

Titