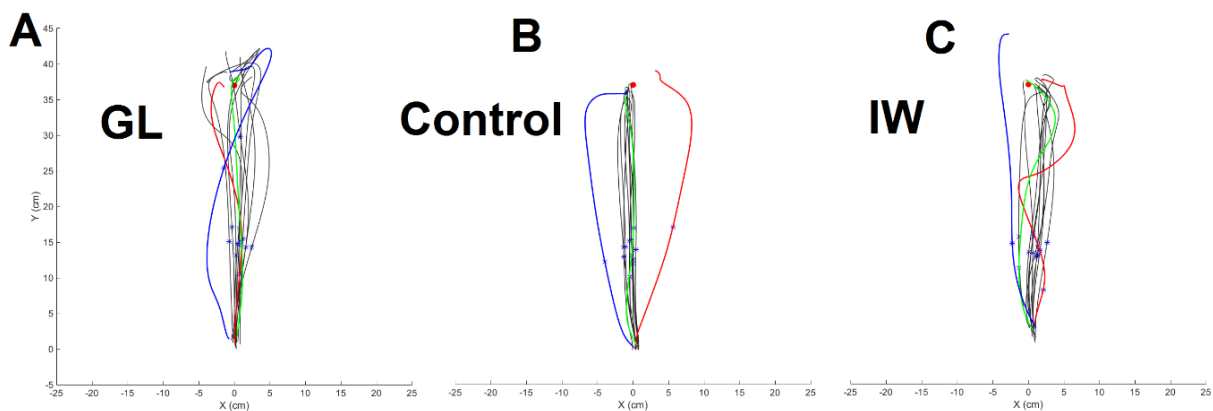
For all tests, the significance threshold was set at 0.05. Using Statistica 8 (StatSoft, Tulsa, OK, USA), repeated-measures analyses of variances (ANOVA) and t-tests allowed us to assess the significance of DA adaptation, DA generalization across movement directions and interlimb transfer. To assess the effect of conditions on DA adaptation, we tested the effect of the experimental PHASE (PRE-exposure, Prisms exposure 1<sup>st</sup> trial, 2<sup>nd</sup> trial, 100<sup>th</sup> trial, and POST-exposure 1<sup>st</sup> trial). All data had a normal distribution as verified with the Kolmogorov-Smirnov method. Newman-Keuls tests were used for post-hoc analysis. T-test comparison of a single value to a sample were used to analyze adaptation, after-effect and transfer for deafferented participants.

## Results

### *Prismatic adaptation of dominant arm movements*

#### *Control participants*

During the PRE-exposure experimental phase used to determine the baseline performance, visually-guided reaching movements were accurate and the hand path mostly straight. When participants started to wear prisms, which deviated the visual field to the right, movement trajectory was deviated to the right for the first trials of the Prisms exposure phase. Despite this deviation, most kinematic parameters did not substantially vary during the reaching session (PRE-exposure, Prisms exposure and POST-exposure) as ANOVAs showed no significant difference across experimental phases for peak velocity (mean peak velocity across all targets and conditions =  $1.6 \pm 0.2$  m/s,  $F(2,14)=2.9$ ,  $p=0.09$ ; time to peak velocity =  $190 \pm 17$  ms,  $F(2,14)=1.4$ ,  $p=0.27$ ; peak acceleration =  $19.4 \pm 2.8$  m/s<sup>2</sup>,  $F(2,14)=1.0$ ,  $p=0.39$ ; time to peak acceleration =  $60 \pm 21$  ms,  $F(2,14)=0.8$ ,  $p=0.47$ ; movement time =  $573 \pm 75$  ms;  $F(2,14)=0.1$ ;  $p=0.86$ ).



*Figure 30 : Top view of reaching movements with the dominant arm toward the central target (red dot) for A/ GL B/ a representative control participant C/ IW. Hand paths in black represent trials made during the DA PRE-Exposure. The hand path in red represents the first trial made during the Prisms exposure phase, and the green one represents the last trial made during the Prisms exposure phase. The hand path in blue represents the first trial made during the DA POST-Exposure. Start position was at (0;0) for all participants. Blue stars indicate peak velocity.*

A classical pattern of prism adaptation was observed in controls; Figure 30 illustrates the motor behavior of one representative participant. Trial after trial, final errors as well as trajectory errors, assessed with the initial movement direction computed at peak velocity, were minimized such that they eventually became similar to baseline (PRE-exposure trials, in black in Figure 30). Figure 31 shows that adaptation to the prismatic perturbation was fast on average across participants since it takes only two trials for initial direction to come back to values similar to those in the PRE-exposure phase.

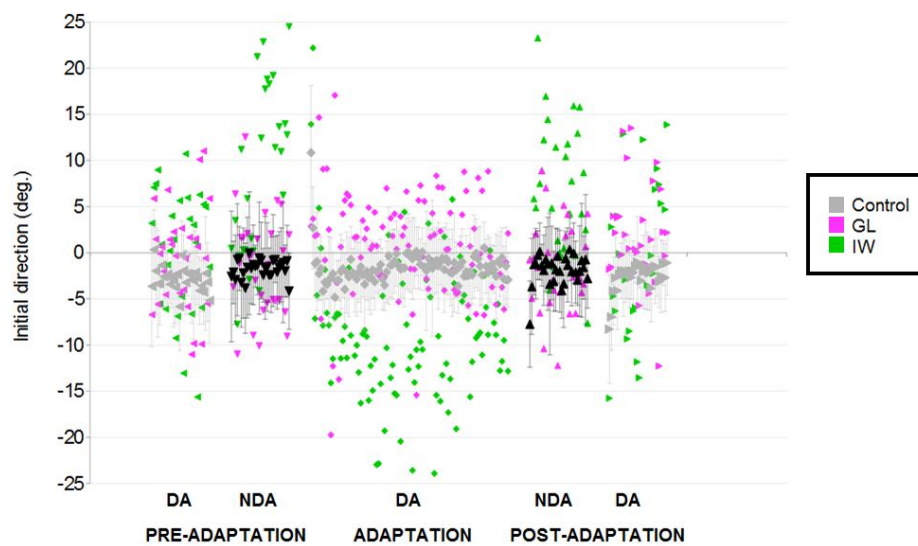


Figure 31 : Initial direction averaged across participants (control in grey, GL in magenta, IW in green) as a function of the experimental conditions.

Only the central target was used during the Prisms exposure phase and when only considering movements toward the central target throughout the experiment, an ANOVA [Phase (PRE-exposure, Prisms exposure 1<sup>st</sup> trial, 2<sup>nd</sup> trial, 100<sup>th</sup> trial, and POST-exposure 1<sup>st</sup> trial)] showed a significant effect of the experimental Phase on initial movement direction ( $F(4,24)=14.4$ ;  $p<0.001$ ). Post-hoc analysis revealed that initial direction was deviated to the right for the first trial of the Prisms exposure phase compared to the mean initial direction of the 10 movements toward the central target in the PRE-exposure phase (+13 deg. on average across participants). No significant difference was found between initial direction of the 2<sup>nd</sup> trial during Prisms exposure and PRE-exposure ( $p=0.06$ ), indicating that it only took about two trials

## Article 3

for controls to compensate for the perturbation. After the POST-exposure phase with the non-dominant arm, the after-effect (mean=-6.16 deg.) almost reached significance for the initial direction of the dominant arm ( $p=0.09$ ).

Similar results were found for the final reach accuracy as an ANOVA [PHASE (PRE-exposure, Prisms exposure 1<sup>st</sup> trial, 2<sup>nd</sup> trial, 100<sup>th</sup> trial, and POST-exposure 1<sup>st</sup> trial)] showed an effect of the experimental PHASE on final direction ( $F(4,20)=6.78$ ;  $p<0.01$ ). Final direction was deviated rightward on the first trial of the Prisms exposure phase compared to the mean of PRE-exposure phase (+3.1 deg. on average across participants). With the visual feedback available from the beginning of the movement, participants could correct their movements during execution and therefore minimize final direction errors for the first trial of the POST-exposure phase (mean=-1.4 deg.), which did not reach a significance difference compared to the trials made during the PRE-exposure phase ( $p=0.7$ ).

In the POST-exposure, the first target presented was the central one, and then the left target was presented on the second trial. Different target directions were tested during the PRE- and the POST-exposure phase to determine whether prism adaptation generalizes across movement directions (since reaching movements were made only toward the central target during the Prisms exposure phase). For the left target, a t-test showed a significant difference between initial direction of the first movement (toward the left target) during the DA POST-exposure phase and the mean of the 10 trials made toward the left target during the DA PRE-exposure phase ( $t(7)=3.28$ ;  $p=0.01$ ), indicating generalization of prism adaptation across movement directions. For the right target, tested on a third trial, a t-test showed no significant difference between initial direction of the first movement (toward the right target) during DA POST-exposure phase and the mean of the 10 trials made toward the right target during the DA PRE-exposure phase ( $t(7)=0.92$ ;  $p=0.39$ ).

### *Deafferented participants*

#### *GL*

A t-test for comparison of a single value to a sample showed that movement time across all conditions did not significantly differ between controls (mean=573 ± 75 ms) and GL (mean=559 ± 156 ms;  $t(7)=0.64$ ;  $p=0.54$ ). However, the kinematic organization of movements substantially differed between GL and controls, especially for peak velocity across all targets and conditions (GL's mean=2.2 ± 0.4 m/s;  $t(7)=-9.4$ ;  $p<0.001$ ), time to peak velocity (GL's

## Article 3

mean=156 ± 34 ms;  $t(7)=5.82$ ;  $p<0.001$ ) and peak acceleration (GL's mean=28.7 ± 6.8 m/s<sup>2</sup>;  $t(7)=-9.18$ ;  $p<0.001$ ). GL's peak velocity and peak acceleration were greater than controls and GL's time to peak velocity was smaller than controls. No significant difference was found for time to peak acceleration (GL's mean=74 ± 20 ms;  $t(7)=-1.87$ ;  $p=0.10$ ).

GL was not deviated by the prisms as t-tests showed no significant difference between Prisms exposure 1<sup>st</sup> trial and PRE-exposure for initial direction ( $t(9)=-1.3$ ;  $p=0.21$ ; see Figure 30,31) and for final direction ( $t(9)=1.4$ ;  $p=0.19$ ). However, an after-effect was found as reflected by a significant difference between POST-exposure 1<sup>st</sup> trial and PRE-exposure for initial direction ( $t(9)=3$ ;  $p<0.05$ ). Such difference was not significant for final direction ( $t(9)=-1.1$ ;  $p=0.3$ ), but Figure 30 shows that this can be explained by visually-mediated feedback corrections. No significant generalization toward the left target (POST-exposure 2<sup>nd</sup> trial) was found for GL ( $t(9)=0.3$ ;  $p=0.77$ ).

### *IW*

No significant difference was found for peak velocity (IW's mean=1.6 ± 0.2 m/s;  $t(7)=-0.53$ ;  $p=0.61$ ), peak acceleration (IW's mean=19.4 ± 4.3 m/s<sup>2</sup>;  $t(7)=0.02$ ;  $p=0.98$ ), time to peak acceleration (IW's mean=61 ± 24 ms;  $t(7)=-0.13$ ;  $p=0.90$ ) and movement time (IW's mean=622 ± 145 ms;  $t(7)=-1.85$ ;  $p=0.11$ ). However we noticed that, in line with the findings obtained for GL, IW's time to peak velocity was smaller than controls (IW's mean=146 ± 24 ms;  $t(7)=7.34$ ;  $p<0.001$ ), reflecting a strategy of having more time in the deceleration phase compared to the acceleration phase possibly for the visual control of movement.

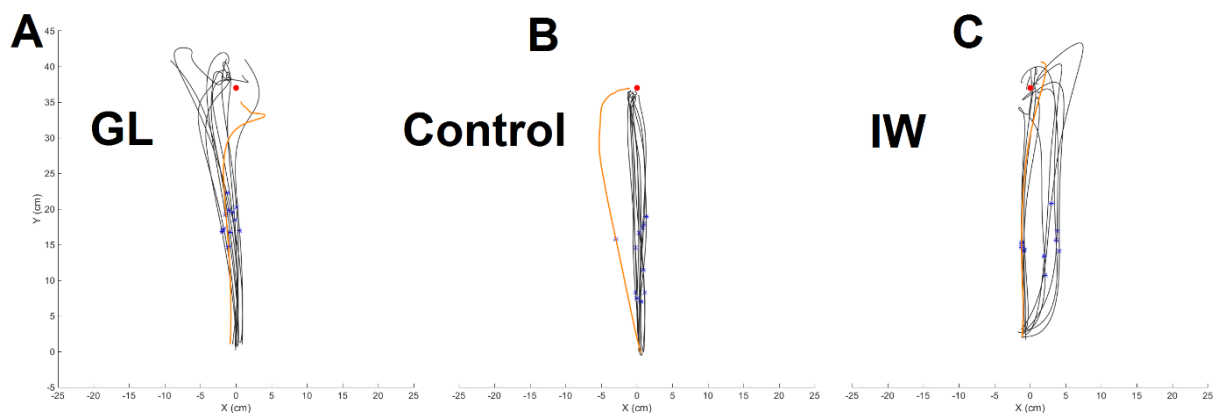
IW was deviated by the prisms as reflected by a significant difference between Prisms exposure 1<sup>st</sup> trial and PRE-exposure for initial direction ( $t(9)=-9.1$ ;  $p<0.001$ ; see Figure 30,31) and for final direction ( $t(9)=-2.5$ ;  $p<0.05$ ). An after-effect was found as reflected by a significant difference between the 1<sup>st</sup> trial of POST-exposure and the mean of PRE-exposure for initial direction ( $t(9)=11.9$ ;  $p<0.001$ ) and for final direction ( $t(9)=14.2$ ;  $p<0.001$ ). No significant generalization on the left target was found for IW ( $t(9)=1.36$ ;  $p=0.2$ ).



### *Transfer of prism adaptation from the dominant to the non-dominant arm*

#### *Control participants*

Interlimb transfer was found at the group level. A t-test showed a significant difference between initial direction of the first movement (toward the central target) during NDA POST-exposure phase and the mean initial direction of the 10 trials made toward the same target during the NDA PRE-exposure phase ( $t(7)=5.1$ ;  $p<0.01$ ). Figure 32 shows that the hand path was shifted to the left in POST-exposure compared to PRE-exposure (baseline): considering that prisms deviated the visual field to the right, these findings indicate the presence of interlimb transfer and suggest that prism adaptation was encoded in extrinsic coordinates. Prism adaptation generalized across limbs and directions since a significant difference was found on the initial direction of the next trial between NDA POST-exposure first trial toward the right target and trials made toward the same target during the NDA PRE-exposure ( $t(7)=3$ ;  $p<0.05$ ). The deviation of the shift during the POST-exposure was still leftward (mean=-3.66 deg.) compared to the PRE-exposure phase (mean=-1.33 deg.) The influence of prism adaptation did not persist more than two trials since no significant difference in initial direction was found between the next (third trial of the NDA POST-exposure, so the first trial toward left target in



this phase) trial and trials made toward the left target during the NDA PRE-exposure ( $t(7)=-0.7$ ;  $p=0.5$ ).

*Figure 32 : Top view of reaching movements with the non-dominant arm toward the central target (red dot) for A/ GL, B/ a representative control participant and C/ IW. Hand paths in black represent trials made during the NDA PRE-Exposure. The hand path in orange represents the first trial made during NDA POST-Exposure. Blue stars indicate peak velocity. Start position was at (0;0) for all participants.*

### *Deafferented participants*

For GL, no significant difference in initial direction was found between the first trial (toward central target) of the NDA POST-exposure and NDA PRE-exposure trials toward the central target ( $t(9)=-1.2$ ;  $p>0.05$ ), indicating no significant interlimb transfer. In line with this finding, no significant transfer across limbs and directions was found when comparing the second trial of the NDA POST-exposure (toward the right target) and the corresponding ones in baseline ( $t(8)=0.14$ ;  $p=0.89$ ).

For IW, initial direction (mean=-0.7 deg.) of the first trial (toward the central target) of the NDA POST-exposure differed from that in the corresponding trials (toward the central target) of the NDA PRE-exposure (mean=11.3 deg.;  $t(9)=3.6$ ;  $p<0.01$ ). IW was more deviated to the left during the NDA POST-exposure first trial, indicating not only the presence of interlimb transfer but also that prism adaptation was likely encoded in extrinsic coordinates. Generalization was found on the next trial for the right target (mean initial direction in POST=-3.7 deg. versus mean initial direction in PRE=5.1 deg.;  $t(9)=3.25$ ;  $p<0.05$ ) but not for the third trial, toward the left target ( $t(7)=1.72$ ;  $p=0.13$ ).

## Discussion

The present study aimed at comparing, in a standard prism adaptation paradigm (Harris, 1963; Martin et al., 1996) the behavior of deafferented as well as healthy, age-matched participants of 65 years old. A classical pattern of prism adaptation was found on control participants, supporting and extending previous work (Sarlegna et al., 2007; Michel, 2016). While the study of interlimb transfer of prism adaptation has revealed a lot of inconsistent results with several reports of either transfer (Harris, 1963; Hamilton, 1964; Cohen, 1967) or no transfer (Martin et al., 1996; Redding & Wallace, 2008), the present results on controls were consistent across individuals. Transfer of prism adaptation to the non-dominant arm was found in the form of after-effect, characterized by a deviation during the first trial of the POST-exposure phase. This result is consistent with articles that also report interlimb transfer which manifest in the form of an after-effect with a deviation in the opposite direction of the perturbation, in extrinsic coordinates (Harris, 1963; Cohen, 1967; Choe & Welch, 1974) This result is consistent with our previous study (Renault et al., under review, Study 1 of the present thesis) which found, in young healthy adults, a correlation between extrinsic transfer and peak velocity. The link was the smaller the peak velocity, the higher the transfer in extrinsic coordinates. The mean peak velocity was  $3.2 \pm 0.7$  m/s in the Renault et al. (under review) and extrinsic-like transfer was mostly observed for lower movement velocities. In the present study the mean peak velocity was  $1.6 \pm 0.2$  m/s, suggesting that for older participants, extrinsic type of transfer is naturally facilitated. While further studies are needed, in particular to manipulate peak velocity to determine its causal effect on interlimb transfer, it seems that the lower speeds used by older adults may have contributed to the finding of consistent interlimb transfer in control participants.

Interlimb transfer of prism adaptation was also found for the deafferented participant IW. IW's initial movements with the prisms were deviated before adaptation was observed. The significant after-effect observed on IW supports the view that visuomotor adaptation is possible without proprioception, extending previous work which showed that the same deafferented participant could adapt to prisms displacing the visual field (Bard et al., 1995). In fact, IW also could adapt to another type of visuomotor perturbation, namely a change between the actual movement amplitude and the seen movement amplitude (Ingram et al., 2000). IW, and GL, could also adapt to a novel force field with visual feedback, either veridical when the force field

### Article 3

was generated by means of a rotating platform (Sarlegna et al., 2010; Lefumat et al., 2016) or with a cursor when a robotic device was used (Miall et al., 2018). Overall, these studies show that visuomotor adaptation can occur in the absence of limb proprioception, supporting the idea that a visuo-proprioceptive mismatch is not required for visuomotor adaptation, or in other words that sensorimotor adaptation is not solely driven by a sensory mismatch.

Substantial differences were found for the deafferented participants as GL's performance during prism exposure, first and foremost, did not appear to be altered compared to baseline. This result may explain why Bard et al. (1995) found no adaptation for one deafferented participant (GL too). The condition of GL has been described in detail by Forget (1986): she has no sensation of somatosensory modalities (kinesthesia, tendon reflexes, touch, vibration, and pressure) from nose down. The condition of IW is different since for him somatosensory modalities are lost neck down. Therefore, IW still has somatosensory information in his neck and possibly on the top of his shoulders, which may induce a conflict between proprioception and vision while wearing prisms (Harris, 1965; Sarlegna & Bernier, 2010). Such proprioceptive residuals may have contributed to finding that IW was deviated by the prisms: he may have used proprioceptive signals as well as visual signals to determine starting hand position, a multisensory integration process that has clearly been shown in healthy individuals (Rossetti et al., 1995; Sainburg et al., 2003, Sober & Sabes, 2005; Sarlegna & Sainburg, 2007). On the other hand, GL, who lacks proprioception of the entire arm as well as the neck, mostly relies on vision but, as the hand and target appeared in the same visual field, both were deviated, and the hand-to-target vector remained grossly similar to the real, unbiased hand-to-target vector. GL could not notice the shift and planned her movements, with or without prisms, as she does every single movement: solely based on vision.

Our results are consistent with those reported in mirror drawing tasks: detail the key aspect of a mirror drawing task Lajoie et al. (1992) found no perturbation at all for GL while Miall & Cole (2007) found a similar influence of the perturbation between controls and IW. With these results, we can argue that the visuo-proprioceptive mismatch results in errors during the initial exposition of the prismatic perturbation. Without this mismatch, as it is the case for GL, there is no error even during the initial exposition of the prismatic perturbation. However, the ensuing adaptation process to minimize errors when facing a systematic perturbation does not seem to be driven, or influenced by, the loss of proprioception, hence a visuo-proprioceptive mismatch.

## Article 3

One aspect of GL's performance will have deserved additional attention. While GL was not initially deviated by the prisms, she still had an after-effect with the exposed arm, which reflects adaptation to the perturbation. The controls and IW also had this after-effect during the DA POST-exposure phase. As previously mentioned, such after-effect indicates that, even without visuo-proprioceptive mismatch, GL adapted to the prismatic perturbation. Adaptation to a prismatic perturbation may be divided into two subcomponents which are the "strategic control" and the "spatial realignment" (Redding & Wallace, 1996; 2002; Petit et al., 2018). Strategic control would underlie adaptation during the initial phase in which participants compensate the prismatic perturbation. It also has been described as a fast component that intervenes early during prisms exposition but contributes poorly to prism after-effect (Petit et al., 2018). Spatial realignment would underlie the phase in which participants learn how to compensate the prismatic perturbation at a more unconscious level, by the repetition of the trials. It can be described as a slow component that intervenes across the exposure and builds up gradually as time passes. This component contributes strongly to prism after-effect (Redding & Wallace, 2002; Redding et al., 2005). This suggests that GL may still have access to the spatial realignment component for lack of the strategic control component (fast process). Considering the dual-rate model of adaptation (Smith et al., 2006), we speculate that GL's after-effect may be due to the slow component of the adaptation process. However, as in studies on gradual adaptation (Kagerer et al., 1997; Joiner & Smith, 2008), kinematic changes were subtle during the exposure phase and more work is necessary to determine which changes drive prism adaptation in participants such as GL with a completely deafferented arm.

Our findings indicated some kind of adaptation for both deafferented participants. When we assessed interlimb transfer, we found extrinsic-like transfer for IW but no transfer for GL. The extrinsic-like transfer of IW may be linked to his peak velocity ( $1.6 \pm 0.2$  m/s) which was smaller than that of GL ( $2.2 \pm 0.4$  m/s), but several other inter-individual differences may be considered and analyzed in the future. For example, differences of results between the two participants may be due to the neck proprioceptive inputs that IW has but not GL.

To conclude, the finding that both deafferented participants adapted to prisms (as shown by the presence of an after-effect) indicates that visuomotor adaptation is not necessarily only driven by a visuo-proprioceptive mismatch. Visuo-proprioceptive mismatch may be key in observing initial errors in the context of prismatic perturbations, and those large initial errors likely enable a fast process of adaptation to occur. Our results suggest that sensorimotor

## Article 3

adaptation is driven by a mismatch between the predicted outcome of the motor commands and visual feedback, which enable a slow process of adaptation to occur.

## Article 4

### **Does proprioception influence human spatial cognition? A study on individuals with massive deafferentation**

Dans nos précédents articles, nous nous sommes focalisés sur des modifications liées à la sensorimotricité. Nous avons montré que la perte de proprioception impliquait de profondes modifications sensorimotrices. Cependant, les mécanismes liant perte de proprioception et capacités cognitives restent plutôt inexplorées (ter Horst et al., 2012). Des personnes aveugles ont plus de facilité à effectuer des représentations égocentrées de l'environnement par rapport à des contrôles, cependant ils sont plus de difficultés que les contrôles à effectuer des représentations allocentrées de l'environnement (Noordzij et al., 2006). Etant donné que la perte de la vision peut influencer la cognition via la capacité à effectuer des représentations de l'environnement, nous supposons que la perte de proprioception peut également influencer la capacité à effectuer ces représentations.

Does proprioception influence human spatial cognition?  
A study on individuals with massive deafferentation

Alix G. Renault<sup>1</sup>, Malika Auvray<sup>2</sup>, Gaetan Parseihian<sup>3</sup>,  
R. Chris Miall<sup>4</sup>, Jonathan Cole<sup>5</sup> & Fabrice R. Sarlegna<sup>1</sup>

**Published in Frontiers in Psychology**

<sup>1</sup>Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

<sup>2</sup>Sorbonne Université, UPMC, CNRS, Institut des Systèmes Intelligents et de Robotique  
(ISIR), F-75005 Paris, France

<sup>3</sup>Aix Marseille Univ, CNRS, PRISM, Marseille, France

<sup>4</sup>School of Psychology, University of Birmingham, Birmingham, UK

<sup>5</sup>Clinical Neurophysiology, Poole Hospital, Poole, and Centre of Postgraduate Research and  
Education, University of Bournemouth, UK

**Keywords:** Space representation; Mental model; Reference frame; Proprioception; Sensory neuropathy



### **Abstract**

When navigating in a spatial environment or when hearing its description, we can develop a mental model which may be represented in the central nervous system in different coordinate systems such as an egocentric or allocentric reference frame. The way in which sensory experience influences the preferred reference frame has been studied with a particular interest for the role of vision. The present study investigated the influence of proprioception on human spatial cognition. To do so, we compared the abilities to form spatial models of two rare participants chronically deprived of proprioception (GL and IW) and healthy control participants. Participants listened to verbal descriptions of a spatial environment, and their ability to form and use a mental model was assessed with a distance-comparison task and a free-recall task. Given that the loss of proprioception has been suggested to specifically impair the egocentric reference frame, the deafferented individuals were expected to perform worse than controls when the spatial environment was described in an egocentric reference frame. Results revealed that in both tasks, one deafferented individual (GL) made more errors than controls while the other (IW) made less errors. On average, both GL and IW were slower to respond than controls, and reaction time was more variable for IW. Additionally, we found that GL but not IW was impaired compared to controls in visuo-spatial imagery, which was assessed with the Minnesota Paper Form Board test. Overall, the main finding of this study is that proprioception can influence the time necessary to use spatial representations while other factors such as visuo-spatial abilities can influence the capacity to form accurate spatial representations.

## Introduction

Humans can form mental models of spatial environments based on a variety of materials such as written or verbal information (Tversky, 1991; Taylor & Tversky, 1992; Denis & Zimmer, 1992; Bryant et al., 1992; Noordzij & Postma, 2005). A mental model can represent temporal or causal features of an event and may be used to infer some spatial cues, even when the initial description does not explicitly describe spatial relations (Denis & Zimmer, 1992; Rinck et al., 1996; Bestgen & Dupont, 2003). Spatial mental models may include landmarks, geometric properties of the represented environment, and distances (Noordzij & Postma, 2005).

The reference frame (or perspective) used in a description appears to influence the formation of a spatial model (Taylor & Tversky, 1992; Noordzij & Postma, 2005, see also Gallay et al., 2013, for a review). The main reference frames which have been considered in the literature are the egocentric reference frame (sometimes referred to as route perspective) and the allocentric reference frame (sometimes referred to as survey perspective). The egocentric reference frame is based on the point of view of the addressee, that is, in first person. On the other hand, for the allocentric reference frame, knowledge of the environment is built from a bird-eye's point of view, independent of the addressee's viewpoint. Thus, each object's position can be represented relative to the position of another object using cardinal information. In Tversky's (1991) pioneering work, the influence of the reference frame on spatial representations was assessed by manipulating the spatial description. Tversky (1991) termed the route (or egocentric) reference frame condition when objects were described to an observer as a function of his/her position, in a sequential way, and using the second-person singular form, with terms such as "to your left", "to your right", "in front of you" and "behind you". In the survey (or allocentric) reference frame condition, objects were presented in the description with terms such as "to the north" or "to the east". Tversky (1991) and Taylor & Tversky (1992) reported that spatial models were similar whether the environment was described according to an allocentric or to an egocentric reference frame. However, when Noordzij & Postma (2005) studied the ability of healthy individuals to infer the distance between objects after listening to verbal descriptions, they found a relative advantage for the allocentric reference frame (survey-type description) compared to the egocentric reference frame (route-type description). Therefore, while it is well established that metric distance information can be derived from

verbal descriptions formatted according to either an egocentric or an allocentric reference frame, the link between reference frames and spatial models remains unclear.

The way in which sensory experience influences spatial cognition has been investigated and it is now well established that visual information influences spatial models (see Arnold et al., 2017a for a review). For instance, many studies have compared the performance of sighted and blind individuals in spatial tasks. After Leonard & Newman (1967) first reported that blind individuals can form and use mental models for spatial navigation, Rieser et al. (1980) reported that blind people can perform as well as sighted people in spatial cognition tasks. It has been hypothesized that blind people compensate for their lack of vision by means of other sensory modalities and with substantial brain reorganization, for instance in the visual cortex whose plasticity has been highlighted (Cohen et al., 1997; Sadato et al., 1998). Both in a listening task (Kujala et al., 2000) and a voice perception task (Gougoux et al., 2009), the visual cortex was found to be activated in blind participants, in contrast to control participants, thus appearing to contribute to the processing of auditory inputs. Brain plasticity may explain how blind people can outperform sighted people in auditory perception and tactile discrimination (Stevens et al., 1996; Lessard et al., 1998; van Boven et al., 2000; Wong et al., 2011). This suggests that after a massive sensory loss, use-dependent plasticity can lead to substantial reorganization in the central nervous system (Pons et al., 1991) and even to functional advantages in tasks involving other sensory modalities (Cole et al., 1995; ter Horst et al., 2012; see also Bavelier et al., 2006).

Noordzij et al. (2006) studied the influence of the reference frame on blind people's ability to form and use spatial models. After listening to a verbal description formatted according to an allocentric reference frame, blind people performed worse than sighted people in a distance-comparison task. However, they performed better than sighted people when an egocentric reference frame was used. Ruggiero et al. (2009) also showed that for a task involving allocentric and egocentric judgements, congenitally blind people performed worse than sighted participants in allocentric judgements. In line with that study, Pasqualotto et al. (2013) investigated the preferred reference frame of spatial memory for congenitally blind, late blind, and sighted people. The congenitally blind people preferentially used an egocentric reference frame, while late blind and blindfolded sighted people preferentially used an allocentric reference frame. Thus, reference frame seems dependent on the – current or past – access to visual information (see Arnold et al., 2017b, for a review).

## Article 4

While the influence of vision on human spatial cognition has been widely investigated, little is known about the influence of proprioception. Proprioception is the sense of position and movement of body segments, based on signals from muscles, tendons, joints, and skin (Cole, 2016). Rare individuals who have permanently lost proprioception (due to a sensory neuronopathy; Cole & Paillard, 1995) have been studied but very little has been done to assess the influence of proprioceptive loss on cognitive skills. Most of the research conducted so far on deafferented individuals has focused on their motor impairments and showed that deafferented individuals can compensate, at least partly, for their motor deficit by using vision and attention (Blouin et al., 1993; Sainburg et al., 1993; Cole et al., 1995; Ghez et al., 1995; Ingram et al., 2000; Sarlegna et al., 2010). Blouin et al. (1993) reported that reaching arm movements of a deafferented individual (identified as GL) were as accurate as those of control individuals when vision was available, while her errors were greater than controls when vision was removed. Blouin et al. (1993) suggested that the loss of proprioception results in an impaired egocentric frame of reference, and that, in healthy individuals, the egocentric reference frame is continuously updated based on static and dynamic proprioceptive signals, as previously suggested by Paillard (1987).

Since the loss of proprioception has been suggested to impair the egocentric frame of reference, at least in a study of reaching movements (Blouin et al., 1993), we hypothesized that deafferented individuals would be impaired in their ability to form or use spatial representation compared to controls when the spatial environment is described in an egocentric reference frame. Such impairment may be characterized by an increased mean value, or the variability, of the error score and/or the reaction time. In contrast, based on a study which suggested that a deafferented participant (GL) may exclusively rely on an allocentric reference frame on a perceptual, Rod-and-Frame Test (Bringoux et al., 2016), and based on Noordzij et al.'s (2006) findings, we also hypothesized that deafferented individuals might perform better than controls when the spatial environment is described in an allocentric reference frame. At last, since proprioceptive loss has been shown to impact the timing in sensorimotor tasks (Bard et al., 1992; Sainburg et al., 1993) as well as the reaction time to auditory stimuli while walking (Lajoie et al., 1996), we hypothesized that reaction time may be increased, or more variable, for deafferented individuals compared to controls.

## Methods

### *1. Participants*

Two deafferented participants, massively deprived of proprioception (GL, a 67-year-old woman; IW, a 62-year-old man) and sixteen control participants (mean age of 62 years, ranging between 45 and 73, 9 men and 7 women) completed the experiment. This study was carried out in accordance with the recommendations of the institutional review board of the Institute of Movement Sciences. The protocol was approved by the institutional review board of the Institute of Movement Sciences. All the participants gave written informed consent in accordance with the Declaration of Helsinki. All the participants were naive to the purpose of the experiment.

A case-group comparison (Michael, 2007) showed no significant difference in age between deafferented participants and the control participants ( $Q^2=1.54$ ;  $p>0.05$  for GL and  $Q^2=-0.13$ ;  $p>0.05$  for IW). None of the control participants reported having neurological, motor, or proprioceptive deficits. Case reports of GL and IW have been described in several articles (Forget & Lamarre, 1995; Cole & Paillard, 1995; Lefumat et al., 2016; Miall et al., 2018). To summarize their impairment, GL and IW suffered from an acute sensory neuronopathy when they were 31 and 19 years old, respectively: this resulted in the specific loss of large-diameter, A $\beta$  myelinated afferents. Since then, they have lost all somatosensory modalities (kinesthesia, tendon reflexes, touch, vibration, and pressure). In particular, they have lost position and movement sense of all body parts, from nose down for GL and from neck down for IW. Small sensory fiber function, pain and temperature were not affected and neither were the motor nerves. Motor abilities seemed immediately incapacitated and both participants required years of training to develop some controlled movements. GL has used a wheelchair since. IW learned to stand and then walk again but, a few years ago, a persistent back problem, and the mental effort required for standing, led him to use a wheelchair as well.

### 2. Task

Participants listened to a recorded description of a spatial map through a headset (Amarina GH1860) connected to a laptop (ASUS serial E570). The description was in participant's primary language (English for IW, French for all the others). It should be mentioned that spatial processing appears to be similar whether descriptions are in French (Mellet et al., 2002) or English (Taylor & Tversky, 1992) since, for an identical description, the percentage of correct responses in a recall phase is similar (82-90 and 81-89%, respectively). In addition, the symbolic distance effect was found to be significant whether the description was in French (Denis, 2008) or in English (Moyer & Bayer, 1976). The experiment was run on an interface implemented in Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA), allowing the pre-recorded vocal descriptions to be played and to record the participants' responses.

As in Noordzij et al.'s (2006) study, the descriptions were fictitious grid-like maps of either a shopping centre or of a zoo (see Figure 33), with two types of descriptions: one according to an egocentric (route) reference frame and the other according to an allocentric (survey) reference frame (see Appendix for examples). The descriptions differed on several points. For instance, the allocentric description referred to participants in the third person and objects were introduced in relation to a previously mentioned object, whereas the egocentric description referred to participants in the second person and introduced objects in relation to the listener's suggested position in the environment. In addition, the allocentric description used canonical spatial terms (such as 'north', 'south', 'east' and 'west') while the egocentric description used relative spatial terms (such as 'to your left', 'to your right', 'in front of you' and 'behind you'). Finally, the allocentric description first introduced the four major quadrants of the environment, then the individual objects (i.e. shops or animal cages) were mentioned: the organization was thus hierarchical. In contrast, the egocentric description started immediately with the first object and the overall layout of the environment was revealed in a step-wise, serial manner (i.e. linear organization).

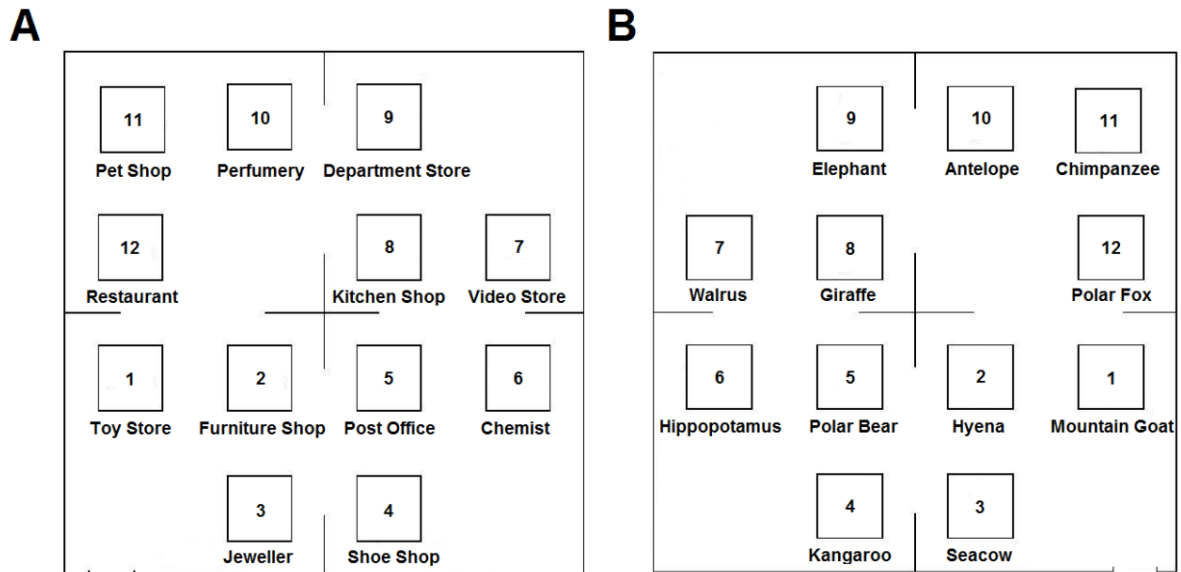


Figure 33: Fictitious map of the Shopping Center (A) and the Zoo (B). Participants had to imagine the location of 12 objects based on an auditory description which was repeated six times. They could see at the end of the experiment the corresponding, blank map of the environment, with 12 empty boxes to perform a free-recall task.

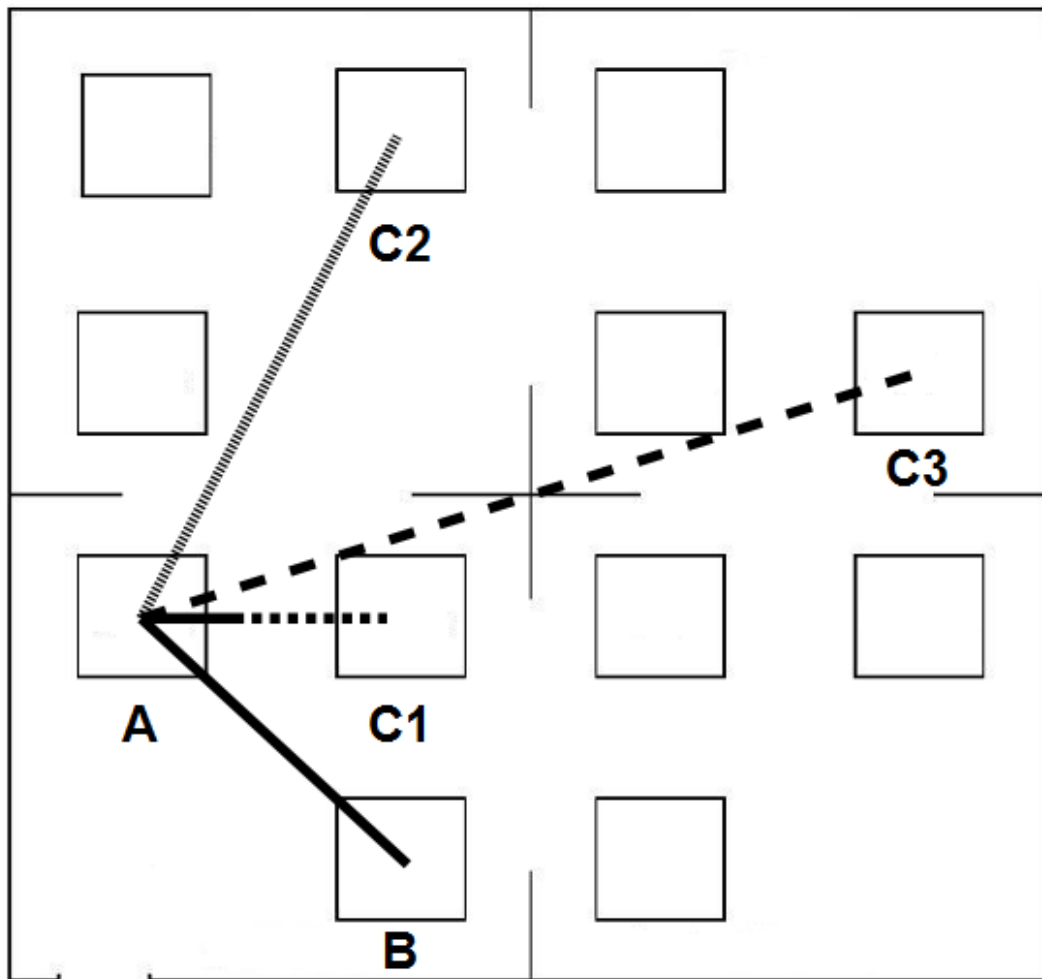
Several factors, unrelated to reference frame, were held constant in all the descriptions. All objects were mentioned twice in each description. New locations were always introduced in reference to a previous location, ensuring that there were no discontinuities in the description. The number of words used in the English descriptions (for IW) was 318 in the allocentric description of the shopping centre and 326 in the egocentric description of the zoo. The number of words used in the French descriptions was 360 in the allocentric description of the zoo, 310 in the egocentric description of the zoo, 292 in the allocentric description of the shopping centre, and 378 in the egocentric description of the shopping centre.

### *3. Procedure*

Each participant listened to two different descriptions out of four possible combinations (Allocentric-Shopping Centre, Allocentric-Zoo, Egocentric-Shopping Centre, or Egocentric-Zoo). Participants listened to the same description six times and were instructed to imagine and memorize the spatial environment and the location of the named objects. This experimental phase took approximately 15 min.

Immediately after listening to the descriptions, the participants were asked to perform a distance-comparison task (Noordzij et al., 2006). To do so, participants were asked to picture a map of the environment and to mentally focus on the bird-flight distance that separated two enunciated objects. In addition, they were instructed that this distance would have to be compared to a second distance. Each trial started with a warning tone. Then two spoken names of objects were presented one after the other with a 300 ms gap in between. After a 2 seconds' delay, participants heard another pair of objects' names (with the same starting object as in the previous pair) and they had to answer whether the distance between the second pair of objects was longer or shorter than the first one by responding "longer" or "shorter", respectively (see Figure 34). The participants' answers were recorded with the headset's microphone. Participants had 12 seconds after the last object was named to give an answer, at which point the trial was terminated. The subsequent trial started when the participant was ready. Participants were first given two practice trials with feedback and then, as in Noordzij et al. (2006), they completed 48 experimental trials without feedback on their results. This experimental phase took approximately 20 min.





*Figure 34: Participants had to compare two distances from a common starting location. In this example, the first distance is between objects A and B (AB). Consider that the second distance is between objects A and C3 (AC3): participants had to verbally report whether the distance AC3 was 'longer' or 'shorter' than the distance AB. Here, the distance AC3 is longer than the distance AB. Distance Differences were classified in three categories: Small, Medium, or Large. In this example, the distance difference between AC3 and AB is Large, the distance difference between AC2 and AB is Medium, and the distance difference between AC1 and AB is Small. A smaller distance difference is associated with a greater task difficulty, and thus with more errors.*

Two lists, one for the zoo and one for the shopping centre, were made of 48 pairs of two object's names. These pairs had the first object's name in common (e.g. "Chimpanzee-Hyena" / "Chimpanzee-Elephants"). Differences in distance between the two pairs were divided in three categories based on the difference on the printed map: Small difference (0-3 cm), Medium difference (3-6 cm), and Large difference (6-12 cm). There were 16 trials per Distance

## Article 4

Difference. Trials were presented in a pseudorandom order, with the constraint that all 3 Distance Differences were presented in successive blocks of 3 trials. Each object was equally quoted during the task (for instance, “Chimpanzee” was used 4 times as the first common object name, 4 times as the second object, and 4 times as the last object).

The two deafferented participants first listened to the Allocentric-Shopping Centre description, then to the Egocentric-Zoo description. For the sixteen control participants, the order of the allocentric and egocentric descriptions was counterbalanced (as were the shopping centre and zoo descriptions) to assess potential effects of each type of description. This resulted in four groups of four healthy participants performing the task in one of the following condition: Allocentric-Shopping Centre then Egocentric-Zoo, Allocentric-Zoo then Egocentric-Shopping Centre, Egocentric-Shopping Centre then Allocentric-Zoo, or Egocentric-Zoo then Allocentric-Shopping Centre.

At the end of each distance-comparison task (i.e. with an Allocentric or Egocentric description), participants were asked to recall the objects on a printed 151 x 151 mm template of a map which presented all 12 locations, as in Figure 34 except that no names appeared in the boxes. For the free-recall task, participants did not have any time constraint and were told to write in the correct location all the objects they could remember.

An additional test, the Minnesota Paper Form Board (Likert & Quasha, 1941), was used to assess visuo-spatial skills. This test, often used in imagery research (e.g., Denis & Cocude, 1997; Pazzaglia & De Beni, 2001), indicates with a score ranging from 0 to 31 (the greater, the better) the ability of an individual to mentally combine (using rotations) shapes in order to produce a reference shape. We were able to test the two deafferented participants as well as eleven controls out of the initial sixteen.

### *4. Statistical analyses*

For all tests, the significance threshold was set at 0.05. For the free-recall task, t-tests for related samples were conducted on the control participants' results to analyse the effect of the Reference Frame (Allocentric, Egocentric) on the number of objects placed in the correct location. For the distance-comparison task, repeated-measures analyses of variances (ANOVAs) were conducted to assess, for control participants, the influence of Reference Frame (Allocentric, Egocentric) and Distance Difference (Small, Medium, Large) on 3 dependant

## Article 4

variables: error score (in percentage), reaction time (in seconds), and variability of reaction time (standard deviation of the mean, in seconds). For controls' data, Statistica 8 (StatSoft, Tulsa, OK, USA) was used to perform ANOVAs. All data had normal distributions, as verified with the Kolmogorov-Smirnov method. Newman-Keuls tests were used for post-hoc analysis.

Several statistical tests can be used to compare the performance of a single case to that of a group of controls. The Q' test (Michael, 2007; Michael et al., 2009; Bartolo et al., 2018) was selected because, in addition to the case-group comparison, Q' tests allow to test the significance of main and interaction effects in a 2xN, or even 2x2xN, statistical design. To do so, each deafferented participant's mean value was transformed in a z score based on the mean and standard deviation of the values obtained with controls. The assessment of each case with respect to the controls was compared across experimental conditions. A 2x3 [Reference Frame (Allocentric, Egocentric) x 3 Distance Difference (Small, Medium, Large)] statistical design was used here.

## Results

### *1. Free-recall task*

#### *1.1. Control participants*

Each of the result sections first focuses on data analyses for the group of control participants before addressing the influence of proprioceptive loss with deafferented individuals. On average, control participants correctly reported ~5 objects (mean=5.1) on a blank map after listening six times to a description. A t-test for related samples indicated that the number of objects placed in the correct location did not significantly differ between reference frames for control participants ( $t(15)=0.6$ ;  $p=0.54$ ). Figure 35A illustrates the positive correlation between the number of objects placed in the correct location in the Allocentric and Egocentric conditions ( $R=0.65$ ;  $p<0.01$ ).

The number of correctly-placed objects was subsequently analysed to assess the possible influence of order. A 2x2 ANOVA [Reference Frame (Allocentric, Egocentric) x First Reference Frame Presented (Allocentric, Egocentric)] did not show any significant main effect nor interaction (each  $p>0.1$ ). A 2x2 ANOVA [Reference Frame (Allocentric, Egocentric) x First Environment Presented (Zoo, Shopping Centre)] did not reveal any significant simple effect nor any interaction (each  $p>0.2$ ). The non-significant order effect allowed collapsing the data of all 16 participants into a single group, for all the subsequent analyses. An effect of serial position was found on the number of correctly-located objects ( $F(11, 341)=3.6$ ;  $p<0.001$ ). Post-hoc analysis revealed that the first, second, and final objects enumerated were better recalled by the participants than the seventh one. Also, the first, second, and final objects were better recalled than the tenth object. Overall, no factor (including age and gender) other than serial position appeared to significantly influence the number of correctly-reported objects. In fact, neither age nor gender had a significant effect on any measure in the free-recall task or the distance-comparison task.

1.2. Deafferented participants

Figure 35B illustrates the correctly-located objects for the deafferented participants, and Figure 36A illustrates the finding that control participants reported more correctly-located objects than the deafferented participant GL. Case-group comparisons showed the statistical significance of the findings in both the Allocentric condition ( $Q'=-3.17$ ;  $p<0.001$ ) and Egocentric condition ( $Q'=-1.83$ ;  $p<0.05$ ). The  $Q'$  test showed no significant difference in the influence of Reference Frame between GL and the control group ( $Q'(1)=1.78$ ,  $p=0.18$ ; Cramer's effect size:  $V=0.33$ ).

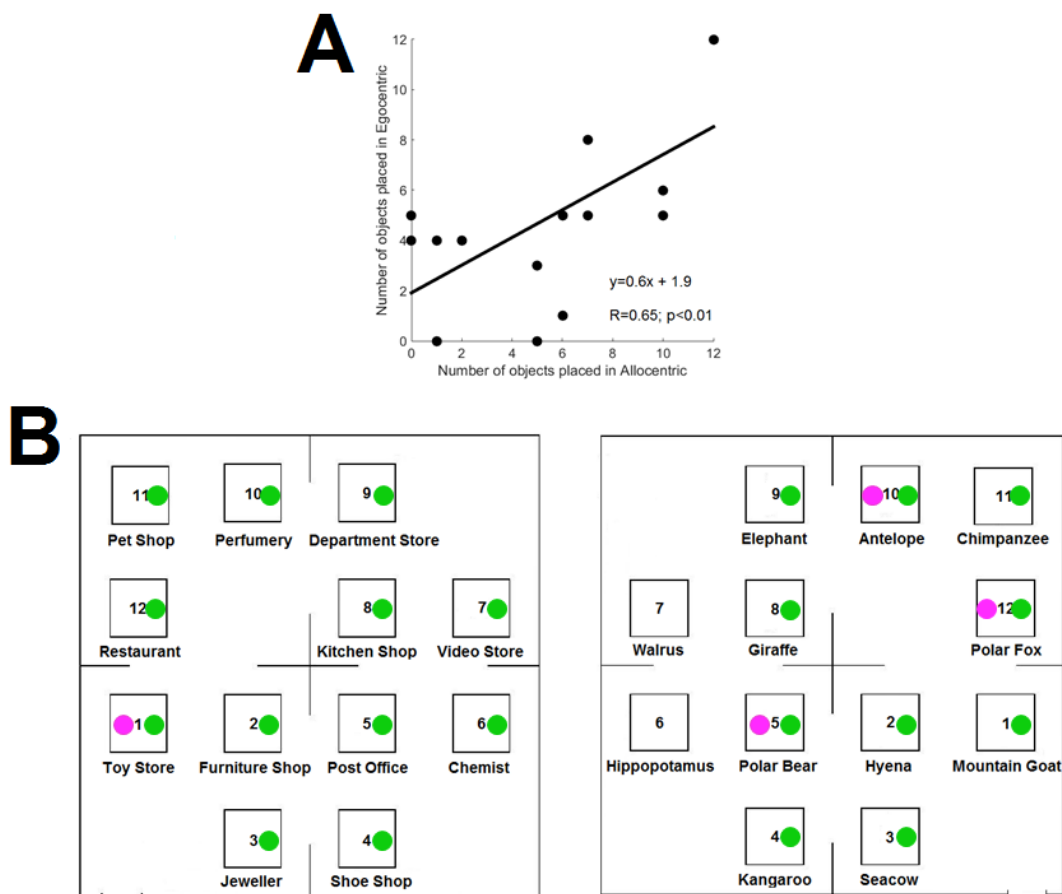


Figure 35: Results of the free-recall task in controls participants. A/ Correlation between the number of objects correctly placed in Allocentric and Egocentric conditions for the control participants. B/ Number of correctly-located objects for all control participants as a function of the order of enunciation of the object. Horizontal bars represent significant differences between the first, second and final object and the seventh object. C/ Correctly-located objects of GL (in magenta) and IW (in green). \*  $p<0.05$ ; \*\*  $p<0.01$ , significant difference.

When considering IW, case-group comparisons showed that IW reported more correct objects than control participants in both Allocentric ( $Q'=3.97$ ;  $p<0.001$ ) and Egocentric conditions ( $Q'=3.83$ ;  $p<0.001$ ), as illustrated in Figure 36B. The  $Q'$  test showed that when considering the influence of Reference Frame, IW's pattern of results did not significantly differ from the controls' pattern of results ( $Q'(1)=0.64$ ,  $p=0.42$ ; Cramer's effect size:  $V=0.2$ ).

Case-group comparisons were used to assess whether GL or IW remembered as many objects as controls did (considering all remembered objects, even those not correctly located). There was no significant difference in remembered objects between GL (11) and controls (mean=11.1) in the Allocentric condition ( $Q'=-0.35$ ;  $p=0.36$ ), but GL remembered fewer objects (10) than controls (mean=10.9) in the Egocentric condition ( $Q'=-2.3$ ;  $p<0.05$ ). A  $Q'$  test showed no significant difference in the pattern of results between GL and controls ( $Q'(1)=1.59$ ;  $p=0.2$ ; Cramer's effect size:  $V=0.31$ ). IW remembered all 12 objects in both conditions and case-group comparisons showed that IW remembered more objects than controls in both Allocentric ( $Q'=2.29$ ;  $p<0.05$ ) and Egocentric ( $Q'=2.55$ ;  $p<0.01$ ) conditions. A  $Q'$  test showed no significant difference between IW and controls' patterns of results ( $Q'(1)=0.08$ ;  $p=0.77$ ; Cramer's effect size:  $V=0.07$ ).

Figure 36B (right panel) illustrates that IW inverted two close objects in the Egocentric condition. To minimize the influence of such small errors on performance's analysis, all participants' data were also analysed with the rule that an object was considered to be correctly located when it was in the correct corner of the fictitious map. Using this less stringent approach, the number of correctly-located objects was still greater for controls in the Allocentric condition (mean=7.9) compared to GL (number=4;  $Q'=-3.31$ ;  $p<0.001$ ), but there was no significant difference in the Egocentric condition (controls' mean=6.8; vs GL number=6;  $Q'=-0.84$ ;  $p=0.2$ ). The number of correctly-located objects was greater for IW compared to the controls in the Allocentric condition (number=12;  $Q'=3.38$ ;  $p<0.001$ ) and in the Egocentric condition (number=12;  $Q'=4.04$ ;  $p<0.001$ ).

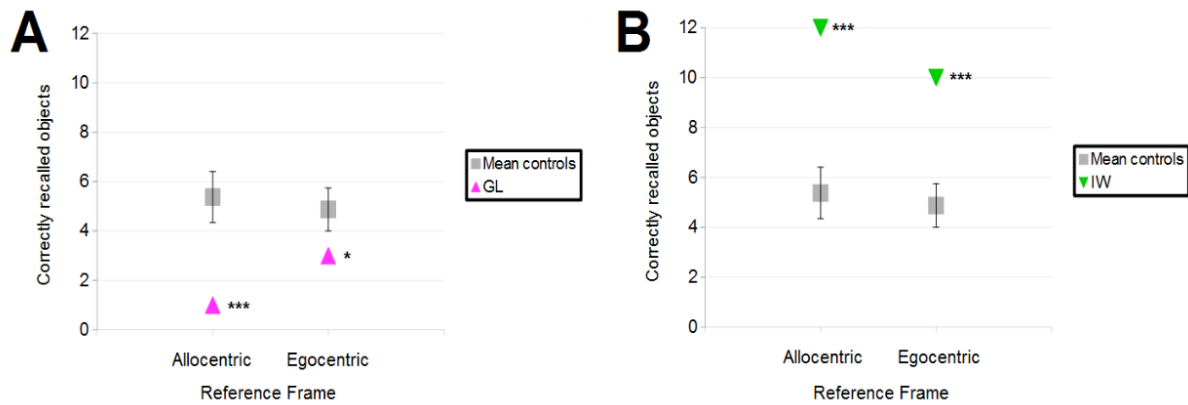


Figure 36: A/ Number of objects correctly placed for the control participants and deafferented participant GL as a function of Reference Frame. B/ Number of objects correctly placed for the control participants and deafferented participant IW. Error bars represent the standard error of the control group's mean. \* $p < 0.05$  \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference.

### 1.3. Summary

In summary, the reference frame used for an environment description did not appear to influence performance in this free-recall spatial cognition task, as no significant differences were found between allocentric and egocentric conditions, neither for controls nor for deafferented participants. Controls were better than GL while IW was better than controls, suggesting that proprioception is not the sole factor influencing spatial cognition. While the results obtained in the free-recall task give an overall view of the quality of the spatial model derived from the auditory description, the distance-comparison task was expected to provide a more detailed analysis of the spatial model, and of the underlying mechanisms, for each individual.

## 2. Distance-comparison task

### 2.1. Error score

#### 2.1.1. Control participants

Trials in which the participants failed to provide a response before the trial was terminated were excluded from the analyses (note that there were only 6 such trials out of 1728 in total). A 2x3 ANOVA [Reference Frame (Allocentric, Egocentric) x Distance Difference (Small, Medium, Large)] showed a significant main effect of Distance Difference ( $F(2,30)=11$ ;

$p < 0.001$ ). Figure 37 illustrates this effect, which reflects the well-characterized finding that the smaller the difference between the two distances, the more difficult the comparison. The Distance Difference effect thus results in greater errors in the Small Distance Difference compared to the other conditions, as confirmed by post-hoc analysis which showed that errors were greater when the Distance Difference was Small compared to when the Distance Difference was Medium ( $p < 0.05$ ) and Large ( $p < 0.001$ ). Errors were also greater when the Distance Difference was Medium compared to when the Distance Difference was Large ( $p < 0.05$ ). There was no significant effect of Reference Frame ( $F(1,15) = 0.1$ ;  $p = 0.74$ ) and no significant interaction between Reference Frame and Distance Difference ( $F(2,30) = 0.47$ ;  $p = 0.63$ ).

Independent t-tests revealed no significant difference in error score as a function of the First Reference Frame Presented ( $t(14) = -0.05$ ;  $p = 0.96$ ) or First Description Presented ( $t(14) = -1.2$ ;  $p = 0.24$ ). A t-test for related samples showed no significant effect of Environment (Zoo or Shopping Centre;  $t(15) = -1.2$ ;  $p = 0.24$ ).

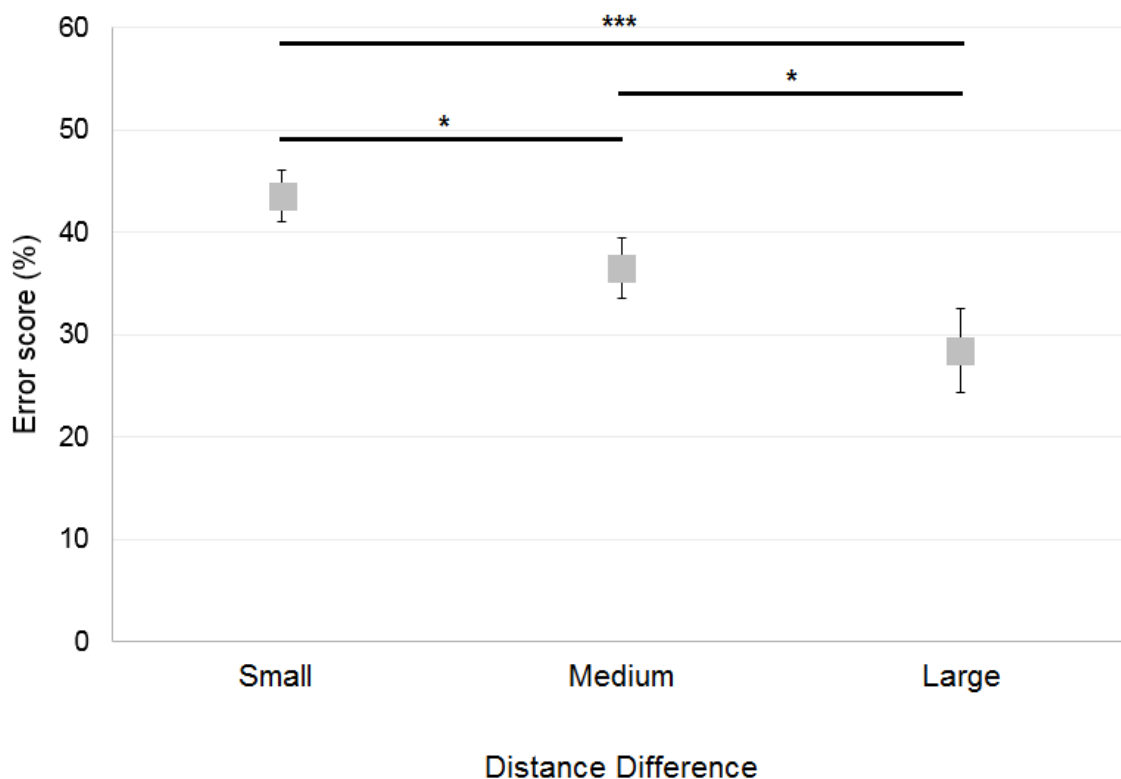


Figure 37 : Mean error scores obtained by control participants across Distance Differences. Horizontal bars represent significant differences. Error bars represent standard errors. \* $p < 0.05$  \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference.



### 2.1.2. Deafferented participants

The number of errors was used to compare the performance of each deafferented participant to that of age-matched controls. Case-group comparisons revealed that GL made significantly more errors than control participants in the Allocentric Reference Frame / Large Distance Difference ( $Q' = 2.85$ ;  $p < 0.01$ ) and in the Egocentric / Small conditions ( $Q' = 1.96$ ;  $p < 0.05$ ; see Figure 38A). In the Egocentric / Medium condition, GL made less errors than controls ( $Q' = -1.67$ ;  $p < 0.05$ ). The  $Q'$  test showed that GL's pattern of results did not significantly differ from that of the control group when considering the influence of Reference Frame ( $Q'(1) = 1.36$ ;  $p = 0.24$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.17$ ) and Distance Difference ( $Q'(2) = 2.53$ ;  $p = 0.28$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.16$ ). Yet, the interaction Reference Frame x Distance Difference was significant ( $Q'(2) = 11.03$ ;  $p < 0.01$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.34$ ), indicating that the pattern of results differed for controls and GL when considering Allocentric / Large and Allocentric / Small conditions ( $\psi = 2.61$ ;  $p < 0.05$ ). Indeed, Figure 38A illustrates that the difference between Allocentric / Small and Allocentric / Large conditions was greater for controls than for GL. Decomposition of the interaction also revealed a significant difference in the pattern of results between Egocentric / Small and Egocentric / Medium conditions ( $\psi = 2.78$ ;  $p < 0.05$ ), indicating that the change in performance was greater for GL compared to controls.

Figure 38B illustrates the fact that IW made fewer errors than control participants in all conditions. Case-group comparisons revealed that the differences were significant in the Allocentric / Small ( $Q' = -1.87$ ;  $p < 0.05$ ), Allocentric / Medium ( $Q' = -2.02$ ;  $p < 0.05$ ), Allocentric / Large ( $Q' = -3.76$ ;  $p < 0.001$ ), Egocentric / Small ( $Q' = -4.18$ ;  $p < 0.001$ ), Egocentric / Medium ( $Q' = -4.28$ ;  $p < 0.001$ ) and Egocentric / Large ( $Q' = -3.43$ ;  $p < 0.001$ ) conditions. The  $Q'$  test revealed no significant effect of Distance Difference ( $Q'(2) = 2.71$ ;  $p = 0.26$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.17$ ) but it showed an effect of Reference Frame ( $Q'(1) = 4.58$ ;  $p < 0.05$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.31$ ). Figure 38B illustrates this finding as the reduction of errors in Egocentric compared to Allocentric conditions was greater for IW compared to controls. The interaction Reference Frame x Distance Difference was significant ( $Q'(2) = 6.65$ ;  $p < 0.01$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.26$ ), indicating that the change in errors for IW between Allocentric / Large and Allocentric / Small conditions was greater than that of controls ( $\psi = 3.45$ ;  $p < 0.01$ ).

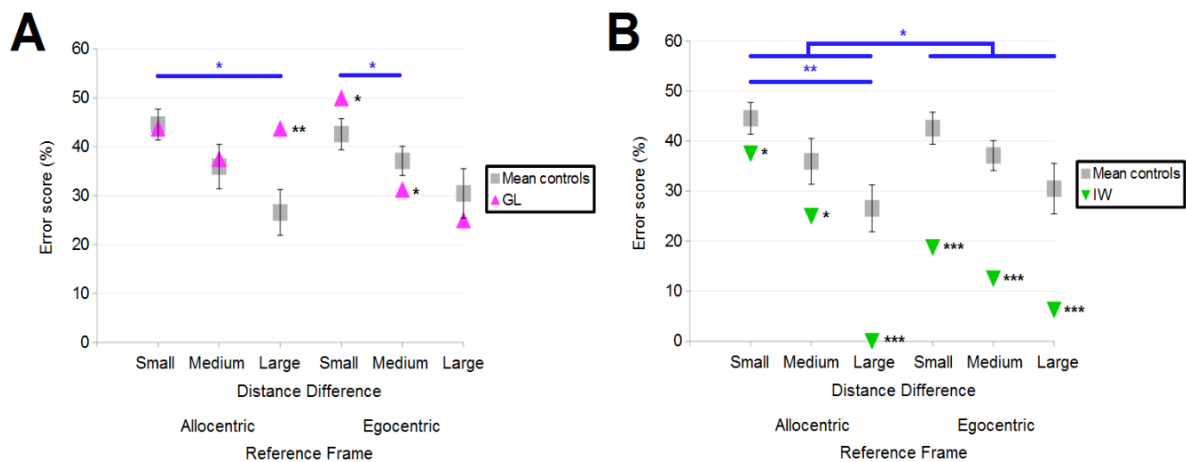


Figure 38 : A/ Mean error scores for controls and deafferented participant GL across Distance Differences and Reference Frames. B/ Mean error scores for controls and deafferented participant IW across Distance Differences and Reference Frames. Error bars represent standard errors of the controls' mean. Significant case-group comparisons are illustrated with black stars. Significant  $Q'$  tests are illustrated with blue stars. \* $p < 0.05$  \*\* $p < 0.01$  \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference.

## 2.2. Reaction time

### 2.2.1. Control participants

The reaction time across all correct trials (64% of trials) was analyzed. A 2x3 ANOVA [Reference Frame (Allothetic, Egocentric) x Distance Difference (Small, Medium, Large)] on the control participants' reaction time showed a significant main effect of Distance Difference ( $F(2,30)=18.2$ ;  $p < 0.001$ ; Figure 39), but no significant effect of Reference Frame ( $F(1,15)=0.8$ ;  $p=0.38$ ) and no significant interaction ( $F(2,30)=0.6$ ;  $p=0.55$ ). Post-hoc analysis showed that reaction time was greater when the Distance Difference was Small compared to Medium ( $p < 0.05$ ) or Large ( $p < 0.001$ ), as it can be seen on Figure 39. In addition, reaction time was greater when the Distance Difference was Medium compared to Large ( $p < 0.01$ ).

No significant difference in reaction time was found as a function of First Reference Frame Presented ( $t(14)=-1.69$ ;  $p=0.11$ ) and First Environment Presented ( $t(14)=-0.92$ ;  $p=0.37$ ). Also a t-test showed no significant effect of the Environment (Zoo or Shopping Centre;  $t(15)=-1.43$ ;  $p=0.17$ ). Similar findings were found when correct and incorrect responses were pooled. Note that a t-test for related samples showed that the reaction time of incorrect responses

(mean= $4.185 \pm 0.938$  seconds) was greater than that of correct responses (mean= $3.736 \pm 0.749$  seconds;  $t(15)=-2.58$ ;  $p<0.05$ ).

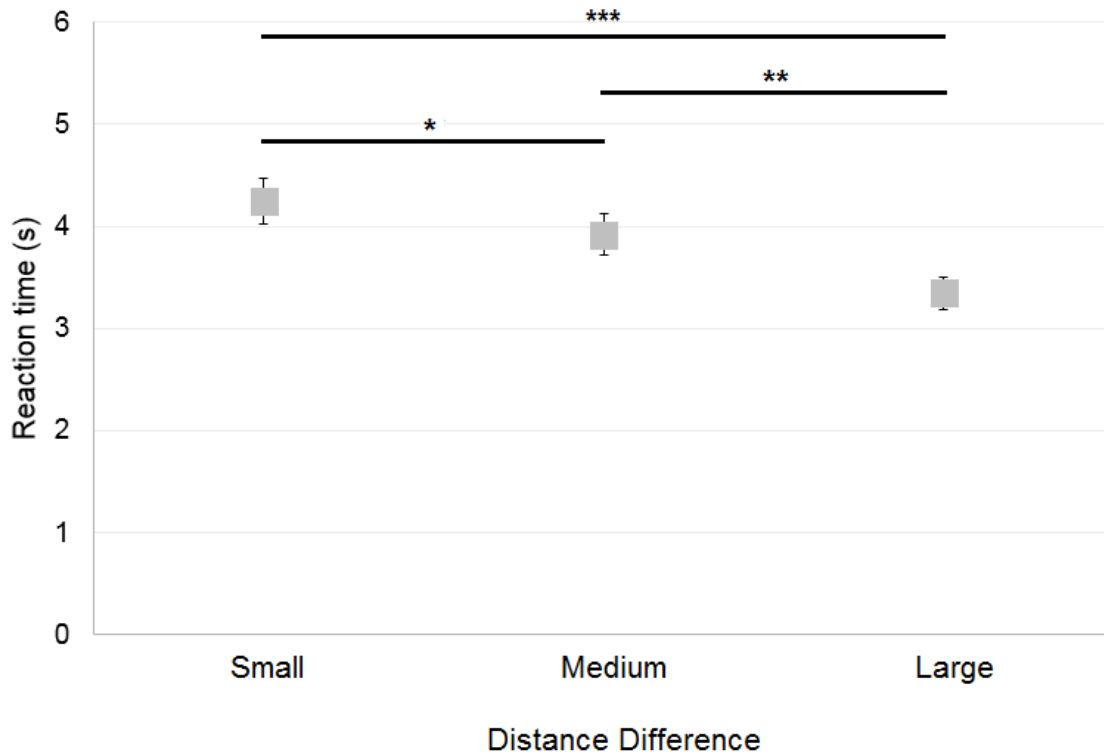


Figure 39: Mean reaction time of control participants across Distance Differences. Horizontal bars represent significant differences. Error bars represent standard errors. \* $p<0.05$ , \*\* $p<0.01$ , \*\*\* $p<0.001$ , significant difference.

### 2.2.2. Deafferented participants

Overall, both GL and IW had longer reaction times (in correct trials) than control participants. Figure 40A illustrates the case-group comparisons and the statistically-significant finding that GL was slower than control participants in all conditions [Allocentric Reference Frame / Small Distance Difference ( $Q'=3.01$ ;  $p<0.01$ ), Allocentric / Medium ( $Q'=4.43$ ;  $p<0.001$ ), Allocentric / Large ( $Q'=4.06$ ;  $p<0.001$ ), Egocentric / Small ( $Q'=4.3$ ;  $p<0.001$ ), Egocentric / Medium ( $Q'=2.6$ ;  $p<0.01$ ) and Egocentric / Large ( $Q'=4.24$ ;  $p<0.001$ )]. The  $Q'$  test showed no significant effect of the Reference Frame ( $Q'(1)=1$ ;  $p=0.32$ ; Cramer's effect size:  $V=0.15$ ) and Distance Difference ( $Q'(2)=1.89$ ;  $p=0.39$ ; Cramer's effect size:  $V=0.14$ ). However, the interaction Reference Frame x Distance Difference was significant ( $Q'(2)=47.19$ ;  $p<0.001$ ; Cramer's effect size:  $V=0.72$ ). This indicated that the pattern of results for GL differed

from that of controls between Allocentric / Small and Allocentric / Medium conditions ( $\psi=4.43$ ;  $p<0.001$ ): Figure 40A shows that the reaction time decreased for controls but not for GL. In addition, the change in reaction time between Allocentric / Medium and Allocentric / Large conditions ( $\psi=6.34$ ;  $p<0.001$ ) was greater for GL than for controls. Moreover, the pattern of results for GL differed from that of controls between Egocentric / Small and Egocentric / Medium conditions ( $\psi=3.66$ ;  $p<0.01$ ) as the change in reaction time was greater for GL than for controls. The pattern of results for GL also differed from that of controls between Egocentric / Medium and Egocentric / Large conditions ( $\psi=2.67$ ;  $p<0.05$ ) as reaction time decreased for controls but not for GL.

Figure 40B illustrates the case-group comparisons and the finding that IW was significantly slower than control participants in the Allocentric / Large ( $Q'=2.59$ ;  $p<0.01$ ) and in the Egocentric / Small ( $Q'=1.87$ ;  $p<0.05$ ) conditions. The  $Q'$  test showed no significant effect of Reference Frame ( $Q'(1)=0.75$ ;  $p=0.39$ ; Cramer's effect size:  $V=0.12$ ), Distance Difference ( $Q'(2)=0.57$ ;  $p=0.75$ ; Cramer's effect size:  $V=0.08$ ) and no significant interaction ( $Q'(2)=2.75$ ;  $p=0.25$ ; Cramer's effect size:  $V=0.17$ ). Similar findings were observed for the global reaction time including correct and incorrect responses.

Overall, IW gave more correct responses but was slower to answer compared to controls in the distance-comparison task. To take into account the speed-accuracy trade-off, a composite measure was used, which consisted in the number of correct responses divided by the mean reaction time. This was separately calculated for each experimental condition, for IW and the controls. Using this ratio, case-group comparisons revealed that IW performance remained significantly better than controls in Allocentric / Small (mean=2.4 correct responses/s; controls' mean=2.1;  $Q'=2.00$ ;  $p<0.05$ ) and Egocentric / Small (mean=2.8 correct responses/s; controls' mean=2.2;  $Q'=1.94$ ;  $p<0.05$ ) conditions. IW performance was marginally better in Allocentric / Large (mean=4.3 correct responses/s; controls' mean=3.6;  $Q'=1.64$ ;  $p=0.051$ ) and Egocentric / Medium (mean=3.4 correct responses/s; controls' mean=2.7;  $Q'=1.38$ ;  $p=0.083$ ) conditions. The  $Q'$  test showed no significant effect of the Reference Frame ( $Q'(1)=0.14$ ;  $p=0.71$ ; Cramer's effect size:  $V=0.05$ ), Distance Difference ( $Q'(2)=0.36$ ;  $p=0.36$ ; Cramer's effect size:  $V=0.06$ ) and no significant interaction ( $Q'(2)=0.53$ ;  $p=0.53$ ; Cramer's effect size:  $V=0.08$ ). Note that normalizing GL's reaction times by performance would only increase the difference from the controls.

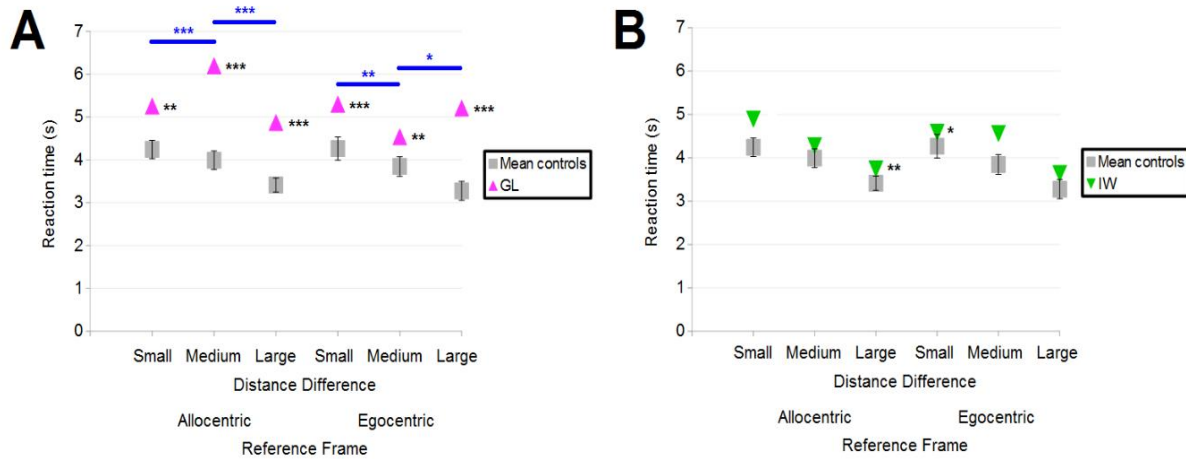


Figure 40: A/ Mean reaction time of control participants and deafferented participant GL across Distance Differences and Reference Frames. B/ Mean reaction time of control participants and deafferented participant IW across Distance Differences and Reference Frames. Error bars represent standard errors of the controls' mean. Significant case-group comparisons illustrated with black stars. Significant Q' tests illustrated with blue stars. \* $p < 0.05$  \*\* $p < 0.01$  \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference.

### 2.3. Variability of reaction time

#### 2.3.1. Control participants

Variability of reaction time was assessed by computing the standard deviation of the mean reaction time of correct responses. When first considering data of the control participants only, a 2x3 ANOVA [Reference Frame (Allocentric, Egocentric) x Distance Difference (Small, Medium, Large)] showed a significant main effect of Distance Difference ( $F(2,30)=5.9$ ;  $p < 0.01$ ; Figure 41), but no significant effect of Reference Frame ( $F(1,15)=0.5$ ;  $p = 0.5$ ) and no significant interaction ( $F(2,30)=0.2$ ;  $p = 0.79$ ). Post-hoc analysis showed that variability of reaction time was greater when the Distance Difference was Small compared to Large ( $p < 0.01$ ) and that variability of reaction time was greater when the Distance Difference was Medium compared to Large ( $p < 0.05$ ). No significant effect was found for the Environment (Zoo or Shopping Centre;  $t(15)=-1.09$ ;  $p = 0.29$ ), First Environment Presented ( $t(14)=0.06$ ;  $p = 0.95$ ) and for First Reference Frame Presented ( $t(14)=-1.58$ ;  $p = 0.14$ ).

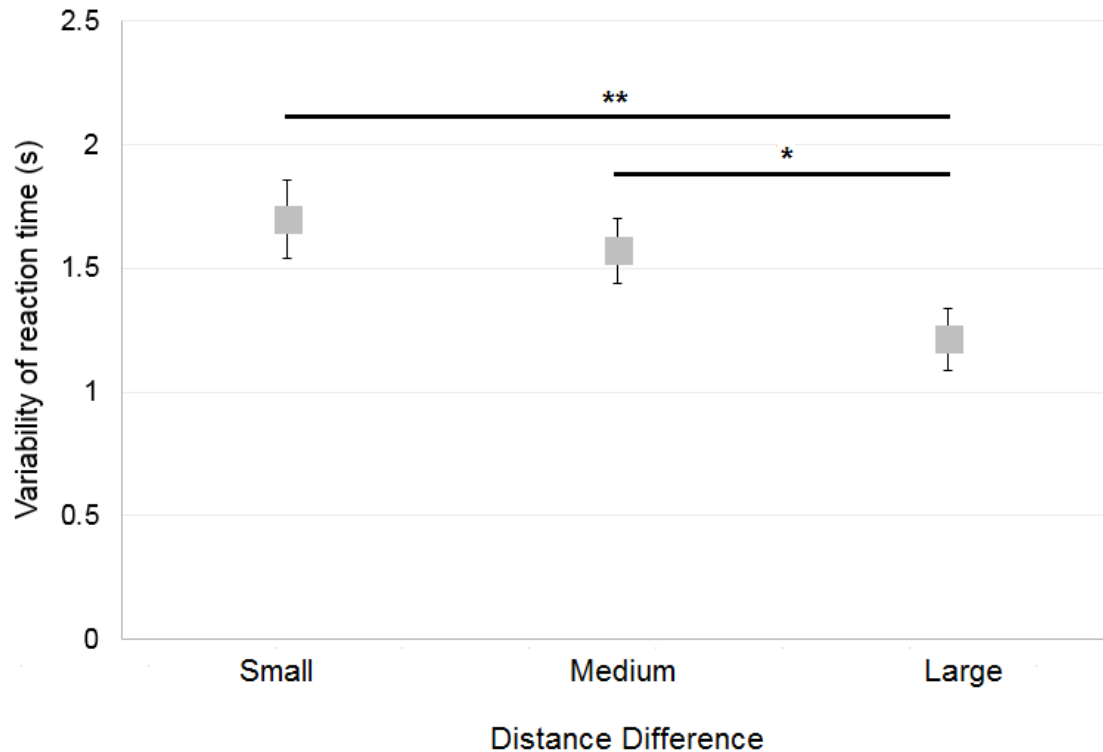


Figure 41: Mean variability of the control participants' reaction time across Distance Differences. Horizontal bars represent significant differences. Error bars represent standard errors. \* $p < 0.05$  \*\* $p < 0.01$ , significant difference.

### 2.3.2. Deafferented participants

Overall, GL had a variability of reaction time similar to controls. When considering each specific condition in case-group comparisons, results (illustrated in Figure 42A) showed that only one significant difference could be found between GL and controls: GL had a smaller variability of reaction time than control participants in the Egocentric / Medium condition ( $Q' = -2.57$ ;  $p < 0.01$ ). The  $Q'$  test showed no significant effect of the Reference Frame ( $Q'(1) = 0.02$ ;  $p = 0.89$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.02$ ), Distance Difference ( $Q'(2) = 3.15$ ;  $p = 0.21$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.18$ ) and no significant interaction ( $Q'(2) = 5.35$ ;  $p = 0.07$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.23$ ).

Case-group comparisons showed that IW's reaction times were more variable than that of controls, as illustrated in Figure 42B [Allocentric Reference Frame / Small Distance Difference ( $Q' = 1.52$ ;  $p = 0.06$ ), Allocentric / Medium ( $Q' = 2.82$ ;  $p < 0.01$ ), Allocentric / Large ( $Q' = 3.45$ ;  $p < 0.001$ ), Egocentric / Small ( $Q' = 3.77$ ;  $p < 0.001$ ), Egocentric / Medium ( $Q' = 3.38$ ;

$p < 0.001$ ) and the Egocentric / Large ( $Q' = 4.25$ ;  $p < 0.001$ )]. The  $Q'$  test showed a significant effect of Reference Frame ( $Q'(1) = 6.54$ ;  $p < 0.05$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.37$ ) indicating that IW's variability of reaction time changed more between Egocentric and Allocentric conditions compared to controls. No significant effect of Distance Difference was found ( $Q'(2) = 0.12$ ;  $p = 0.94$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.03$ ) and no significant interaction either ( $Q'(2) = 3.21$ ;  $p = 0.2$ ; Cramer's effect size:  $V = 0.18$ ).

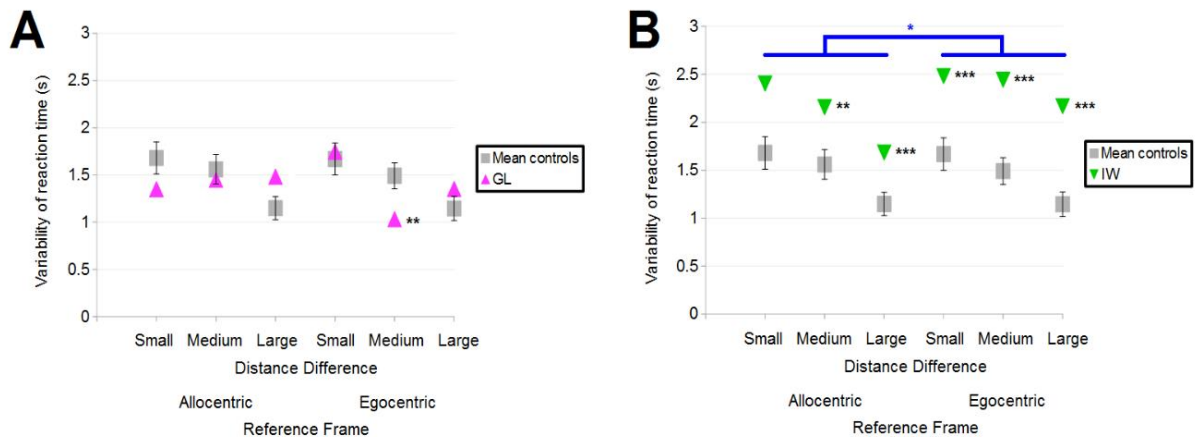


Figure 42: A/ Mean variability of reaction time for the control participants and deafferented participant GL across Distance Differences and Reference Frames. B/ Mean variability of reaction time for the control participants and deafferented participant IW across Distance Differences and Reference Frames. Error bars represent standard errors of the controls' mean. Significant case-group comparisons are illustrated with black stars. Significant  $Q'$  tests are illustrated with blue stars. \* $p < 0.05$  \*\* $p < 0.01$  \*\*\* $p < 0.001$ , significant difference.

#### 2.4. Summary

In the distance comparison task, control participants made less errors as the Distance Difference increased. Similarly, an increase in Distance Difference led to a decrease in the reaction time and in the variability of reaction time. The Reference Frame did not significantly influence any of the dependent variables in this task. It is however difficult to conclude on the influence of proprioceptive loss on the quality of the spatial representation, as the two individuals differed from the controls in opposite directions: indeed, GL made more errors, especially in the Allocentric / Large condition, and IW made less errors than controls in all conditions. However, we found that for both deafferented participants, reaction time was altered compared to controls, even when controlling for any potential speed-accuracy trade-off.

### 3. Minnesota Paper Form Board (MPFB)

#### 3.1. Control participants

Mean score for controls was  $15.8 \pm 3.8$  correct responses (31 was the best possible score and scores ranged between 9 and 20). A significant, negative correlation was found between the MPFB's score and the error score in the Allocentric condition for the distance-comparison task ( $r=-0.6$ ;  $p<0.05$ ; see Figure 43A). This indicates that for controls, the greater the performance in the MPFB test, the greater the performance in the distance-comparison task in the Allocentric condition.

#### 3.2. Deafferented participants

GL scored 11 in the Minnesota Paper Board Form and IW scored 17. Case-group comparisons showed that GL's score was smaller than the mean score of controls ( $Q'=-2.95$ ;  $p<0.01$ ; see Figure 43B) and that no significant difference was found between IW's score and the mean score of controls ( $Q'=0.92$ ;  $p=0.18$ ).

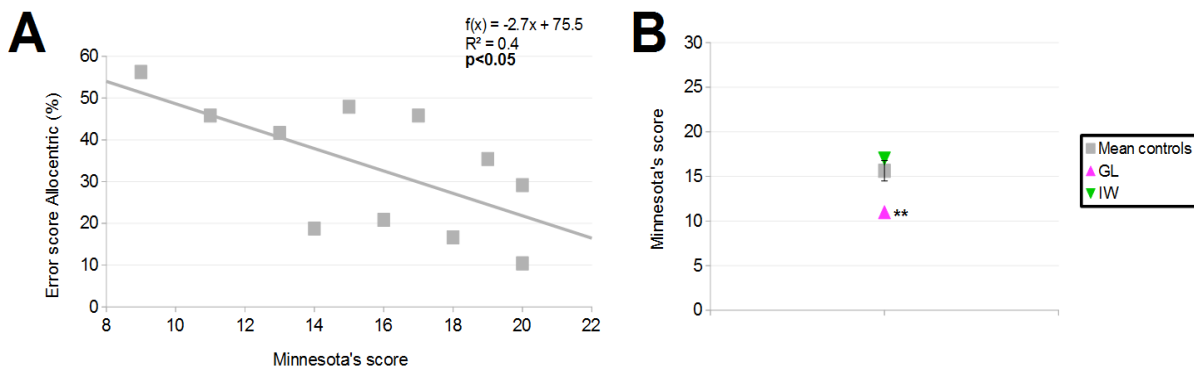


Figure 43: A/ Correlation between Minnesota Paper Form Board (MPFB)'s score ( $x$ ) and error score in the Allocentric condition of the distance-comparison task, for controls ( $y$ ). B/ MPFB's score for the controls and the deafferented participants. Error bars represent standard errors of controls' mean.  $**p<0.01$ , significant difference.



### *4. Neuropsychological assessment of GL memory and attention*

GL's performance in the free-recall task was impaired with respect to controls, while IW outperformed controls. In the distance-comparison task, GL made more errors than controls in a couple of experimental conditions. To explore the possibility that GL's impairments were related to memory impairments, a neuropsychologist assessed GL's memory with the Wechsler Memory Scale-III (WMS-III; Wechsler, 2001). GL received an overall score of 106 for her general memory capacities, and a score of 105 for her working memory. With respect to normal data of age-matched controls (score= $100 \pm 15$ ), this corresponds to the 66<sup>th</sup> and 63<sup>rd</sup> percentile, respectively. No significant impairment was detected in subtests of logical memory (immediate auditory recall=10; delayed auditory recall=11; general memory recall=11) compared to controls (score= $10 \pm 3$ ). To explore the possibility that GL's impairments were related to attention impairments, GL's sustained attention was assessed with a Test Battery of Attentional Performance (TAP version 2.2; Zimmermann & Fimm, 2002). GL's total score corresponded to the 54<sup>th</sup> percentile, i.e., attention capacities were similar to age-matched controls. Overall, the neuropsychological assessment of GL revealed normal memory and attention capacities, suggesting that memory and attention issues are unlikely to explain GL's impairments in the spatial cognition tasks.

## Discussion

This study investigated how proprioception might influence the ability to form spatial mental models and the ability to infer spatial relationships from these. Using methods similar to Noordzij et al. (2006), performance of two chronically deafferented participants and of a control group were compared in a distance-comparison task and a free-recall task after they listened to an auditory description of a spatial environment. The type of description was presented according to either an egocentric or an allocentric reference frame. Participants were also assessed on a visuo-spatial test: the Minnesota Paper Form Board.

The distance-comparison task was difficult, as reflected by the high global error score of control participants (36.2%), which was similar to that obtained in the Noordzij & Postma (2005) and Noordzij et al. (2006) studies. Elderly adults have been found to be impaired compared to young adults when they have to form a mental model from a description that contains 4 elements (Copeland & Radvansky, 2007), so substantial errors were expected in our 12 elements description. When control participants had to compare two distances, a main effect of the distance difference was observed: as in previous work, the larger the distance difference, the smaller the error score. This effect has been described as the “symbolic distance effect” (Denis & Zimmer, 1992; Afonso et al., 2003; Denis, 2008) and our work confirms that even without metrical information in the description of a spatial environment, participants can infer distance information from a recently formed spatial model. Results from the distance-comparison task and from the free-recall task did not reveal any significant difference between allocentric and egocentric conditions, consistent with previous work (Tversky, 1991; Taylor & Tversky, 1992). This suggests that more work is necessary to determine the influence of a description’s reference frame on the formation of a spatial mental model. A different task may be tested as, in the present study and in previous work (Noordzij & Postma, 2005; Noordzij et al., 2006), participants were asked in the distance-comparison task to focus on the bird-flight distance that separated two enunciated objects. Such instruction may have resulted in a recoding of the spatial representation built during the egocentric condition into an allocentric reference frame. Such recoding may explain the positive correlation between recalled objects in allocentric and egocentric reference frames and the non-significant effect of reference frame in the distance-comparison and free-recall tasks.

## Article 4

Since visual loss has been shown to influence the formation of spatial models (see for instance Noordzij et al., 2006; Pasqualotto et al., 2013), we hypothesized that proprioceptive loss might also influence the formation of spatial models. Such sensory impairment could interact with the used reference frames given the various specificities of sensory systems. Indeed, it has been suggested that visual information is initially coded in retinotopic coordinates, auditory information is initially coded in to head-centred coordinates, whereas proprioceptive and tactile information are initially coded in somatotopic coordinates (Cohen & Andersen, 2002, see also O'Brien & Auvray, 2016, for a discussion). Studying this issue is complex because several other factors interact. For instance, the spatial coordinates of a tactile stimulus can be referenced to the stimulated body part, to the entire body, or to the external world (Arnold et al., 2016; 2017b; Arnold & Auvray, 2017) and these different reference frames can conflict, for instance when presenting tactile stimuli to crossed arms (Shore et al., 2002). However challenging, in what follows we discuss the possible influences of several inter-individual differences (and in particular the differences between the two deafferented participants) in addition to the effect of the loss of proprioception.

The first main result to emerge from our study is that despite a massive loss of proprioception, deafferented individuals can form a reasonably good mental model based on a verbal description formatted in either allocentric or egocentric reference frames. In most experimental conditions, the two deafferented participants made less than 50% of errors (chance level when considering that participants had to respond either 'Longer' or 'Shorter'). Such performance was surprising in particular in the egocentric condition because previous work on GL highlighted how the loss of proprioception could impair the representation of self attributes (Blouin et al., 1993; Ghez et al., 1995). In the present study, GL generally performed worse than controls. After the experiment, GL acknowledged struggling with the terms "east" and "west", suggesting some degree of uncertainty in the allocentric representation. This may be linked to the observation that in contrast to the egocentric condition, her error scores across the three distance differences in the allocentric condition did not show the expected linear trend, which may suggest an impaired formation of the spatial model in an allocentric reference frame. This appears to be supported by the small number of objects GL correctly reported in the free-recall task. GL's deficit in the allocentric condition may be linked to difficulties in visuo-spatial imagery, which were evidenced with the Minnesota Paper Form Board: in this visuo-spatial test, her score was significantly lower than that of controls.

## Article 4

We had the rare opportunity to work with another, well-characterized deafferented individual. IW performed better than controls in the free-recall task but also in the distance-comparison task when considering the error score. Thus, a massively-deafferented individual can build an accurate spatial model. The fact that IW could outperform healthy controls in a spatial cognition task may be related to his ‘cognitive style of life’ and also to his usually cautious approach. Since he lost proprioception, IW has been using huge mental efforts to perform daily activities and in particular to control his movements (Cole, 1995, 2016). Such reliance on cognitive resources was highlighted by Ingram et al. (2000) who studied IW’s motor performance in conditions with and without a concurrent, arithmetic task. Their results showed that IW’s motor performance was severely impaired when he had to divide his attention with a counting backward task.

Cole (1995) highlighted the fact that IW could focus his attention more successfully than normal controls could. This capacity to focus attention may be linked to an increased working memory, which could influence visuo-spatial abilities (Farmer et al., 1986; Garden et al., 2002). Working memory is an individual feature that has been linked to visuo-spatial abilities as, for instance, dual-task studies reported that performance in visuo-spatial tasks is impaired when working memory is loaded with secondary verbal or spatial tasks (Farmer et al., 1986; Garden et al., 2002; Meilinger et al., 2008). Also, working memory has been found to be positively correlated to visuo-spatial abilities across individuals (Hegarty et al., 2006). While we did not find a working memory deficit for GL and therefore cannot link her working memory capacities with her results in the distance comparison task. One should address the hypothesis that IW has a better than average working memory capacity which may explain the accuracy of his spatial representations. Further tests are needed on IW and healthy controls to precisely characterize the influence of working memory on spatial cognition.

IW, after his proprioceptive loss, has been able to drive again and he developed a company whose aim is to assess how accessible public and private buildings are for the disabled. IW has used GPS and maps, and he likely developed his visuospatial skills, as highlighted by the fact that he has vivid memories of places such as hotels or movie theaters that he visited many years previously (Cole, 2016). In addition, ter Horst et al. (2012) showed that IW’s visual imagery processes were enhanced compared to controls. It remains unclear which specific individual difference is key when comparing IW and GL but here, differences in task performance may be explained at least partly by visuo-spatial imagery as GL was a low

## Article 4

performer, not IW, in the Minnesota Paper Form Board test. Denis (2008) previously reported that individuals who performed well in such a visuo-spatial test also performed well in a distance-comparison task. In line with this finding, we found a positive correlation between the Minnesota Paper Form Board's score and the error score in the Allocentric condition of the distance-comparison task. Neck proprioception (present for IW but absent for GL) may also partly explain the differences found in the present study. In the future, it will be interesting to assess more thoroughly the attentional and visuospatial skills of these, and additional, deafferented individuals compared to controls.

One factor that should be taken into account, and further studied, is the influence of being a wheelchair user on spatial cognition. Both GL and IW have been using the wheelchair for years: GL ever since her proprioceptive loss while IW used a wheelchair for the first few years, then abandoned it as he regained the ability to walk. IW eventually returned to wheelchair use about 17 years ago to ease back pain and has used it full time for the last 10 years. It is possible that using a wheelchair influences the preferred reference frame, and thus spatial cognition. In fact, and of interest for the present study, there is evidence that spinal cord injury, which often leads individuals to use a wheelchair, can result in cognitive impairments such as deficits in visuospatial perception (Davidoff et al., 1992; Craig et al., 2017).

The second main result to emerge from our study is that both deafferented participants had a higher overall reaction time than controls. This is in line with findings of Lajoie et al. (1996), who reported that IW responded later to a tone while walking compared to controls. This result suggested that he uses a substantial amount of attention to control posture and gait, something that IW acknowledges. Even sitting in a wheelchair requires attention for IW and GL to maintain posture, and the only time when such proprioceptively-deafferented individuals are freed of this kind of attention requirements is when lying in a secure bed (Cole, 2016). Since both deafferented individuals performed the task while sitting, perhaps this postural control represented a dual task, hence their higher reaction time compared to controls. Alternatively, the loss of proprioception could specifically impact the reaction time when a participant has to infer spatial relationships from a spatial model. The loss of proprioception has been shown to impact the timing in sensorimotor tasks (Bard et al., 1992; Sainburg et al., 1993), and further experiments should be conducted to assess whether such loss directly influences spatial cognition. Here, GL's longer reaction times may be due to the difficulty of the cognitive task, as she made more errors than controls. On the other hand, IW made less errors than controls.

## Article 4

One possibility is that his longer reaction time reflects a conservative strategy to perform the task, something that IW confirmed afterward, acknowledging that he had developed a natural tendency to take his time to perform well. The analysis of reaction time variability offered some insights on this possible strategy. Reaction time was found to be more variable for IW compared to controls in all experimental conditions, and further analysis revealed that IW appeared to respond quickly (approximately in 2 seconds) when, presumably, he was certain about his answer (although it could be correct or incorrect) while when he was uncertain, he appeared to take more time than controls before finally responding. This likely explains the increase in his mean and variable reaction times.

In summary and to respond to the question ‘Does proprioception influence spatial cognition?’, our findings on reaction time indicate that proprioception can have an impact on performance in a spatial cognition task, extending previous work by ter Horst et al. (2012). However, despite this increase in reaction times for both deafferented participants, the quality of their spatial representation differed, indicating that other factors such as attention, memory, and visuo-spatial abilities may all contribute to spatial cognitive skills.

## Appendix

### *Description of the shopping centre in an allocentric reference frame*

The shopping centre is a square and is divided into four zones. The first zone is the southwest corner of the shopping centre, the second zone is the southeast corner of the shopping centre, the third zone is the northeast corner of the shopping centre and the fourth zone is the northwest corner of the shopping centre. There are three stores in each zone and these stores are all squares of the same size. The entrance is on the west side of the south wall and the entrance is pointed to the north.

The **toy store** is in the northwest corner of the first zone. To the east of the **toy store** is the **furniture shop**, in the northeast corner of the first zone. To the south of the **furniture shop** is the **jeweller**, in the southeast corner of the first zone.

To the east of the **jeweller** is the **shoe shop**, in the southwest corner of the second zone. To the north of the **shoe shop** is the **post office**, in the northwest corner of the second zone. To the east of the **post office** is the **chemist**, in the northeast corner of the second zone.

To the north of the **chemist** is the **video store**, in the southeast corner of the third zone. To the west of the **video store** is the **kitchen shop**, in the southwest corner of the third zone. To the north of the **kitchen shop** is the **department store**, in the northwest corner of the third zone.

To the west of the **department store** is the **perfumery**, in the northeast corner of the fourth zone. To the west of the **perfumery** is the **pet shop**, in the northwest corner of the fourth zone. To the south of the **pet shop** is the **restaurant**, in the southwest corner of the fourth zone. To the south of the **restaurant** is the first zone again.

### *Description of the shopping centre in an egocentric reference frame*

In the shopping centre, there are stores. These are all isolated square units of the same size. You enter the shopping centre in the first zone and in front of you is the **toy store**. You walk towards the **toy store** and in front of the **toy store** you turn to the right with an angle of 90 degrees and then you walk straight on. Next, you come to the **furniture shop** on your left and the **jeweller** on your right.

## Article 4

You walk straight in between the **furniture shop** and the **jeweller** and then you come to the **postal office** on your left and the **shoe shop** on your right. You are now in the second zone of the shopping centre. You walk straight with the **shoe shop** still on your right and then you turn left with an angle of 90 degrees. The **postal office** is still on your left and the **chemist** is to your right.

You walk straight with the **chemist** on your right and then you come to the **video store** on your right and the **kitchen shop** on your left. You are now in the third zone of the shopping centre. You walk straight with the **video store** on your right and then you turn left with an angle of 90 degrees. The **kitchen shop** is still on your left and the **department store** is now on your right. You walk straight with the **department store** on your right and then you come to the **perfumery** on your right. You are now in the fourth zone of the shopping centre. You walk straight with the **perfumery** on your right and in front of you to the right is the **pet shop**. You then turn left with an angle of 90 degrees such that the **pet shop** is behind you to the right and the **restaurant** is now directly to your right. You walk straight with the **restaurant** on your right. If you keep walking straight, you are back in the first zone.

### *Description of the zoo in an allocentric reference frame*

The zoo is a square and is divided into four zones. The first zone is the southeast corner of the zoo, the second zone is the southwest corner of the zoo, the third zone is the northwest corner of the zoo, and the fourth zone is the northeast corner of the zoo. There are three cages with animals in each zone, and these cages are all squares of the same size. The entrance is on the east side of the south wall and the entrance is pointed to the north.

The **mountain goats** are in the northeast corner of the first zone. To the west of the **mountain goats** are the **hyenas**, in the northwest corner of the first zone. To the south of the **hyenas** are the **sea cows**, in the southwest corner of the first zone.

To the west of the **sea cows** are the **kangaroos**, in the southeast corner of the second zone. To the north of the **kangaroos** are the **polar bears**, in the northeast corner of the second zone. To the west of the **polar bears** are the **hippopotamus**, in the northwest corner of the second zone. To the north of the **hippopotamus** are the **walrus**, in the southwest corner of the third zone. To the east of the **walrus** are the **giraffes**, in the southeast corner of the third zone. To the north of the **giraffes** are the **elephants**, in the northeast corner of the third zone.



## Article 4

To the east of the **elephants** are the **antelopes**, in the northwest corner of the fourth zone. To the east of the **antelopes** are the **chimpanzees**, in the northeast corner of the fourth zone. To the south of the **chimpanzees** are the **polar foxes**, in the southeast corner of the fourth zone. To the south of the **polar foxes** is the first zone again.

### *Description of the zoo in an egocentric reference frame*

In the zoo, there are enclosed cages. These are all isolated square units of the same size. You enter the zoo in the first zone and in front of you are the **mountain goats**. You walk towards the **mountain goats** and in front of the **mountain goats** you turn to your left with an angle of 90 degrees and then you walk straight on. Next, you come to the **sea cows** on your left and the **hyenas** on your right.

You walk straight in between the **sea cows** and the **hyenas** and then you come to the **kangaroos** on your left and the **polar bears** on your right. You are now in the second zone of the zoo. You walk straight with the **kangaroos** still on your left and then you turn right with an angle of 90 degrees. The **polar bears** are still on your right and the **hippopotamuses** are now on your left. You walk straight with the **hippopotamuses** on your left and then you come to the **walruses** on your left and the **giraffes** on your right. You are now in the third zone of the zoo. You walk straight with the **walruses** on your left and then you turn right with an angle of 90 degrees. The **giraffes** are still on your right and the **elephants** are now on your left.

You walk straight with the **elephants** on your left and then you come to the **antelopes** on your left. You are now in the fourth zone of the zoo. You walk straight with the **antelopes** on your left and in front of you to the left are the **chimpanzees**. You then turn right with an angle of 90 degrees such that the **chimpanzees** are behind you to the left and the **polar foxes** are now directly to your left. You walk straight with the **polar foxes** on your left. If you keep walking straight, you are back in the first zone.

# Discussion

## Article 4

Avec nos travaux, nous nous sommes penchés sur la potentielle influence des représentations internes sur l'adaptation sensorimotrice et la cognition spatiale. Nous avons également constaté les effets de la proprioception sur ces deux phénomènes et observé une variabilité inter-individuelle très prononcée.

La représentation du mouvement peut se dissocier en représentations extrinsèque et intrinsèque. En soi, ces représentations se combinent afin de permettre l'adaptation sensorimotrice à une perturbation, ce qui se traduit notamment par un post-effet toujours présent avec le membre exposé (article 1). Cependant, ces représentations s'opposent lorsque nous tentons cette fois d'observer un post-effet avec le membre non-exposé, et ainsi nous avons des participants qui présentent un post-effet suivant une représentation extrinsèque tandis que d'autres suivent une représentation intrinsèque, traduisant une certaine variabilité inter-individuelle. Ces résultats seront discutés dans la première partie de la discussion.

Nous avons également observé un effet de la proprioception sur le mouvement (article 2) et sur l'adaptation sensorimotrice (article 3). La perte de proprioception modifie drastiquement la sortie motrice des participants désafférentés qui se sont totalement adaptés à leur condition. Ces résultats seront discutés dans la deuxième partie de la discussion.

La représentation de l'espace peut se dissocier en représentations allocentrée et égocentrée. Ces représentations n'ont pas eu d'influence apparente sur une tâche de cognition spatiale, néanmoins nous avons relevé une variabilité inter-individuelle très forte (article 4). Ainsi, ce seraient des caractéristiques individuelles qui permettraient d'avoir une performance optimale sur une tâche de cognition spatiale. La proprioception, quant à elle, a semblé jouer un rôle sur le temps de réaction de notre tâche de cognition spatiale. Ces résultats seront discutés dans la troisième partie de la discussion.

Enfin, seront abordées en quatrième et ultime partie de discussion, les différentes perspectives d'études.

## **I/ Le transfert inter-membre d'adaptation sensorimotrice**

Raphael Nadal, le célèbre joueur de tennis professionnel, est droitier. Pourtant, des raisons stratégiques l'ont poussé à adopter une prise de raquette en gaucher et à connaître dans la foulée un succès phénoménal. Cependant, nous ne sommes pas Raphael Nadal, et il est très ardu de tenter de réaliser une habileté motrice avec son membre non-dominant. Une activité de précision comme l'écriture sera difficile à effectuer avec le membre non-dominant avec pour impact principal la dégradation de la performance (qualité d'écriture, vitesse) par rapport au membre dominant. De plus, une diminution de la performance peut être observée également lorsque le membre non-dominant est utilisé pour une activité impliquant majoritairement la force, comme la contraction maximale volontaire (Armstrong & Oldham, 1999). Dans son histoire, Takuya Mitsuda, évoque les difficultés que traverse le héros, Goro Honda, à devoir apprendre à effectuer des lancers avec son membre non-dominant afin de pouvoir continuer à jouer au baseball même après avoir subi une blessure à son membre dominant. Tous ces éléments révèlent à la fois la difficulté de transférer une habileté apprise avec le membre dominant vers le membre non-dominant et la possibilité qu'un tel phénomène puisse se produire.

Nous avons étudié le transfert inter-membre via la tâche de pointage réalisée avec perturbation, pour savoir dans quelles mesures ce transfert pouvait se produire. Nos résultats montrent en moyenne (ensemble de nos participants) que le transfert inter-membre est absent, ou plutôt non significatif selon des tests statistiques de groupe, faisant ainsi écho à d'autres études (Martin et al., 1996 ; Kitazawa et al., 1997). Pour les perturbations de type visuelle (prismes et rotation visuo-motrice), la proportion de transfert inter-membre, quand elle est présente, représente entre 20 et 50% de ce qui est appris par le membre exposé (Harris, 1963 ; Wang & Sainburg, 2004b ; Taylor et al., 2011). Afin d'étudier le transfert inter-membre, les chercheurs en contrôle moteur ont rapidement tenté de découvrir les facteurs pouvant provoquer, faciliter, accroître la quantité de transfert. Des facteurs ont semblé avoir été identifiés comme pouvant provoquer la venue du transfert comme la liberté totale du haut du corps (Hamilton, 1964), la privation du retour visuel pendant réalisation du pointage (Cohen, 1967), la distribution non-massée de la pratique durant l'adaptation (Taub & Goldberg, 1973), ou encore l'introduction abrupte de la perturbation (Malfait & Ostry, 2004). Cependant, d'autres

## I/ Le transfert inter-membre d'adaptation sensorimotrice

études se sont placées en contradiction de ces résultats, minimisant ainsi l'impact de tels facteurs (Cohen, 1973 ; Choe & Welch, 1974 ; Taylor et al., 2011).

Ainsi, les facteurs environnementaux qui faciliteraient le transfert inter-membre demeurent incertains, néanmoins une piste intéressante a été proposée avec les travaux de Carroll et al. (2014). Ceux-ci ont proposé que le fait d'effectuer un pointage avec le membre non-dominant disposant d'un alignement visuel et segmentaire avec la condition d'adaptation permet d'augmenter drastiquement la proportion de transfert jusqu'à 76% tandis que les conditions disposant d'un alignement uniquement visuel ou segmentaire disposent d'une proportion de transfert amoindrie (respectivement 19% et 8%). La majorité des études réalisées sur le transfert inter-membre disposent de conditions de pointage avec le membre non-dominant qui sont uniquement alignées sur un plan visuel (dont nos études), ce qui justifierait alors pourquoi la quantité de transfert inter-membre est si limitée voire parfois absente. En effet, lorsqu'une perturbation induisant une déviation vers la droite est employée, le participant peut « contrer » la perturbation en réalisant un pointage qui va lui permettre d'aboutir plus à gauche. Afin d'aboutir plus à gauche, le participant va effectuer un mouvement d'adduction, le rapprochant ainsi du plan médian. Ainsi, d'un point de vue visuel le participant a contré la perturbation en allant vers la gauche tandis que d'un point de vue segmentaire le participant a contré la perturbation en se rapprochant du plan médian. Si le participant doit effectuer un mouvement avec son membre non-adapté vers une cible située droit devant lui, alors il y aura inévitablement un conflit entre ce qui est appris d'un point de vue visuel et ce qui est appris d'un point de vue segmentaire (Figure 44).

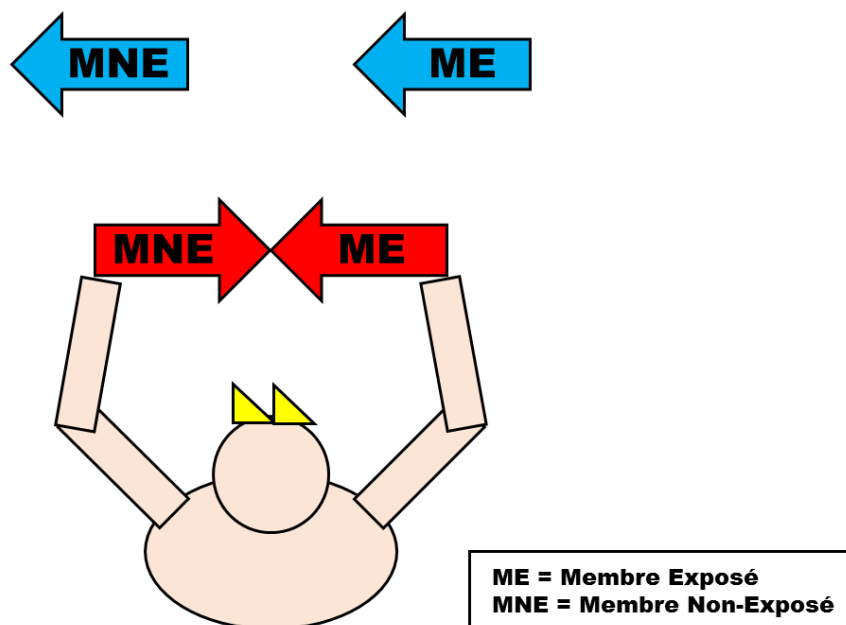


Figure 44 : Représentation schématique de la *compensation visuelle* (flèches bleues) et de la *compensation segmentaire* (flèches rouges) faisant face à une perturbation prismatique induisant une déviation du mouvement vers la droite. Afin de contrer la perturbation (ici sur cet exemple avec le membre droit qui fait office de membre exposé, ou ME, à la perturbation), le membre exposé peut contrer la perturbation en produisant un mouvement qui aboutit plus à gauche (flèche bleue ME) et qui se rapproche du plan médian (flèche rouge ME). Le transfert de cette adaptation avec le membre exposé pourra alors se répercuter sur le membre non-exposé (MNE) soit via un transfert produisant un mouvement aboutissant plus à gauche (flèche bleue MNE), soit via un transfert produisant un mouvement se rapprochant du plan médian (flèche rouge MNE). Un conflit émerge entre les deux types de transfert pour le membre non-exposé.

Ce qui est appris d'un point de vue visuel fait alors référence aux représentations extrinsèques tandis que ce qui est appris d'un point de vue segmentaire fait référence aux représentations intrinsèques du mouvement (Carroll et al., 2014 ; Carroll et al., 2016). Dans notre première étude, nous n'avons trouvé aucun transfert inter-membre en moyenne chez nos participants. Cependant, quand nous nous sommes penchés sur une analyse participant par participant, nous pouvons voir que certains participants présentent un transfert inter-membre de type extrinsèque, d'autres de type intrinsèque. Certains participants manifestent un post-effet avec le membre non-dominant en étant dévié vers la gauche tandis que d'autres vers la droite. Ainsi, bien qu'étant exposés à une condition expérimentale similaire, le comportement de nos participants diverge sensiblement. De telles observations justifient les approches de plus en plus idiosyncratiques qui sont adoptées dans la littérature scientifique pour tenter de comprendre le mouvement étant donné que le fait de regrouper des participants risque de noyer des différences

## I/ Le transfert inter-membre d'adaptation sensorimotrice

inter-individuelles et de rendre certains résultats non-significatifs. Nous trouvons individuellement du transfert extrinsèque et du transfert intrinsèque, mais en moyenne à l'échelle du groupe le transfert devient alors non-significatif. Ceci avait été observé par Kalil & Freedman (1966) qui avaient également relevé une grande variabilité au niveau du transfert inter-membre, mais qui ne l'ont hélas pas discuté et qui étaient limités par la technologie de l'époque qui poussait alors à se focaliser uniquement sur la précision finale du geste. Récemment, Lefumat et al. (2015) ont étudié l'adaptation à un champ de force et ont montré que le transfert inter-membre était lié à des variables cinématiques telles que par le pic de vitesse des mouvements durant la phase d'adaptation et la variabilité du geste durant la phase d'adaptation, ainsi que par le quotient de latéralité des participants (Oldfield, 1971). Nous avons retrouvé pour notre première étude utilisant une perturbation visuelle (prismes) un lien avec le pic de vitesse/accélération déployé durant la phase d'adaptation et de la variabilité du geste durant la phase d'adaptation sur le transfert inter-membre.

Il est surprenant de retrouver cet effet du pic de vitesse sur le transfert inter-membre à la fois pour des perturbations de type visuelle et mécanique. Il semblait normal de trouver un effet du pic de vitesse sur une adaptation à un champ de force étant donné que la perturbation utilisée était alors vitesse-dépendante (force de Coriolis). Plus le pic de vitesse du participant était élevé et plus la force exercée sur son membre durant la phase d'adaptation était importante. Dans cette situation, il est alors possible que les participants présentant des pics de vitesse importants perçussent plus facilement la perturbation et pouvait ainsi relier plus facilement leurs premières erreurs de pointage à des facteurs externes, ce qui pourrait faciliter des mécanismes de généralisation comme le transfert inter-membre (Berniker & Kording, 2008). Le transfert inter-membre relevé par Lefumat et al. (2015) est de type extrinsèque, et donc plus le pic de vitesse est important et plus le transfert inter-membre est important selon une compensation extrinsèque. Pour notre première étude, nous trouvons que plus le pic de vitesse est important et plus le transfert inter-membre est important selon une compensation intrinsèque. Ainsi, même si le pic de vitesse semble entrer en lien avec le transfert inter-membre à la fois pour des perturbations de type visuelle (prismes) et mécanique (force de Coriolis), il semblerait que son effet diffère dans la nature du transfert inter-membre. Les représentations extrinsèque et intrinsèque du mouvement sont probablement toutes deux présentes en permanence (Carroll et al., 2014) mais il semblerait que ce soit la représentation extrinsèque qui est majoritairement transférable entre membres pour une compensation à un champ de force à mesure que le pic de vitesse augmente. A l'inverse, c'est la représentation intrinsèque qui serait majoritairement

## I/ Le transfert inter-membre d'adaptation sensorimotrice

transférable en inter-membre pour une compensation à une perturbation prismatique à mesure que le pic de vitesse devient plus important. Cette différence de résultats pourrait s'expliquer par les mécanismes neuronaux distincts qui régissent les adaptations à des perturbations visuelle ou mécanique (Wang & Sainburg, 2004a ; Rabe et al., 2009), une distinction soutenue par le résultat que ces adaptations n'interagissent pas entre elles (Krakauer et al., 1999). Cependant, malgré ces résultats, il n'est pas possible d'affirmer qu'il y a un lien de cause à effet sur la base de corrélations ou de régressions multiple et ainsi nous pouvons juste nous en tenir à dire qu'il y a un lien entre le pic de vitesse et le transfert inter-membre. En effet, le pic de vitesse n'est qu'une manifestation observable du geste moteur, et si un facteur est capable d'influencer le transfert inter-membre alors il serait plus logique que ce facteur se situe en amont de la réalisation du geste et que ce facteur entraîne une vitesse plus ou moins importante. Reppert et al. (2018) ont récemment relevé des différences inter-individuelles qualifiées de « vigueur du mouvement ». Cette vigueur du mouvement consiste à la comparaison du pic de vitesse produit par un participant sur des mouvements (saccades, poursuites, pointages) par rapport au pic de vitesse moyen de l'ensemble des participants. Ainsi, la vigueur de mouvement peut-être soit à tendance élevée (soit au-dessus de la moyenne de la population), soit à tendance faible (soit en dessous de la moyenne de la population). Les résultats de Reppert et al. (2018) ont montré que la vigueur du mouvement n'était pas liée avec la précision finale du mouvement, ce qui montre que pour leurs tâches, une vitesse importante n'implique pas une précision dégradée. Ils supposent alors que le fait d'avoir une vigueur du mouvement élevée n'implique pas nécessairement une volonté de sacrifice de la précision, mais plutôt une volonté, une propension à vouloir réaliser des efforts. Une telle supposition est intimement liée à la notion de traits de la personnalité et pourrait alors offrir une piste d'étude intéressante pour le domaine du contrôle moteur.

Les traits de la personnalité ont été largement étudiés et sont solidement établis. McCrae & Costa (1987) ont défini les traits de la personnalité selon cinq grands domaines : le névrosisme, l'extraversion, l'ouverture, l'agréabilité et l'aspect consciencieux. Ces traits de la personnalité, qui varient selon les individus, auraient la propriété d'être stables. Ils vont venir influencer les interactions sociales et de manière plus générale le comportement de l'individu. Comme le comportement est influencé par les traits de la personnalité, nous pouvons supposer que ces derniers peuvent également influencer la production de mouvement. Reppert et al. (2018) ont évoqué la notion de « propension à vouloir réaliser des efforts », élément qui fait directement écho avec le grand domaine de l'aspect consciencieux. Les individus disposant



## I/ Le transfert inter-membre d'adaptation sensorimotrice

d'un score élevé sur l'aspect consciencieux vont vouloir réaliser le plus d'efforts possible et se poser des contraintes tandis que les individus disposant d'un score faible sur l'aspect consciencieux vont vouloir réaliser le moins d'efforts possible et ne s'imposer aucune contrainte. Le domaine de l'aspect consciencieux a lui-même été divisé en deux facettes distinctes (De Young et al., 2007) qui sont l'aspect industriel (le besoin à la réalisation d'objectifs et l'engagement à travailler ; « industriousness ») et la discipline (l'aspect moral et le besoin d'ordre ; « orderliness »). L'aspect industriel pourrait faire écho à la production de mouvements, avec des participants motivés et enclins à vouloir réaliser des gestes rapides (pic de vitesse élevé) et des participants hédonistes enclins à vouloir réaliser des gestes plus lents (pic de vitesse faible). Récemment, Berret et al. (2018) ont mis en avant l'influence de traits de la personnalité sur la variabilité inter-individuelle. Notamment, la vigueur de mouvement des participants semble entrer en lien avec leur prédisposition à l'ennui. Une nouvelle piste d'étude s'offre alors pour les études basées sur le contrôle moteur afin de voir si un lien peut être établi entre les traits de la personnalité et la production de mouvement, et pour notre cas savoir si la venue du transfert inter-membre pourrait dépendre d'un trait de la personnalité comme l'aspect consciencieux ou la discipline.

## **II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur**

La proprioception est définie comme étant un sens informant de la position et du mouvement du corps et de ses segments grâce à des récepteurs localisés dans les articulations, les tendons, la peau et les muscles (Cole, 1995). Ces récepteurs délivrent de manière continue des informations au système nerveux sur la position et les mouvements du corps, ce qui permet alors d'avoir une représentation interne adéquate de la localisation de son corps et de ses mouvements (Cole & Paillard, 1995). La proprioception n'est pas évoquée dans un cadre scolaire avant un éventuel cursus universitaire peut-être parce que son mode d'action est plus difficilement perceptible que pour les classiques cinq sens. La proprioception est cependant importante pour le schéma corporel et notamment pour la réalisation de mouvements du membre supérieur comme l'ont montré les travaux précurseurs de Mott & Sherrington (1885). Ceux-ci ont montré que sectionner la racine dorsale à des primates empêche l'information proprioceptive afférente d'affluer jusqu'au système nerveux central et provoque d'importants déficits moteurs (voir aussi Polit & Bizzi, 1979). Ainsi, sans afflux constant de l'information proprioceptive, le geste moteur est atteint. L'absence de proprioception a également été étudiée chez l'Homme grâce à des participants atteints de déficits proprioceptifs ayant accepté de réaliser des expérimentations scientifiques afin de mieux comprendre leur condition et la conséquence de l'absence de cette modalité sensorielle. Ces personnes ayant perdu le sens proprioceptif sont appelées « désafférentées » et il est bien établi que la perte de la modalité proprioceptive chez des participants désafférentés dégrade considérablement la coordination des mouvements (Sainburg et al., 1995 ; Miall & Cole, 2007). Nous avons eu l'opportunité exceptionnelle de pouvoir travailler avec deux participants désafférentés bien caractérisés qui sont GL et IW.

GL est une femme canadienne qui a souffert en 1975, quand elle avait alors 27 ans, d'un premier épisode de polyneuropathie aiguë qui a conduit à une paralysie complète incluant les muscles respiratoires. Il fallut alors un an à GL pour retrouver une fonction motrice correcte et reprendre le cours d'une vie normale. Cependant, quatre ans plus tard, soit en 1979, un deuxième épisode de polyneuropathie vient frapper GL. Une biopsie a révélé que ce sont les fibres sensorielles afférentes qui étaient touchées : celles de petit diamètre ont été préservées, mais celles de large diamètre ont dégénéré suite à cet épisode de polyneuropathie. A cause de

## II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur

cette atteinte des fibres afférentes de large diamètre, GL a perdu toute sensation de toucher, de vibration, de pression, et de la proprioception. Les parties du corps situées en dessous de son nez sont touchées (Figure 45). Elle garde néanmoins le ressenti de la douleur et de la température grâce à la préservation des fibres sensorielles afférentes de petit diamètre.

IW est un homme anglais qui a souffert en 1971, alors qu'il était âgé de 19 ans, d'une infection. Cependant, après avoir été cloué au lit pendant deux jours, IW a réalisé qu'il ne s'agissait pas d'une simple maladie bénigne quand il fut incapable de se mettre debout, tombant alors qu'il tentait de sortir de son lit, et quand il ressentit une perte massive de sensations tactiles et proprioceptives. Les médecins de son entourage ne furent pas en mesure de placer un diagnostic sur sa maladie, IW n'était alors pas dans la possibilité de ressentir la position de ses membres ou de bouger. Mais à force de persévérance, IW s'est efforcé à bouger et à regagner la capacité à produire des mouvements. Cependant, tout comme GL, il a perdu les sensations de toucher, de vibration, de pression et de la proprioception. Il garde également des sensations de douleur et de température, ce qui indique que les fibres afférentes de petit diamètre sont préservées. A la différence de GL, IW a conservé des sensations au niveau de la nuque puisqu'il semblerait que les parties du corps situées en dessous de son cou soient touchées.

## II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur

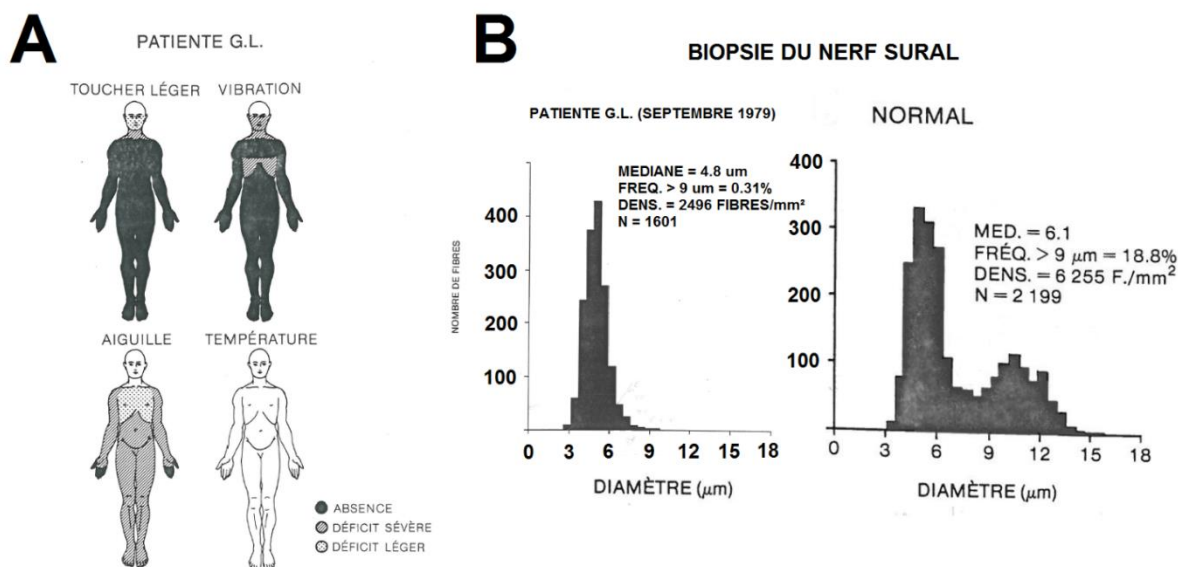


Figure 45 : Illustrations issues de la thèse de Robert Forget (1986) caractérisant le déficit proprioceptif de GL. A/ Représentation schématique des déficits sensoriels de GL lors d'un toucher léger avec de la ouate, de la vibration avec un diapason, de la piqure avec une aiguille et de la discrimination entre deux éprouvettes dont la température diffère de 4 à 10 degrés Celsius. Les zones noircies représentent une absence de sensation pour la tâche étudiée. Les zones grisées représentent un déficit sévère. Les zones pointillées représentent un déficit léger. Les zones blanches représentent une sensation normale. GL a totalement perdu les sensations de toucher et de vibration pour les zones situées en dessous de son nez. B/ Histogrammes du nombre de fibres nerveuses myélinisées en fonction de leur diamètre lors d'une biopsie du nerf sural située à la cheville. A gauche la biopsie de GL et à droite celle d'un contrôle. Les fibres de petit diamètre sont encore présentes chez GL (<9  $\mu\text{m}$ ) mais celles de large diamètre ont été détruites.

La perte de proprioception a entraîné des modifications profondes du mouvement chez GL et IW. Même si les fibres motrices n'ont pas été touchées, permettant ainsi la production de mouvements, des modifications quant à leur activation est perceptible chez les participants désafférentés. Chez des contrôles, l'activité musculaire du muscle antagoniste est corrélée avec l'activité du muscle agoniste ayant déclenché le mouvement, et ce afin de freiner efficacement le mouvement. Chez les participants désafférentés, cette corrélation n'existe pas car l'activité du muscle antagoniste est trop faible par rapport au muscle agoniste (Forget & Lamarre, 1987). De plus, contrairement à des contrôles, aucun lien n'est trouvé chez GL entre l'activité oscillatoire enregistrée dans le cortex moteur primaire (15-30 Hz) et l'activité électromyographique des muscles de la main (Kilner et al., 2004). Ces résultats indiquent que

## II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur

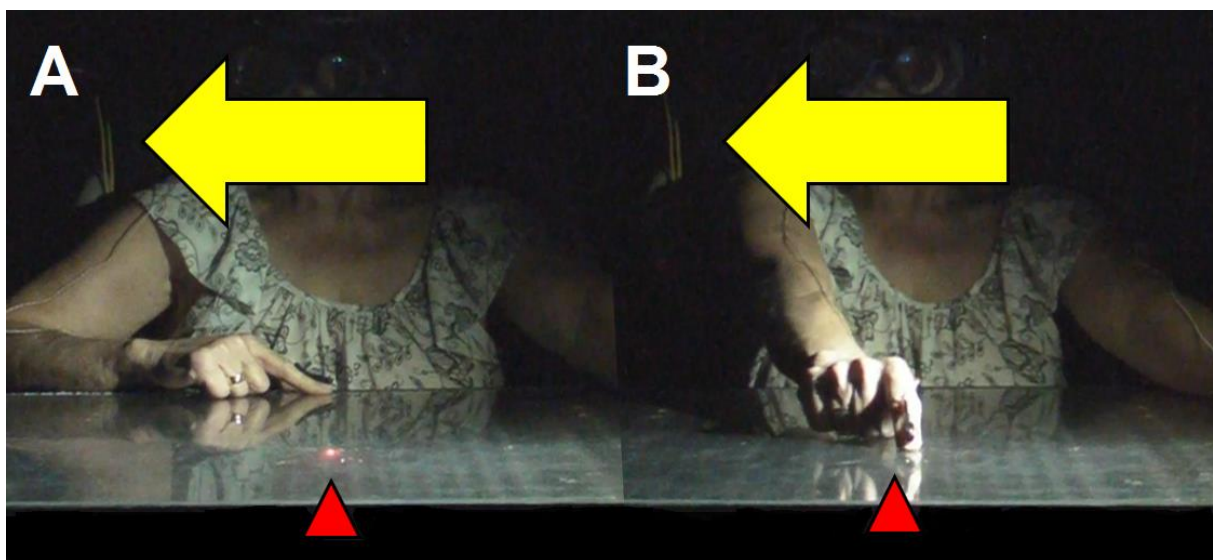
la manière de produire un mouvement diffère chez des participants désafférentés, et ce, dès l'activation du cortex moteur primaire. Ces profondes modifications vont alors avoir une répercussion sur le geste moteur avec une dégradation empêchant la réalisation de trajectoires lissées (Sainburg et al., 1993 ; Sarlegna et al., 2006). Cependant, même si le geste moteur est affectée chez les désafférentés, ils restent capables de contrôler leurs mouvements en portant une attention visuelle intense sur leurs membres et leur corps (Cole, 1995). IW a même été capable de marcher au prix de grands efforts attentionnels et d'une volonté de fer.

Notre deuxième étude a cherché à caractériser les mouvements réalisés par les participants désafférentés avec les membres dominant et non-dominant afin de relever les éventuelles différences cinématiques avec les contrôles. Nous avons observé que GL et IW effectuaient plus d'erreurs finales, et que celles-ci étaient également plus variables, que celles des contrôles. Ces résultats indiquent que malgré la compensation cognitive et visuelle que mettent en place les désafférentés, leurs mouvements ne peuvent avoir le même degré de précision qu'un groupe contrôle (Sainburg et al., 1993 ; Teasdale et al., 1993). Cette différence est perceptible dans les trajectoires, avec également une variabilité dans la phase initiale du mouvement fortement accrue chez IW et particulièrement avec son membre non-dominant. Il a été supposé que la modalité proprioceptive disposerait d'un poids plus important que la vision pour le contrôle du membre non-dominant (Bagesteiro & Sainburg, 2003) et nous avons obtenu une illustration de ceci avec la partie initiale de la trajectoire réalisée avec le membre non-dominant pour IW. Cependant, GL ne présentait pas de variabilité accrue avec son membre non-dominant. Cette différence entre GL et IW pourrait être due à leur différence de latéralisation, GL utilisant parfois sa main non-dominante pour certaines activités (+77% via Oldfield (1971) ; Lefumat et al. (2016)) tandis que IW utilise tout le temps sa main dominante en priorité pour les tâches listées dans Oldfield (1971). De plus, GL et IW disposent d'un pic de vitesse plus important, qui arrive plus précocement par rapport aux contrôles et ce malgré un temps de mouvement similaire. Cette réorganisation cinématique du mouvement chez les participants désafférentés servirait alors à faciliter la phase de décélération du mouvement. Le pic de vitesse étant plus précoce, la phase de décélération se rallonge et durant cette période les participants désafférentés bénéficient du feedback visuel. Les participants désafférentés auraient ainsi besoin de rallonger leur phase de décélération afin de compenser une activité musculaire antagoniste non coordonnée avec l'activité musculaire agoniste du fait de la perte de proprioception (Forget & Lamarre, 1987 ; Sainburg et al., 1995).

## II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur

Malgré leur condition, les participants désafférentés sont capables de s'adapter à une perturbation (Bard et al., 1995 ; Ingram et al., 2000 ; Sarlegna et al., 2010 ; Lefumat et al., 2016) ou de réagir pendant l'exécution du geste à une condition de pointage en double saut de cible (Bard et al., 1999 ; Sarlegna et al., 2006). Cependant, l'étude de Bard et al. (1995) a révélé des différences adaptatives à une perturbation prismatique entre GL et IW, GL ne s'adaptant pas à la perturbation par rapport à la méthode d'analyse utilisée par Bard et al. (1995) tandis que IW oui. Nous avons donc voulu nous étendre sur ce sujet étant donné que tant que la vision est présente, les processus adaptatifs sont effectifs chez les participants désafférentés (Bernier et al., 2006 ; Sarlegna et al., 2010 ; Lefumat et al., 2016 ; Miall et al., 2018). Il paraît donc étrange que la participante GL ne puisse s'adapter à une perturbation de type visuelle comme les prismes. Notre troisième étude s'est penchée sur l'adaptation prismatique et le transfert inter-membre chez les participants désafférentés et contrôles.

Lorsque la perturbation prismatique est utilisée, une différence notable apparaît entre GL et IW. GL n'est pas du tout déviée par la perturbation et réalise un mouvement droit vers la cible (Figure 46). IW est dévié durant le premier essai, et sa nature précautionneuse l'a poussé à réaliser un geste très contrôlé aboutissant près de la cible. Les contrôles sont eux classiquement tous déviés par la perturbation.



*Figure 46 : Images de GL avant et après le premier pointage réalisé avec la perturbation prismatique. Le sens de la perturbation prismatique est indiqué par une flèche jaune et la position de la cible est indiquée au sommet du triangle rouge. A/ Image illustrant l'apparition de la cible visuelle. B/ Position finale du pointage réalisé par GL.*

## II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur

La différence de déviation entre les deux participants désafférentés est étonnante, mais pourrait alors expliquer pourquoi Bard et al. (1995) ont indiqué que GL ne s'adaptait pas à une perturbation prismatique. Elle ne s'adapterait pas car elle ne serait tout simplement pas déviée par la perturbation. Cependant, GL présente un post-effet durant la phase de POST-Adaptation, reflétant la mise en place de mécanismes adaptatifs. Ainsi, pour GL, l'absence totale d'un conflit visuo-proprioceptif lui permettrait de ne pas réaliser d'erreurs durant l'exposition initiale aux prismes, mais elle apprendrait quand même durant le reste de la phase d'Adaptation. GL s'adapterait ainsi à la perturbation prismatique uniquement via la phase de réalignement spatial (Redding et al., 2005 ; Redding & Wallace, 2006b) qui se déclenche lentement et progressivement. La phase de contrôle stratégique, qui est-elle à l'inverse rapide et décroissante serait indisponible à GL pour une perturbation prismatique du fait de l'absence d'erreurs. IW est lui dévié par les prismes et peut donc bénéficier de la phase de contrôle stratégique. Cette différence de déviation entre GL et IW pourrait s'expliquer par leurs afférences proprioceptives restantes. GL est totalement désafférentée en dessous du nez mais IW aurait gardé des sensations tactiles et proprioceptives au niveau du cou voire des épaules qui pourraient alors entraîner l'émergence d'un conflit visuo-proprioceptif lorsque les prismes sont portés. L'intégration des informations visuelles et proprioceptives conflictuelles induirait alors des erreurs lors des premiers pointages de la phase d'Adaptation pour IW.

Au niveau du transfert inter-membre, un transfert de type extrinsèque est relevé chez nos participants contrôles. Ce transfert va de pair avec nos résultats trouvés lors du premier article car dans cette troisième étude, la vitesse des participants est moins importante ( $\text{âge} = 66 \pm 11$  ans ;  $1,6 \pm 0,2$  m/s pour la valeur du pic de vitesse dans la troisième étude contre  $\text{âge} = 23,5 \pm 2,7$  ans ;  $3,2 \pm 0,7$  m/s pour la valeur du pic de vitesse dans la troisième étude). Plus la valeur du pic de vitesse est faible et plus un transfert de type extrinsèque se dégage, ce qui semble être confirmé par cette troisième étude. Cependant, afin de réellement valider l'implication du pic de vitesse ou de la vigueur du mouvement dans le type de transfert inter-membre, une étude manipulant directement ce facteur devrait être réalisée. Nos participants désafférentés ont des résultats distincts pour le transfert inter-membre. GL ne présente aucun transfert inter-membre tandis que IW présente un transfert inter-membre de type extrinsèque. Des différences de vitesse sont également perceptibles entre GL ( $2,2 \pm 0,4$  m/s) et IW ( $1,6 \pm 0,2$  m/s) et, en lien avec nos résultats du premier article, pourraient au moins en partie expliquer ces résultats. Ces résultats indiquent que les différences inter-individuelles jouent de nouveau un rôle prépondérant pour le transfert inter-membre et que la condition de désafférentation ne

## II/ Influence de la vision et de la proprioception sur le contrôle sensorimoteur

suffit pas en elle-même à provoquer ou non du transfert inter-membre. La piste idiosyncratique semble donc être la plus adéquate pour étudier un comportement comme le transfert inter-membre, même pour une catégorie de population particulière comme les participants désafférentés (Lefumat et al., 2016).

Pour conclure, il semble bien que l'adaptation sensorimotrice soit influencée par les signaux proprioceptifs. Dans le cadre de l'adaptation prismatique, la vision joue un rôle crucial, mais le rôle de la proprioception est également à prendre en compte. L'adaptation prismatique a également des effets spécifiques sur la représentation de l'espace (Michel et al., 2018) et nous avons souhaité pour la suite de nos travaux nous intéresser à l'influence de la proprioception sur la représentation de l'espace.



## **III/ Influence de la proprioception sur la représentation de l'espace**

La perte de proprioception affecte la coordination intersegmentaire (Sainburg et al., 1993 ; 1995 ; Sarlegna et al., 2006 ; Torres et al., 2014) et accroît considérablement la variabilité du mouvement : nous pouvons dire que le mouvement des participants désafférentés est complètement réorganisé (Lefumat et al., 2016 ; Miall et al., 2018). L'atteinte du pic de vitesse est plus précoce dans le mouvement chez les désafférentés et cette valeur de pic de vitesse peut être sensiblement plus importante que les contrôles (notamment pour GL ; voir Messier et al., 2003). Cependant, des différences de résultats sont souvent perceptibles entre GL et IW comme l'ont montré nos deuxièmes et troisièmes études. Ces différences pourraient être expliquées par leur degré de désafférentation, ou encore par leurs différences individuelles qui sont extrêmement nombreuses. Ils diffèrent par le sexe, la taille, le poids, le continent de naissance pour ne citer que les différences immédiatement observables. La piste des traits de la personnalité pourrait également être étudiée chez les participants désafférentés. IW est extrêmement prudent quand il réalise des mouvements, et ceci l'aurait peut-être poussé à avoir un temps de réaction rallongé lors de nos études. IW indique que la charge d'attention cognitive qu'il porte afin de déclencher et réaliser des mouvements est très importante et que même tenir une position assise lui demande des efforts (Cole, 1995 ; 2016). Il doit rester conscient en permanence de ce qu'il compte réaliser en termes de mouvements et planifie ainsi des stratégies, des visualisations. Cette charge cognitive supplémentaire que s'impose IW pourrait alors être à l'origine de l'allongement de son temps de réaction pour la réalisation d'un mouvement. La question est alors de savoir si cet allongement est dû à une charge cognitive supplémentaire ou bien à une modification profonde de certains mécanismes cognitifs. La sensorimotricité est certes affectée chez les désafférentés mais la cognition l'est-elle ?

Chez des participants aveugles, la zone du cortex visuel se retrouve activée dans des tâches d'écoute (Kujala et al., 2000) ou encore de perception de voix (Gougoux et al., 2009). Ces éléments reflètent la plasticité cérébrale via le « recyclage » du cortex visuel qui peut servir désormais à traiter des informations auditives chez les aveugles. Une piste d'étude pourrait alors consister à découvrir à quelles tâches ou traitements sont désormais dédiées les zones du cortex somatosensoriel chez les désafférentés. Chez les aveugles, la réorganisation cérébrale pourrait être à l'origine de performances supérieures à des contrôles sur une tâche de perception auditive

### III/ Influence de la proprioception sur la représentation de l'espace

(Lessard et al., 1998). Les aveugles ont également de meilleures performances que les contrôles quand il s'agit de construire une représentation spatiale basée selon un point de vue égocentré (Noordzij et al., 2006). Mais à l'inverse, les aveugles ont de moins bonnes performances que les contrôles quand il s'agit de construire une représentation spatiale basée selon un point de vue allocentré. Etant donné que les participants désafférentés se sont spécialisés dans le traitement visuel (notamment pour produire des mouvements) et parfois même dépendent de cette modalité sensorielle (Bringoux et al., 2016), nous avons supposé dans notre quatrième étude que les participants désafférentés allaient avoir de meilleurs résultats qu'un groupe contrôle pour la construction d'une représentation spatiale allocentrée. Et à l'inverse, étant donné que la perte de proprioception perturbe directement la représentation du corps, nous avons supposé que les participants désafférentés allaient avoir de moins bons résultats qu'un groupe contrôle pour la construction d'une représentation spatiale égocentrée. Nos résultats n'ont montré aucune influence du type de représentation : que la représentation de l'espace soit égocentrée ou allocentrée, les résultats sont similaires pour les contrôles, GL ou IW. Cependant, encore une fois, de grandes différences inter-individuelles émergent. Notre analyse principale portait sur un pourcentage d'erreurs obtenu suite à une tâche de comparaison de distances effectuée sur la représentation de l'espace du participant. Ce pourcentage d'erreurs est très variable au sein du groupe contrôle avec des participants qui performant et disposent d'un pourcentage d'erreurs très faible tandis que d'autres participants ont des difficultés et disposent d'un pourcentage d'erreurs élevé. Cette disparité est également obtenue chez les désafférentés, GL dispose d'un pourcentage d'erreurs élevé tandis que IW dispose d'un pourcentage d'erreurs faible. La tâche finale de notre quatrième étude reflète également ces différences inter-individuelles, elle consistait à replacer les objets imaginés via la représentation de l'espace sur un plan. La variabilité des contrôles reste importante et la performance des désafférentés est de nouveau disparate avec GL qui place quasiment aucun objet correctement tandis que IW les place quasiment tous au bon endroit. Ces résultats nous indiquent que la formation d'une représentation de l'espace ne dépend pas de la modalité proprioceptive, mais dépendrait plutôt des caractéristiques individuelles poussant alors certains participants à avoir une bonne performance tandis que d'autres seraient en difficulté. Un lien potentiel a été trouvé entre la capacité à effectuer une représentation de l'espace et la capacité à effectuer une tâche de rotation visuo-spatiale (Denis, 2008) que nous retrouvons également dans notre étude. Même si pour notre étude nous n'avons pas trouvé de différences entre la performance des hommes et des femmes, des études soulignent l'inverse pour des tâches visuo-spatiale (Linn & Petersen, 1985 ; Goldstein et al., 1990). Etant donné que des divergences sont notables entre les hommes les

### III/ Influence de la proprioception sur la représentation de l'espace

femmes en termes de traits de la personnalité (Schmitt et al., 2008), il pourrait être intéressant de voir si certains traits de la personnalité comme le névrosisme ou l'aspect consciencieux pourraient entrer en lien avec la capacité à effectuer une tâche cognitive comme la représentation de l'espace.

L'absence de proprioception ne semble avoir aucun effet sur la capacité à former une représentation de l'espace allocentrée ou égocentrée, néanmoins elle semble entrer en lien avec le temps utilisé pour obtenir une information de cette représentation. Nos résultats montrent que les deux participants désafférentés ont un temps de réaction plus important que les contrôles. Ainsi, le traitement de l'information est rallongé chez les désafférentés, et ce, même pour une tâche cognitive. Il a été montré que la perte de proprioception entraîne un déficit dans la synchronisation sensorimotrice (Bard et al., 1992) et vient impacter sévèrement le temps de réaction dans des situations de double tâche (Lajoie et al., 1996). Etant donné que les désafférentés ont effectué l'expérimentation de représentation spatiale assis dans leur fauteuil, peut être qu'un paradigme de double tâche a été établi involontairement entre la capacité à effectuer la représentation de l'espace et le fait de rester assis. Peut-être que ce sont de nouveau des différences inter-individuelles qui justifient la variation du temps de réaction et non la condition de désafférentation elle-même. Le temps de réaction important de GL pourrait être dû à la difficulté qu'elle a traversé à réaliser cette tâche tandis que celui de IW proviendrait de sa nature prudente (reflété également par un temps de réaction plus important lors de nos deuxièmes et troisième études). L'investigation doit se poursuivre, l'impact de la désafférentation commence à être bien défini pour des tâches sensorimotrices mais il reste encore assez obscur pour des tâches plus cognitives.

Les résultats de nos quatre études montrent d'importantes différences inter-individuelles chez nos participants, que ce soit pour une tâche de pointage ou pour une tâche de représentation de l'espace. Pour la tâche de pointage, le système de coordonnées d'encodage du geste, pouvant être extrinsèque ou intrinsèque, présente une grande variabilité avec tantôt des participants qui tendent vers l'extrinsèque pour du transfert inter-manuel et tantôt des participants qui tendent vers de l'intrinsèque. Ces deux types de représentations pourraient être présentes au sein du système nerveux humain, mais leur distribution pourrait être variable chez chaque individu, à moins que ce ne soit leur expression qui varie, en fonction du contexte présent et des expériences passées. Ainsi, nous pourrions avoir en permanence les deux types de représentations présentes, mais chacune avec un poids attribué qui suivrait un modèle bayésien.

### III/ Influence de la proprioception sur la représentation de l'espace

Nous avons tenté de mettre en lien des marqueurs cinématiques, tels que la vitesse et la variabilité du geste avec la propension à utiliser un système de coordonnées. Bien que des corrélations significatives aient pu être trouvées, de futures études devront investiguer plus en profondeur si ces variables représentent plutôt des marqueurs ou des facteurs d'influence en ce qui concerne ces systèmes de coordonnées : en d'autres termes, il est désormais nécessaire de déterminer s'il y a un lien de causalité entre par exemple la vitesse du geste et le type de représentation de l'action. Selon les approches et les mouvements étudiés, le comportement dans son ensemble peut être régulé sur la base de mécanismes sensorimoteurs et cognitifs. Notre étude sur la cognition spatiale a montré que concernant le système de coordonnées utilisé lors d'une tâche de représentation de l'espace, de grandes différences inter-individuelles sont de nouveau observables, que ce soit pour un système de représentation allocentré ou égocentré. Ainsi, des caractéristiques propres à l'individu semblent grandement influencer la performance dans une tâche de représentation de l'espace. Enfin, même si la condition de désafférentation est assez similaire chez GL et IW, nous trouvons également des résultats très différents chez eux, que ce soit pour du pointage avec le membre supérieur ou pour de la représentation de l'espace. Même si les fonctions motrices des individus atteints d'un important déficit proprioceptif commencent à être plutôt bien caractérisées, de nombreux aspects de leurs fonctions cognitives restent à étudier pour mieux comprendre l'impact de la perte d'un sens.

### IV/ Perspectives d'études

Nos études nous ont poussé à évaluer le transfert inter-membre ainsi que la représentation de l'espace, deux phénomènes assez distincts à première vue, car faisant appel d'une part à la sensorimotricité et d'autre part à la cognition. Etant donné les interactions existantes entre la sensorimotricité et la cognition (Paillard, 1985), ces études ont tenté de mettre en relation les représentations du mouvement et de l'espace. Cependant, le lien n'est pas encore totalement établi et de futures études pourraient se pencher sur l'impact de modifications ou de charges cognitives sur une tâche sensorimotrice comme l'adaptation (à la manière d'Ingram et al. 2000 par exemple) ou le transfert inter-membre. De même, étudier l'impact de modifications sensorimotrices sur une tâche cognitive se placerait dans la continuité de notre quatrième étude qui a cherché à évaluer l'impact de la désafférentation sur une tâche cognitive (représentation de l'espace).

Que ce soit pour notre tâche sensorimotrice (pointage et évaluation du transfert inter-membre) ou pour notre tâche cognitive (représentation de l'espace), nous avons relevé des différences inter-individuelles très importantes dans les résultats. Ces données indiqueraient que des analyses individuelles sont parfois plus adaptées pour observer et comprendre un comportement. Sur notre première étude, nous pouvons dégager des personnes qui présentent un transfert de type extrinsèque ou intrinsèque (la moyenne de tous donnant un transfert non-significatif) et sur notre quatrième étude, nous pouvons dégager des personnes qui peuvent effectuer des représentations de l'espace ordonnées ou chaotiques. Les traits de la personnalité, établis en cinq grands domaines (McCrae & Costa, 1987) présentent également de grandes disparités entre les individus. Une future piste d'étude pourrait consister à évaluer les traits de la personnalité de participants afin d'établir si un tel facteur peut influencer ou non des tâches sensorimotrices ou cognitives.

Pour notre étude portant sur le transfert inter-membre, nous avons trouvé un lien entre le transfert inter-membre et certains aspects cinématique du geste comme la vitesse et la variabilité. Bien qu'ayant montré une corrélation, nous n'avons cependant pas montré lien de causalité entre ces éléments. Ainsi, de futures expérimentations pourraient consister en la manipulation de la vitesse des participants afin de chercher à produire du transfert inter-membre. Nous faisons l'hypothèse que pour une adaptation à une perturbation prismatique, une

## IV/ Perspectives d'études

augmentation de la vitesse du geste chez les participants engendrera du transfert intrinsèque et qu'une diminution de la vitesse du geste conduira à du transfert extrinsèque. La variabilité du geste pourrait également être manipulée expérimentalement, par exemple en effectuant une condition contraignant la trajectoire du participant dans une zone définie (diminuant alors sa variabilité) et en effectuant une condition libre. Si la variabilité du participant est favorisée, alors du transfert intrinsèque pourrait émerger tandis que du transfert extrinsèque pourrait émerger lorsque la variabilité est réduite.

Le rôle de la proprioception sur des tâches sensorimotrices ou cognitives pourrait continuer à être investigué. Pour le transfert inter-membre, il pourrait être intéressant de réaliser un protocole similaire à celui de Carroll et al. (2014) afin de voir si le transfert est favorisé lorsqu'il y a congruence entre les représentations extrinsèque et intrinsèque de la tâche chez les participants désafférentés. Etant donné que pour ces participants la position des membres n'est plus perceptible via la proprioception, il se pourrait que la représentation intrinsèque du mouvement soit affectée chez eux. Selon cette supposition, les participants désafférentés ne présenteraient aucun transfert inter-membre de type intrinsèque et transféreraient majoritairement en extrinsèque (Lefumat et al., 2016). Enfin, pour la représentation de l'espace, il serait possible d'effectuer une tâche plus facile pour GL (avec moins d'éléments pour la représentation) et une plus difficile pour IW (avec plus d'éléments) afin de se rapprocher de leurs compétences individuelles. Ceci nous permettrait alors de confirmer si un impact pourrait avoir lieu sur leurs représentations allocentrée et égocentrée.

# Bibliographie

Afonso, A., Gaunet, F., & Denis, M. (2003). The mental comparison of distances in a verbally described spatial layout: Effects of visual deprivation. *Imagination, Cognition and Personality, 23*(2), 173–182.

Alexander, M. S., Flodin, B. W., & Marigold, D. S. (2011). Prism adaptation and generalization during visually guided locomotor tasks. *Journal of Neurophysiology, 106*(2), 860–871.

Armstrong, C. A., & Oldham, J. A. (1999). A comparison of dominant and non-dominant hand strengths. *Journal of Hand Surgery, 24*(4), 421–425.

Arnold, G., & Auvray, M. (2017). The graphesthesia paradigm: Drawing letters on the body to investigate the embodied nature of perspective-taking. *I-Perception, 8*(1), 2041669517690163.

Arnold, G., Pesnot-Lerousseau, J., & Auvray, M. (2017). Individual Differences in Sensory Substitution. *Multisensory Research, 30*(6), 579–600.

Arnold, G., Spence, C., & Auvray, M. (2016). Taking someone else's spatial perspective: Natural stance or effortful decentring? *Cognition, 148*, 27–33.

Arnold, G., Spence, C., & Auvray, M. (2017). A unity of the self or a multiplicity of locations? How the graphesthesia task sheds light on the role of spatial perspectives in bodily self-consciousness. *Consciousness and Cognition*.

Ashby, W. R. (1957). *An introduction to cybernetics*. Chapman & Hall Ltd.

Bagesteiro, L. B., & Sainburg, R. L. (2003). Nondominant arm advantages in load compensation during rapid elbow joint movements. *Journal of Neurophysiology, 90*(3), 1503–1513.

Bard, C., Fleury, M., Teasdale, N., Paillard, J., & Nougier, V. (1995). Contribution of proprioception for calibrating and updating the motor space. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, 73*(2), 246–254.

Bard, C., Paillard, J., Lajoie, Y., Fleury, M., Teasdale, N., Forget, R., & Lamarre, Y. (1992). Role of afferent information in the timing of motor command: A comparative study with a deafferented patient. *Neuropsychologia, 30*(2), 201–206.

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

Bartolo, A., Rossetti, Y., Revol, P., Urquizar, C., Pisella, L., & Coello, Y. (2018). Reachability judgement in optic ataxia: Effect of peripheral vision on hand and target perception in depth. *Cortex, 98*, 102–113.



Bavelier, D., Dye, M. W., & Hauser, P. C. (2006). Do deaf individuals see better? *Trends in Cognitive Sciences*, *10*(11), 512–518.

Bays, P. M., & Wolpert, D. M. (2007). Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *The Journal of Physiology*, *578*(2), 387–396.

Bernard, C. (1858). *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux: cours de Médecine du Collège de France*. J.-B. Baillière et fils.

Bernier, P.-M., Chua, R., Bard, C., & Franks, I. M. (2006). Updating of an internal model without proprioception: a deafferentation study. *Neuroreport*, *17*(13), 1421–1425.

Berniker, M., Franklin, D. W., Flanagan, J. R., Wolpert, D. M., & Kording, K. (2014). Motor learning of novel dynamics is not represented in a single global coordinate system: evaluation of mixed coordinate representations and local learning. *Journal of Neurophysiology*, *111*(6), 1165–1182.

Berniker, M., & Kording, K. (2008). Estimating the sources of motor errors for adaptation and generalization. *Nature Neuroscience*, *11*(12), 1454.

Berret, B., Castanier, C., Bastide, S., & Deroche, T. (2018). Vigour of self-paced reaching movement: cost of time and individual traits. *Scientific Reports*, *8*(1), 10655.

Bessière, P., Laugier, C., & Siegwart, R. (2008). *Probabilistic reasoning and decision making in sensory-motor systems* (Vol. 46). Springer.

Bestgen, Y., & Dupont, V. (2003). The construction of spatial situation models during reading. *Psychological Research*, *67*(3), 209–218.

Blakemore, S.-J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, *11*(11), R11–R16.

Blouin, J., Bard, C., Teasdale, N., Paillard, J., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1993). Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Experimental Brain Research*, *93*(2), 324–331.

Bossom, J., & Ommaya, A. K. (1968). Visuo-motor adaptation (to prismatic transformation of retinal image) in monkeys with bilateral dorsal rhizotomy. *Brain: A Journal of Neurology*.

Bourdin, C., Gauthier, G., Blouin, J., & Vercher, J.-L. (2001). Visual feedback of the moving arm allows complete adaptation of pointing movements to centrifugal and Coriolis forces in human subjects. *Neuroscience Letters*, *301*(1), 25–28.

Brayanov, J. B., Press, D. Z., & Smith, M. A. (2012). Motor memory is encoded as a gain-field combination of intrinsic and extrinsic action representations. *Journal of Neuroscience*, *32*(43), 14951–14965.

- Bringoux, L., Scotto Di Cesare, C., Borel, L., Macaluso, T., & Sarlegna, F. R. (2016). Do visual and vestibular inputs compensate for somatosensory loss in the perception of spatial orientation? Insights from a deafferented patient. *Frontiers in Human Neuroscience, 10*, 181.
- Bryant, D. J., Tversky, B., & Franklin, N. (1992). Internal and external spatial frameworks for representing described scenes. *Journal of Memory and Language, 31*(1), 74.
- Bubic, A., Von Cramon, D. Y., & Schubotz, R. I. (2010). Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in Human Neuroscience, 4*, 25.
- Buneo, C. A., Jarvis, M. R., Batista, A. P., & Andersen, R. A. (2002). Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature, 416*(6881), 632.
- Carroll, T. J., De Rugy, A., Howard, I. S., Ingram, J. N., & Wolpert, D. M. (2016). Enhanced crosslimb transfer of force-field learning for dynamics that are identical in extrinsic and joint-based coordinates for both limbs. *Journal of Neurophysiology, 115*(1), 445–456.
- Carroll, T. J., Poh, E., & de Rugy, A. (2014). New visuomotor maps are immediately available to the opposite limb. *Journal of Neurophysiology, 111*(11), 2232–2243.
- Carson, R. G., Goodman, D., Chua, R., & Elliott, D. (1993). Asymmetries in the regulation of visually guided aiming. *Journal of Motor Behavior, 25*(1), 21–32.
- Chase, C., & Seidler, R. (2008). Degree of handedness affects intermanual transfer of skill learning. *Experimental Brain Research, 190*(3), 317–328.
- Choe, C. S., & Welch, R. B. (1974). Variables affecting the intermanual transfer and decay of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology, 102*(6), 1076.
- Cohen, L. G., Celnik, P., Pascual-Leone, A., Corwell, B., Faiz, L., Dambrosia, J., Honda, M., Sadato, N., Gerloff, C., Catala, M. D., & Hallett M. (1997). Functional relevance of cross-modal plasticity in blind humans. *Nature, 389*(6647), 180.
- Cohen, M. M. (1967). Continuous versus terminal visual feedback in prism aftereffects. *Perceptual and Motor Skills, 24*(3\_suppl), 1295–1302.
- Cohen, M. M. (1973). Visual feedback, distribution of practice, and intermanual transfer of prism aftereffects. *Perceptual and Motor Skills, 37*(2), 599–609.
- Cohen, Y. E., & Andersen, R. A. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Reviews Neuroscience, 3*(7), 553.
- Cole, J. (2016). *Losing Touch: A man without his body*. Oxford University Press.
- Cole, J. (1995). *Pride and a daily marathon*. MIT Press.
- Cole, J. D., Merton, W. L., Barrett, G., Katifi, H. A., & Treede, R.-D. (1995). Evoked potentials in a subject with a large-fibre sensory neuropathy below the neck. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, 73*(2), 234–245.

Cole, J., & Paillard, J. (1995). Living without touch and peripheral information about body position and movement: Studies with deafferented subjects. *The Body and the Self*, 245–266.

Copeland, D. E., & Radvansky, G. A. (2007). Aging and integrating spatial mental models. *Psychology and Aging*, 22(3), 569.

Craig, A., Guest, R., Tran, Y., & Middleton, J. (2017). Cognitive impairment and mood states after spinal cord injury. *Journal of Neurotrauma*, 34(6), 1156–1163.

Cressman, E. K., & Henriques, D. Y. (2011). Motor adaptation and proprioceptive recalibration. *Progress in brain research* (Vol. 191, pp. 91–99). Elsevier.

Crevecoeur, F., Kurtzer, I. L., & Scott, S. H. (2012). Fast corrective responses are evoked by perturbations approaching the natural variability of posture and movement tasks. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*.

Criscimagna-Hemminger, S. E., Donchin, O., Gazzaniga, M. S., & Shadmehr, R. (2003). Learned dynamics of reaching movements generalize from dominant to nondominant arm. *Journal of Neurophysiology*, 89(1), 168–176.

Davidoff, G. N., Roth, E. J., & Richards, J. S. (1992). Cognitive deficits in spinal cord injury: epidemiology and outcome. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 73(3), 275–284.

Davidson, P. R., & Wolpert, D. M. (2005). Widespread access to predictive models in the motor system: a short review. *Journal of Neural Engineering*, 2(3), S313.

De La Mettrie, J. O. (1748). *L'Homme machine*. Imprimerie Elie Luzac, fils.

Denis, M. (2008). Assessing the symbolic distance effect in mental images constructed from verbal descriptions: A study of individual differences in the mental comparison of distances. *Acta Psychologica*, 127(1), 197–210.

Denis, M., & Cocude, M. (1997). On the metric properties of visual images generated from verbal descriptions: Evidence for the robustness of the mental scanning effect. *European Journal of Cognitive Psychology*, 9(4), 353–380.

Denis, M., & Zimmere, M. (1992). Analog properties of cognitive maps constructed from verbal descriptions. *Psychological Research*, 54(4), 286–298.

DeYoung, C. G., Quilty, L. C., & Peterson, J. B. (2007). Between facets and domains: 10 aspects of the Big Five. *Journal of Personality and Social Psychology*, 93(5), 880.

Dizio, P., & Lackner, J. R. (1995). Motor adaptation to Coriolis force perturbations of reaching movements: endpoint but not trajectory adaptation transfers to the nonexposed arm. *Journal of Neurophysiology*, 74(4), 1787–1792.

DiZio, P., & Lackner, J. R. (2000). Congenitally blind individuals rapidly adapt to Coriolis force perturbations of their reaching movements. *Journal of Neurophysiology*, *84*(4), 2175–2180.

Donchin, O., Rabe, K., Diedrichsen, J., Lally, N., Schoch, B., Gizewski, E. R., & Timmann, D. (2012). Cerebellar regions involved in adaptation to force field and visuomotor perturbation. *Journal of Neurophysiology*, *107*(1), 134–147.

Dorfman, L. J., & Bosley, T. M. (1979). Age-related changes in peripheral and central nerve conduction in man. *Neurology*, *29*(1), 38–38.

Elliott, D., Roy, E. A., Goodman, D., Carson, R. G., Chua, R., & Maraj, B. K. (1993). Asymmetries in the preparation and control of manual aiming movements. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, *47*(3), 570.

Faisal, A. A., Selen, L. P., & Wolpert, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(4), 292.

Farmer, E. W., Berman, J. V., & Fletcher, Y. L. (1986). Evidence for a visuo-spatial scratch-pad in working memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *38*(4), 675–688.

Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, *47*(6), 381.

Flanagan, J. R., Vetter, P., Johansson, R. S., & Wolpert, D. M. (2003). Prediction precedes control in motor learning. *Current Biology*, *13*(2), 146–150.

Flowers, K. (1975). Handedness and controlled movement. *British Journal of Psychology*, *66*(1), 39–52.

Forget, R. (1986). *Effets de la perte des afférences sensorielles sur la fonction motrice chez l'homme* (PhD Thesis).

Forget, R., & Lamarre, Y. (1987). Rapid elbow flexion in the absence of proprioceptive and cutaneous feedback. *Human Neurobiology*, *6*(1), 27–37.

Forget, R., & Lamarre, Y. (1995). Postural adjustments associated with different unloadings of the forearm: effects of proprioceptive and cutaneous afferent deprivation. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, *73*(2), 285–294.

Franklin, D. W., Batchelor, A. V., & Wolpert, D. M. (2016). The sensorimotor system can sculpt behaviorally relevant representations for motor learning. *ENeuro*, ENEURO–0070.

Franklin, D. W., So, U., Burdet, E., & Kawato, M. (2007). Visual feedback is not necessary for the learning of novel dynamics. *PloS One*, *2*(12), e1336.

Franklin, D. W., & Wolpert, D. M. (2011). Computational mechanisms of sensorimotor control. *Neuron*, 72(3), 425–442.

Galea, J. M., Miall, R. C., & Woolley, D. G. (2007). Asymmetric interlimb transfer of concurrent adaptation to opposing dynamic forces. *Experimental Brain Research*, 182(2), 267–273.

Gallay, M., Denis, M., & Auvray, M. (2013). Navigation assistance for blind pedestrians: guidelines for the design of devices and implications for spatial cognition. *Representing Space in Cognition: Interrelations of Behaviour, Language, and Formal Models*. Oxford University Press (UK).

Garden, S., Cornoldi, C., & Logie, R. H. (2002). Visuo-spatial working memory in navigation. *Applied Cognitive Psychology: The Official Journal of the Society for Applied Research in Memory and Cognition*, 16(1), 35–50.

Gauthier, G. M., & Ivaldi, F. M. (1988). Oculo-manual tracking of visual targets in monkey: role of the arm afferent information in the control of arm and eye movements. *Experimental Brain Research*, 73(1), 138–154.

Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B., & Mangun, G. R. (1998). *Cognitive Neuroscience: The Biology of the Mind* WW Norton & Co. New York.

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

Ghez, C., Gordon, J., & Ghilardi, M. F. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *Journal of Neurophysiology*, 73(1), 361–372.

Gibson, J. J. (1950). *The perception of the visual world*.

Gilman, S., & Denny-Brown, D. (1966). Disorders of movement and behaviour following dorsal column lesions. *Brain*, 89(3), 397–418.

Goble, D. J., & Brown, S. H. (2010). Upper limb asymmetries in the perception of proprioceptively determined dynamic position sense. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 36(3), 768.

Goldstein, D., Haldane, D., & Mitchell, C. (1990). Sex differences in visual-spatial ability: The role of performance factors. *Memory & Cognition*, 18(5), 546–550.

Gougoux, F., Belin, P., Voss, P., Lepore, F., Lassonde, M., & Zatorre, R. J. (2009). Voice perception in blind persons: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuropsychologia*, 47(13), 2967–2974.

Gribble, P. L., & Ostry, D. J. (1999). Compensation for interaction torques during single- and multijoint limb movement. *Journal of Neurophysiology*, 82(5), 2310–2326.

Haith, A., & Vijayakumar, S. (2009). Implications of different classes of sensorimotor disturbance for cerebellar-based motor learning models. *Biological Cybernetics*, 100(1), 81–95.

Hamilton, C. R. (1964). Intermanual transfer of adaptation to prisms. *The American Journal of Psychology*, 77(3), 457–462.

Harris, C. S. (1963). Adaptation to displaced vision: visual, motor, or proprioceptive change? *Science*, 140(3568), 812–813.

Harris, C. S. (1965). Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychological Review*, 72(6), 419.

Hartcher-O'Brien, J., & Auvray, M. (2016a). Cognition overrides orientation dependence in tactile viewpoint selection. *Experimental Brain Research*, 234(7), 1885–1892.

Hartcher-O'Brien, J., & Auvray, M. (2016b). Cognition overrides orientation dependence in tactile viewpoint selection. *Experimental Brain Research*, 234(7), 1885–1892.

Hatada, Y., Rossetti, Y., & Miall, R. C. (2006). Long-lasting aftereffect of a single prism adaptation: shifts in vision and proprioception are independent. *Experimental Brain Research*, 173(3), 415–424.

Hay, J. C., & Pick Jr, H. L. (1966). Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, 71(1), 150.

Hay, L., & Brouchon, M. (1972). Analysis of reorganization of visuomotor coordination in humans. Generalization of adaptation to prismatic deviation of the visual space. *L'annee Psychologique*, 72(1), 25–38.

He, K., Liang, Y., Abdollahi, F., Bittmann, M. F., Kording, K., & Wei, K. (2016). The statistical determinants of the speed of motor learning. *PLoS Computational Biology*, 12(9), e1005023.

Hegarty, M., Montello, D. R., Richardson, A. E., Ishikawa, T., & Lovelace, K. (2006). Spatial abilities at different scales: Individual differences in aptitude-test performance and spatial-layout learning. *Intelligence*, 34(2), 151–176.

Held, R., & Freedman, S. J. (1963). Plasticity in human sensorimotor control. *Science*, 142(3591), 455–462.

Held, R., Freedman, S. J., & Harris, C. S. (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature*, 380, 11.

Held, R., & Gottlieb, N. (1958). Technique for studying adaptation to disarranged hand-eye coordination. *Perceptual and Motor Skills*, 8(3), 83–86.

Hermisdörfer, J., Elias, Z., Cole, J. D., Quaney, B. M., & Nowak, D. A. (2008). Preserved and impaired aspects of feed-forward grip force control after chronic somatosensory deafferentation. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 22(4), 374–384.

Herzfeld, D. J., & Shadmehr, R. (2014). Motor variability is not noise, but grist for the learning mill. *Nature Neuroscience*, 17(2), 149.

Heuer, H., & Rapp, K. (2011). Active error corrections enhance adaptation to a visuo-motor rotation. *Experimental Brain Research*, 211(1), 97–108.

Howard, I. S., Ingram, J. N., & Wolpert, D. M. (2009). A modular planar robotic manipulandum with end-point torque control. *Journal of Neuroscience Methods*, 181(2), 199–211.

Ingram, H. A., Van Donkelaar, P., Cole, J., Vercher, J.-L., Gauthier, G. M., & Miall, R. C. (2000). The role of proprioception and attention in a visuomotor adaptation task. *Experimental Brain Research*, 132(1), 114–126.

Izawa, J., & Shadmehr, R. (2008). On-line processing of uncertain information in visuomotor control. *Journal of Neuroscience*, 28(44), 11360–11368.

Jaric, S., & Latash, M. L. (1999). Learning a pointing task with a kinematically redundant limb: Emerging synergies and patterns of final position variability. *Human Movement Science*, 18(6), 819–838.

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

Joiner, W. M., & Smith, M. A. (2008). Long-term retention explained by a model of short-term learning in the adaptive control of reaching. *Journal of Neurophysiology*, 100(5), 2948–2955.

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

Takei, S., Hoffman, D. S., & Strick, P. L. (1999). Muscle and movement representations in the primary motor cortex. *Science*, 285(5436), 2136–2139.

Takei, S., Hoffman, D. S., & Strick, P. L. (2001). Direction of action is represented in the ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 4(10), 1020.

Kalil, R. E., & Freedman, S. J. (1966). Intermanual transfer of compensation for displaced vision. *Perceptual and Motor Skills*, 22(1), 123–126.

Kanai, R., & Rees, G. (2011). The structural basis of inter-individual differences in human behaviour and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(4), 231.

Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6), 718–727.

Keele, S. W. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, 70(6p1), 387.

Kennedy, A., Bhattacharjee, A., Hansen, S., Reid, C., & Tremblay, L. (2015). Online vision as a function of real-time limb velocity: another case for optimal windows. *Journal of Motor Behavior*, 47(6), 465–475.

Kersten, D., Mamassian, P., & Yuille, A. (2004). Object perception as Bayesian inference. *Annu. Rev. Psychol.*, 55, 271–304.

Khan, M. A., Franks, I. M., Elliott, D., Lawrence, G. P., Chua, R., Bernier, P.-M., Hansen, S., & Weeks, D. J. (2006). Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(8), 1106–1121.

Kilner, J. M., Fisher, R. J., & Lemon, R. N. (2004). Coupling of oscillatory activity between muscles is strikingly reduced in a deafferented subject compared with normal controls. *Journal of Neurophysiology*, 92(2), 790–796.

Kitazawa, S., Kimura, T., & Uka, T. (1997). Prism adaptation of reaching movements: specificity for the velocity of reaching. *Journal of Neuroscience*, 17(4), 1481–1492.

Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, 427(6971), 244.

Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2006). Bayesian decision theory in sensorimotor control. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(7), 319–326.

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

Krakauer, J. W., Mazzoni, P., Ghazizadeh, A., Ravindran, R., & Shadmehr, R. (2006). Generalization of motor learning depends on the history of prior action. *PLoS Biology*, 4(10), e316.

Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M.-F., & Ghez, C. (2000). Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *Journal of Neuroscience*, 20(23), 8916–8924.



Kujala, T., Alho, K., & Näätänen, R. (2000). Cross-modal reorganization of human cortical functions. *Trends in Neurosciences*, 23(3), 115–120.

Lackner, J. R., & Dizio, P. (1994). Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *Journal of Neurophysiology*, 72(1), 299–313.

Lajoie, Y., Paillard, J., Teasdale, N., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1992). Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects visuoproprioceptive conflict. *Neurology*, 42(5), 1104–1104.

Lajoie, Y., Teasdale, N., Cole, J. D., Burnett, M., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., Paillard, J., & Lamarre, Y. (1996). Gait of a deafferented subject without large myelinated sensory fibers below the neck. *Neurology*, 47(1), 109–115.

Lefumat, H. Z., Miall, R. C., Cole, J. D., Bringoux, L., Bourdin, C., Vercher, J.-L., & Sarlegna, F. R. (2016). Generalization of force-field adaptation in proprioceptively-deafferented subjects. *Neuroscience Letters*, 616, 160–165.

Lefumat, H. Z., Vercher, J.-L., Miall, R. C., Cole, J., Buloup, F., Bringoux, L., Bourdin, C., & Sarlegna, F. R. (2015). To transfer or not to transfer? Kinematics and laterality quotient predict interlimb transfer of motor learning. *Journal of Neurophysiology*, 114(5), 2764–2774.

Leonard, J. A., & Newman, R. C. (1967). Spatial orientation in the blind. *Nature*, 215(5108), 1413.

Lessard, N., Paré, M., Lepore, F., & Lassonde, M. (1998). Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature*, 395(6699), 278.

Likert, R., & Quasha, W. H. (1969). *Revised Minnesota paper form board test*. Psychological Corporation.

Lindle, R. S., Metter, E. J., Lynch, N. A., Fleg, J. L., Fozard, J. L., Tobin, J., Roy, A., & Hurley, B. F. (1997). Age and gender comparisons of muscle strength in 654 women and men aged 20–93 yr. *Journal of Applied Physiology*, 83(5), 1581–1587.

Linn, M. C., & Petersen, A. C. (1985). Emergence and characterization of sex differences in spatial ability: A meta-analysis. *Child Development*, 1479–1498.

Macaluso, T., Bourdin, C., Buloup, F., Mille, M.-L., Sainon, P., Sarlegna, F. R., Vercher, J.-L., & Bringoux, L. (2017). Sensorimotor reorganizations of arm kinematics and postural strategy for functional whole-body reaching movements in microgravity. *Frontiers in Physiology*, 8, 821.

Malfait, N., & Ostry, D. J. (2004). Is interlimb transfer of force-field adaptation a cognitive response to the sudden introduction of load? *Journal of Neuroscience*, 24(37), 8084–8089.

Malfait, N., Shiller, D. M., & Ostry, D. J. (2002). Transfer of motor learning across arm configurations. *Journal of Neuroscience*, *22*(22), 9656–9660.

Martin, T. A., Keating, J. G., Goodkin, H. P., Bastian, A. J., & Thach, W. T. (1996). Throwing while looking through prisms: II. Specificity and storage of multiple gaze—throw calibrations. *Brain*, *119*(4), 1199–1211.

Mattar, A. A., & Ostry, D. J. (2007). Modifiability of generalization in dynamics learning. *Journal of Neurophysiology*, *98*(6), 3321–3329.

Mattar, A. A., & Ostry, D. J. (2010). Generalization of dynamics learning across changes in movement amplitude. *Journal of Neurophysiology*, *104*(1), 426–438.

Mazzoni, P., Hristova, A., & Krakauer, J. W. (2007). Why don't we move faster? Parkinson's disease, movement vigor, and implicit motivation. *Journal of Neuroscience*, *27*(27), 7105–7116.

Mazzoni, P., & Krakauer, J. W. (2006). An implicit plan overrides an explicit strategy during visuomotor adaptation. *Journal of Neuroscience*, *26*(14), 3642–3645.

McCrae, R. R., & Costa, P. T. (1987). Validation of the five-factor model of personality across instruments and observers. *Journal of Personality and Social Psychology*, *52*(1), 81.

McDougle, S. D., Ivry, R. B., & Taylor, J. A. (2016). Taking aim at the cognitive side of learning in sensorimotor adaptation tasks. *Trends in Cognitive Sciences*, *20*(7), 535–544.

McLaughlin, S. C., & Bower, J. L. (1965). Selective intermanual transfer of adaptive effects during adaptation to prism. *Psychonomic Science*, *3*(1–12), 69–70.

Meilinger, T., Knauff, M., & Bühlhoff, H. H. (2008). Working memory in wayfinding—A dual task experiment in a virtual city. *Cognitive Science*, *32*(4), 755–770.

Mellet, E., Bricogne, S., Crivello, F., Mazoyer, B., Denis, M., & Tzourio-Mazoyer, N. (2002). Neural basis of mental scanning of a topographic representation built from a text. *Cerebral Cortex*, *12*(12), 1322–1330.

Messier, J., Adamovich, S., Berkinblit, M., Tunik, E., & Poizner, H. (2003). Influence of movement speed on accuracy and coordination of reaching movements to memorized targets in three-dimensional space in a deafferented subject. *Experimental Brain Research*, *150*(4), 399–416.

Miall, R. C., & Cole, J. (2007). Evidence for stronger visuo-motor than visuo-proprioceptive conflict during mirror drawing performed by a deafferented subject and control subjects. *Experimental Brain Research*, *176*(3), 432–439.

Miall, R. C., Kitchen, N. M., Nam, S.-H., Lefumat, H., Renault, A. G., Ørstavik, K., Cole, J., & Sarlegna, F. R. (2018). Proprioceptive loss and the perception, control and learning

of arm movements in humans: evidence from sensory neuronopathy. *Experimental Brain Research*, 1–19.

Michael, G. A. (2007). A significance test of interaction in 2xK designs with proportions. *Tutorials in Quantitative Methods for Psychology*, 3(1), 1–7.

Michael, G. A., Garcia, S., Bussy, G., Lion-François, L., & Guibaud, L. (2009). Reactivity to visual signals and the cerebellar vermis: Evidence from a rare case with rhombencephalosynapsis. *Behavioral Neuroscience*, 123(1), 86.

Michel, C. (2016). Beyond the sensorimotor plasticity: cognitive expansion of prism adaptation in healthy individuals. *Frontiers in Psychology*, 6, 1979.

Michel, C., Bonnetain, L., Amoura, S., & White, O. (2018). Force field adaptation does not alter space representation. *Scientific Reports*, 8(1), 10982.

Michel, C., Pisella, L., Prablanc, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2007). Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: single-step (aware) versus multiple-step (unaware) exposure to wedge prisms. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(2), 341–350.

Morton, S. M., & Bastian, A. J. (2004). Prism adaptation during walking generalizes to reaching and requires the cerebellum. *Journal of Neurophysiology*, 92(4), 2497–2509.

Morton, S. M., Lang, C. E., & Bastian, A. J. (2001). Inter- and intra-limb generalization of adaptation during catching. *Experimental Brain Research*, 141(4), 438–445.

Mostafa, A. A., Salomonczyk, D., Cressman, E. K., & Henriques, D. Y. (2014). Intermanual transfer and proprioceptive recalibration following training with translated visual feedback of the hand. *Experimental Brain Research*, 232(6), 1639–1651.

Mott, F. W., & Sherrington, C. S. (1885). VIII. Experiments upon the influence of sensory nerves upon movement and nutrition of the limbs. Preliminary communication. *Proceedings of the Royal Society of London*, 57(340–346), 481–488.

Moyer, R. S., & Bayer, R. H. (1976). Mental comparison and the symbolic distance effect. *Cognitive Psychology*, 8(2), 228–246.

Noordzij, M. L., & Postma, A. (2005). Categorical and metric distance information in mental representations derived from route and survey descriptions. *Psychological Research*, 69(3), 221–232.

Noordzij, M. L., Zuidhoek, S., & Postma, A. (2006). The influence of visual experience on the ability to form spatial mental models based on route and survey descriptions. *Cognition*, 100(2), 321–342.

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113.

- O'Shea, J., Gaveau, V., Kandel, M., Koga, K., Susami, K., Prablanc, C., & Rossetti, Y. (2014). Kinematic markers dissociate error correction from sensorimotor realignment during prism adaptation. *Neuropsychologia*, *55*, 15–24.
- Ostry, D. J., & Gribble, P. L. (2016). Sensory plasticity in human motor learning. *Trends in Neurosciences*, *39*(2), 114–123.
- Owsley, C., Sekuler, R., & Siemsen, D. (1983). Contrast sensitivity throughout adulthood. *Vision Research*, *23*(7), 689–699.
- Paillard, J. (1985). Les niveaux sensori-moteur et cognitif du contrôle de l'action. *Laurent M. & Therme P.(Eds). Recherches En APS, 1*, 147–163.
- Paillard, J. (1987). Cognitive versus sensorimotor encoding of spatial information. *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man* (pp. 43–77). Springer.
- Parmar, P. N., Huang, F. C., & Patton, J. L. (2015). Evidence of multiple coordinate representations during generalization of motor learning. *Experimental Brain Research*, *233*(1), 1–13.
- Pasqualotto, A., Spiller, M. J., Jansari, A. S., & Proulx, M. J. (2013). Visual experience facilitates allocentric spatial representation. *Behavioural Brain Research*, *236*, 175–179.
- Paz, R., Boraud, T., Natan, C., Bergman, H., & Vaadia, E. (2003). Preparatory activity in motor cortex reflects learning of local visuomotor skills. *Nature Neuroscience*, *6*(8), 882.
- Pazzaglia, F., & De Beni, R. (2001). Strategies of processing spatial information in survey and landmark-centred individuals. *European Journal of Cognitive Psychology*, *13*(4), 493–508.
- Pekny, S. E., Izawa, J., & Shadmehr, R. (2015). Reward-dependent modulation of movement variability. *Journal of Neuroscience*, *35*(9), 4015–4024.
- Petitot, P., O'Reilly, J. X., & O'Shea, J. (2018). Towards a neuro-computational account of prism adaptation. *Neuropsychologia*, *115*, 188–203.
- Pipereit, K., Bock, O., & Vercher, J.-L. (2006). The contribution of proprioceptive feedback to sensorimotor adaptation. *Experimental Brain Research*, *174*(1), 45.
- Polit, A., & Bizzi, E. (1979). Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, *42*(1), 183–194.
- Pons, T. P., Garraghty, P. E., Ommaya, A. K., Kaas, J. H., Taub, E., & Mishkin, M. (1991). Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. *Science*, *252*(5014), 1857–1860.

Prablanc, C., & Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology*, *67*(2), 455–469.

Rabe, K., Livne, O., Gizewski, E. R., Aurich, V., Beck, A., Timmann, D., & Donchin, O. (2009). Adaptation to visuomotor rotation and force field perturbation is correlated to different brain areas in patients with cerebellar degeneration. *Journal of Neurophysiology*, *101*(4), 1961–1971.

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *29*(3), 431–444.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1988). Components of prism adaptation in terminal and concurrent exposure: Organization of the eye-hand coordination loop. *Perception & Psychophysics*, *44*(1), 59–68.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1994). Effects of movement duration and visual feedback on visual and proprioceptive components of prism adaptation. *Journal of Motor Behavior*, *26*(3), 257–266.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1996). Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *22*(2), 379.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2002). Strategic calibration and spatial alignment: a model from prism adaptation. *Journal of Motor Behavior*, *34*(2), 126–138.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Generalization of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *32*(4), 1006.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2008). Intermanual transfer of prism adaptation. *Journal of Motor Behavior*, *40*(3), 246–264.

Redon, C., Hay, L., & Velay, J.-L. (1991). Proprioceptive control of goal-directed movements in man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. *Journal of Motor Behavior*, *23*(2), 101–108.

Reichenbach, A., Franklin, D. W., Zatska-Haas, P., & Diedrichsen, J. (2014). A dedicated binding mechanism for the visual control of movement. *Current Biology*, *24*(7), 780–785.

Reppert, T. R., Rigas, I., Herzfeld, D. J., Sedaghat-Nejad, E., Komogortsev, O., & Shadmehr, R. (2018). Movement vigor as a traitlike attribute of individuality. *Journal of Neurophysiology*, *120*(2), 741–757.

Rieser, J. J., Lockman, J. J., & Pick, H. L. (1980). The role of visual experience in knowledge of spatial layout. *Perception & Psychophysics*, *28*(3), 185–190.

Rinck, M., Williams, P., Bower, G. H., & Becker, E. S. (1996). Spatial situation models and narrative understanding: Some generalizations and extensions. *Discourse Processes*, 21(1), 23–55.

Roby-Brami, A., & Burnod, Y. (1995). Learning a new visuomotor transformation: error correction and generalization. *Cognitive Brain Research*, 2(4), 229–242.

Rossetti, Y., Desmurget, M., & Prablanc, C. (1995). Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *Journal of Neurophysiology*, 74(1), 457–463.

Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Li, L., Boisson, D., & Perenin, M.-T. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature*, 395(6698), 166.

Rothwell, J. C., Traub, M. M., Day, B. L., Obeso, J. A., Thomas, P. K., & Marsden, C. D. (1982). Manual motor performance in a deafferented man. *Brain*, 105(3), 515–542.

Roy, E. A., Kalbfleisch, L., & Elliott, D. (1994). Kinematic analyses of manual asymmetries in visual aiming movements. *Brain and Cognition*, 24(2), 289–295.

Ruggiero, G., Ruotolo, F., & Iachini, T. (2009). The role of vision in egocentric and allocentric spatial frames of reference. *Cognitive Processing*, 10(2), 283–285.

Sadato, N., Pascual-Leone, A., Grafman, J., Deiber, M.-P., Ibanez, V., & Hallett, M. (1998). Neural networks for Braille reading by the blind. *Brain: A Journal of Neurology*, 121(7), 1213–1229.

Sainburg, R. L. (2005). Handedness: differential specializations for control of trajectory and position. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 33(4), 206–213.

Sainburg, R. L. (2014). Convergent models of handedness and brain lateralization. *Frontiers in Psychology*, 5, 1092.

Sainburg, R. L., Ghilardi, M. F., Poizner, H., & Ghez, C. (1995). Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *Journal of Neurophysiology*, 73(2), 820–835.

Sainburg, R. L., Poizner, H., & Ghez, C. (1993). Loss of proprioception produces deficits in interjoint coordination. *Journal of Neurophysiology*, 70(5), 2136–2147.

Sainburg, R. L., & Schaefer, S. Y. (2004). Interlimb differences in control of movement extent. *Journal of Neurophysiology*, 92(3), 1374–1383.

Sarlegna, F., Blouin, J., Vercher, J.-L., Bresciani, J.-P., Bourdin, C., & Gauthier, G. M. (2004). Online control of the direction of rapid reaching movements. *Experimental Brain Research*, 157(4), 468–471.

Sarlegna, F. R., & Bernier, P.-M. (2010). On the link between sensorimotor adaptation and sensory recalibration. *Journal of Neuroscience*, *30*(35), 11555–11557.

Sarlegna, F. R., Gauthier, G. M., & Blouin, J. (2007). Influence of feedback modality on sensorimotor adaptation: Contribution of visual, kinesthetic, and verbal cues. *Journal of Motor Behavior*, *39*(4), 247–258.

Sarlegna, F. R., Gauthier, G. M., Bourdin, C., Vercher, J.-L., & Blouin, J. (2006). Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject. *Brain Research Bulletin*, *69*(4), 404–415.

Sarlegna, F. R., Malfait, N., Bringoux, L., Bourdin, C., & Vercher, J.-L. (2010). Force-field adaptation without proprioception: can vision be used to model limb dynamics? *Neuropsychologia*, *48*(1), 60–67.

Sarlegna, F. R., & Mutha, P. K. (2015). The influence of visual target information on the online control of movements. *Vision Research*, *110*, 144–154.

Sarlegna, F. R., & Sainburg, R. L. (2007). The effect of target modality on visual and proprioceptive contributions to the control of movement distance. *Experimental Brain Research*, *176*(2), 267–280.

Scheidt, R. A., Conditt, M. A., Secco, E. L., & Mussa-Ivaldi, F. A. (2005). Interaction of visual and proprioceptive feedback during adaptation of human reaching movements. *Journal of Neurophysiology*, *93*(6), 3200–3213.

Schmidt, R. A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, *82*(4), 225.

Schmitt, D. P., Realo, A., Voracek, M., & Allik, J. (2008). Why can't a man be more like a woman? Sex differences in Big Five personality traits across 55 cultures. *Journal of Personality and Social Psychology*, *94*(1), 168.

Schubotz, R. I. (2007). Prediction of external events with our motor system: towards a new framework. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(5), 211–218.

Seidler, R. D., Mulavara, A. P., Bloomberg, J. J., & Peters, B. T. (2015). Individual predictors of sensorimotor adaptability. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *9*, 100.

Shadmehr, R., & Brashers-Krug, T. (1997). Functional stages in the formation of human long-term motor memory. *Journal of Neuroscience*, *17*(1), 409–419.

Shadmehr, R., & Mussa-Ivaldi, F. A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *Journal of Neuroscience*, *14*(5), 3208–3224.

Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annual Review of Neuroscience*, *33*, 89–108.

Shore, D. I., Spry, E., & Spence, C. (2002). Confusing the mind by crossing the hands. *Cognitive Brain Research*, *14*(1), 153–163.

Simani, M. C., McGuire, L. M., & Sabes, P. N. (2007). Visual-shift adaptation is composed of separable sensory and task-dependent effects. *Journal of Neurophysiology*, *98*(5), 2827–2841.

Smith, M. A., Ghazizadeh, A., & Shadmehr, R. (2006). Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning. *PLoS Biology*, *4*(6), e179.

Sober, S. J., & Sabes, P. N. (2005). Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nature Neuroscience*, *8*(4), 490.

Stevens, J. C., Foulke, E., & Patterson, M. Q. (1996). Tactile acuity, aging, and braille reading in long-term blindness. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, *2*(2), 91.

Stockinger, C., Thürer, B., Focke, A., & Stein, T. (2015). Intermanual transfer characteristics of dynamic learning: direction, coordinate frame, and consolidation of interlimb generalization. *Journal of Neurophysiology*, *114*(6), 3166–3176.

Stratton, G. M. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. *Psychological Review*, *3*(6), 611.

Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, *18*(6), 643.

Sun, Z. Y., Pinel, P., Rivière, D., Moreno, A., Dehaene, S., & Mangin, J.-F. (2016). Linking morphological and functional variability in hand movement and silent reading. *Brain Structure and Function*, *221*(7), 3361–3371.

Tanaka, H., & Sejnowski, T. J. (2013). Computing reaching dynamics in motor cortex with Cartesian spatial coordinates. *Journal of Neurophysiology*, *109*(4), 1182–1201.

Taub, E., & Goldberg, I. A. (1973). Prism adaptation: control of intermanual transfer by distribution of practice. *Science*, *180*(4087), 755–757.

Taylor, H. A., & Tversky, B. (1992). Spatial mental models derived from survey and route descriptions. *Journal of Memory and Language*, *31*(2), 261–292.

Taylor, J. A., Wojaczynski, G. J., & Ivry, R. B. (2011). Trial-by-trial analysis of intermanual transfer during visuomotor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *106*(6), 3157–3172.

Teasdale, N., Forget, R., Bard, C., Paillard, J., Fleury, M., & Lamarre, Y. (1993). The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychologica*, *82*(1–3), 179–191.



Templeton, W. B., Howard, I. P., & Wilkinson, D. A. (1974). Additivity of components of prismatic adaptation. *Perception & Psychophysics*, *15*(2), 249–257.

Ten Donkelaar, H. J., Lammens, M., Wesseling, P., Hori, A., Keyser, A., & Rotteveel, J. (2004). Development and malformations of the human pyramidal tract. *Journal of Neurology*, *251*(12), 1429–1442.

Ter Horst, A. C., Cole, J., Van Lier, R., & Steenbergen, B. (2012). The effect of chronic deafferentation on mental imagery: a case study. *PLoS One*, *7*(8), e42742.

Therrien, A. S., Wolpert, D. M., & Bastian, A. J. (2016). Effective reinforcement learning following cerebellar damage requires a balance between exploration and motor noise. *Brain*, *139*(1), 101–114.

Thoroughman, K. A., & Shadmehr, R. (2000). Learning of action through adaptive combination of motor primitives. *Nature*, *407*(6805), 742.

Torres, E. B., Cole, J., & Poizner, H. (2014). Motor output variability, deafferentation, and putative deficits in kinesthetic reafference in Parkinson's disease. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 823.

Tversky, B. (1991). Spatial mental models. *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 27, pp. 109–145). Academic Press.

Van Beers, R. J., Haggard, P., & Wolpert, D. M. (2004). The role of execution noise in movement variability. *Journal of Neurophysiology*, *91*(2), 1050–1063.

Van Boven, R. W., Hamilton, R. H., Kauffman, T., Keenan, J. P., & Pascual-Leone, A. (2000). Tactile spatial resolution in blind Braille readers. *Neurology*, *54*(12), 2230–2236.

Vangheluwe, S., Suy, E., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2006). Learning and transfer of bimanual multifrequency patterns: effector-independent and effector-specific levels of movement representation. *Experimental Brain Research*, *170*(4), 543–554.

Von Helmholtz, H. (1867). *Handbuch der physiologischen Optik* (Vol. 9). Voss.

Wallace, B., & Redding, G. M. (1979). Additivity in prism adaptation as manifested in intermanual and interocular transfer. *Perception & Psychophysics*, *25*(2), 133–136.

Walsh, T. M., & Freedman, S. J. (1966). *Paper read at the meeting of the Eastern Psychological Association*.

Wang, J. (2008). A dissociation between visual and motor workspace inhibits generalization of visuomotor adaptation across the limbs. *Experimental Brain Research*, *187*(3), 483–490.

Wang, J., & Sainburg, R. L. (2003). Mechanisms underlying interlimb transfer of visuomotor rotations. *Experimental Brain Research*, *149*(4), 520–526.

- Wang, J., & Sainburg, R. L. (2004). Limitations in interlimb transfer of visuomotor rotations. *Experimental Brain Research*, *155*(1), 1–8.
- Wang, J., & Sainburg, R. L. (2007). The dominant and nondominant arms are specialized for stabilizing different features of task performance. *Experimental Brain Research*, *178*(4), 565–570.
- Wechsler, D. (2001). Echelle clinique de mémoire [troisième édition]. ECPA.
- Wei, K., & Kording, K. (2009). Relevance of error: what drives motor adaptation? *Journal of Neurophysiology*, *101*(2), 655–664.
- Wiener, N. (1948). Cybernetics. *Scientific American*, *179*(5), 14–19.
- Wiestler, T., Waters-Metenier, S., & Diedrichsen, J. (2014). Effector-independent motor sequence representations exist in extrinsic and intrinsic reference frames. *Journal of Neuroscience*, *34*(14), 5054–5064.
- Wigmore, V., Tong, C., & Flanagan, J. R. (2002). Visuomotor rotations of varying size and direction compete for a single internal model in a motor working memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *28*(2), 447.
- Wilkinson, D. A. (1971). Visual-motor control loop: A linear system? *Journal of Experimental Psychology*, *89*(2), 250.
- Wolpert, D. (2011). *Daniel Wolpert: The Real Reason for Brains*. TED.
- Wolpert, D. M., Diedrichsen, J., & Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(12), 739.
- Wolpert, D. M., Doya, K., & Kawato, M. (2003). A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *358*(1431), 593–602.
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Current Biology*, *11*(18), R729–R732.
- Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, *3*(11s), 1212.
- Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2005). Bayes rule in perception, action and cognition. *The Oxford Companion to the Mind*. Oxford University Press ([Http://Eprints.Pascal-Network.Org/Archive/00001354/](http://Eprints.Pascal-Network.Org/Archive/00001354/)).
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, *269*(5232), 1880–1882.
- Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Networks*, *11*(7–8), 1317–1329.

Wolpert, D. M., Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(9), 338–347.

Wong, M., Gnanakumaran, V., & Goldreich, D. (2011). Tactile spatial acuity enhancement in blindness: evidence for experience-dependent mechanisms. *Journal of Neuroscience*, 31(19), 7028–7037.

Woodworth, R. S. (1899). Accuracy of voluntary movement. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, 3(3).

Wu, H. G., Miyamoto, Y. R., Castro, L. N. G., Ölveczky, B. P., & Smith, M. A. (2014). Temporal structure of motor variability is dynamically regulated and predicts motor learning ability. *Nature Neuroscience*, 17(2), 312.

Xu, F., & Tenenbaum, J. B. (2007). Word learning as Bayesian inference. *Psychological Review*, 114(2), 245.

Yousif, N., Cole, J., Rothwell, J., & Diedrichsen, J. (2015). Proprioception in motor learning: lessons from a deafferented subject. *Experimental Brain Research*, 233(8), 2449–2459.

Zimmermann, P., & Fimm, B. (2002). A test battery for attentional performance. *Applied Neuropsychology of Attention. Theory, Diagnosis and Rehabilitation*, 110–151.

## **Abstract**

How do we achieve voluntary movements? What mechanisms allow us to grasp objects or orient ourselves in an environment? Previous work suggests that representations within the central nervous system underlie trivial actions such as reaching movements toward an object or memorizing the layout of a shopping center. However, the nature of these representations remains unclear. Regarding the control of upper limb movements, two main types of movement representations have been proposed, with representations according to an extrinsic coordinate system (representations referred to a normed space, right/left, up/down...) and an intrinsic system (representations referred to muscles and joints, flexion/extension, abduction/adduction...). With respect to the spatial representation of an environment such as a park, two coordinate systems could be used: an allocentric system (with references between landmarks, in a cartesian or polar space) and an egocentric system (with references to its own body). The aim of this thesis was to clarify the nature of the representations used for sensorimotor control and spatial cognition. We were also interested in how sensory modalities impact both sensorimotor control and spatial cognition, and we specifically focused on vision and proprioception.

To study the representations underlying sensorimotor control, we relied on a classical method of sensorimotor adaptation, the adaptation to a prismatic perturbation, in order to determine the coordinate systems used in a context of inter-limb transfer of adaptation. Our first study revealed that inter-limb transfer of prismatic adaptation was related to participants' individual characteristics such as movement speed and variability. The fastest and most variable participants had a transfer consistent with representations in an intrinsic coordinate system while the slowest and least variable participants had a transfer in an extrinsic coordinate system.

To determine the impact that proprioception may have on the movement and spatial representations, we studied the influence of proprioceptive loss by working with two rare participants (GL and IW) who are deafferented as they suffered a massive yet specific loss of large afferent fibers. Our second study characterized the movements made by these deafferented participants with the dominant arm and the non-dominant arm compared to age-matched controls. Results highlighted significant motor deficit in these two deafferented participants who both were more variable with the non-dominant limb. In addition, analysis of the velocity profiles revealed a substantial kinematic reorganization of the movements for both GL and IW with respect to controls, with a higher and earlier peak velocity. Our third study explored the representations of the action with prismatic adaptation and the assessment of the inter-limb transfer showed that for the controls and IW, an extrinsic reference type was used. The influence of the massive loss of proprioception was particularly marked for GL whose results emphasize the importance of proprioception for planning and sensorimotor adaptation.

Finally, our fourth study examined the influence of proprioception on the ability to do a spatial representation. No significant effect of the coordinate system type (allocentric vs. egocentric) was found, but the reaction time of the deafferented participants was longer than controls, suggesting that proprioception plays a role in the spatial representation.

Overall, our results suggest that proprioception is a sensory modality that contributes to the control of motor skills but its influence on spatial cognition remains to be clarified. The idiosyncrasy noted during this work certainly represents a challenge for the characterization of behavioural invariants, but it could be exploited for a better understanding of sensorimotor control and spatial cognition.

## Résumé

Comment réalisons-nous des mouvements volontaires ? Quels mécanismes nous permettent de saisir des objets ou de s'orienter dans un environnement ? Certains travaux suggèrent que des représentations au sein du système nerveux central sont à la base d'actions banales telles que des mouvements d'atteinte manuelle vers un objet ou de la mémorisation de la disposition d'un centre commercial. Cependant, la nature de ces représentations reste à clarifier. Pour ce qui concerne le contrôle des mouvements du membre supérieur, deux principaux types de représentations du mouvement ont été proposés avec des représentations selon un système de coordonnées extrinsèque (représentations référées dans un espace normé, droite/gauche ; haut/bas...) et un système intrinsèque (représentations référées aux muscles et articulations, flexion/extension ; abduction/adduction...). Pour ce qui concerne la représentation de l'espace, deux systèmes de coordonnées pourraient être utilisés : un système allocentré (représentations référées dans un espace normé, cartésien ou polaire) et un système égocentré (représentations référées son propre corps). L'objectif de cette thèse était de clarifier la nature des représentations utilisées pour le contrôle sensorimoteur et la cognition spatiale. Nous nous sommes également intéressés aux modalités sensorielles impactant à la fois le contrôle sensorimoteur et la cognition spatiale, en se concentrant sur la vision et la proprioception.

Pour étudier les représentations à la base du contrôle sensorimoteur, nous nous sommes appuyés sur une méthode classique d'adaptation sensorimotrice, l'adaptation à une perturbation prismatique, afin de déterminer les systèmes de coordonnées utilisés dans un contexte de transfert d'adaptation inter-membre. Notre première étude a révélé que le transfert inter-membre d'adaptation prismatique était lié aux caractéristiques individuelles des participants telles que la vitesse et la variabilité du geste. Les participants les plus rapides et variables présentaient un transfert compatible avec des représentations de l'action dans un système de coordonnées intrinsèque tandis que les participants les moins rapides et variables présentaient un transfert suivant un système de coordonnées extrinsèque.

Afin de déterminer l'impact que la proprioception peut avoir sur les représentations du mouvement et de l'espace, nous avons étudié l'influence de la perte de la proprioception en travaillant avec deux rares participants (GL et IW), dits désafférentés, atteints d'une perte massive mais spécifique des fibres afférentes de large diamètre à la base du sens proprioceptif. Notre deuxième étude a caractérisé les mouvements réalisés par ces participants désafférentés avec le membre dominant et le membre non-dominant par rapport à des contrôles. Les résultats ont souligné un important déficit moteur chez ces deux participants désafférentés qui sont tous deux plus variables avec le membre non-dominant. De plus, le geste de GL et IW est réorganisé par rapport aux contrôles, avec une vitesse plus importante et une atteinte du pic de vitesse plus précoce. Notre troisième étude a exploré les représentations de l'action via l'adaptation prismatique et montre que pour les contrôles et IW, un référentiel de type extrinsèque a été utilisé dans le cadre du transfert inter-membre. L'influence de la perte massive de proprioception a été particulièrement marquée pour GL dont les résultats soulignent l'importance de la proprioception pour la planification et l'adaptation sensorimotrice.

Enfin, notre quatrième étude visait à examiner l'influence de la proprioception sur la capacité à se représenter l'espace. Aucun effet significatif du type de système de coordonnées (allocentré vs égocentré) n'a été trouvé mais le temps de réaction des participants désafférentés était plus long que les contrôles, suggérant que la proprioception joue un rôle dans la représentation de l'espace.

L'ensemble de ces résultats suggèrent que la proprioception est un sens contribuant au contrôle de la motricité mais dont l'influence sur la cognition spatiale reste à clarifier. L'idiosyncrasie relevée au cours de ces travaux représente certainement un challenge pour la caractérisation des invariants du comportement mais pourrait aussi être exploitée pour une meilleure compréhension du contrôle sensorimoteur et de la cognition spatiale.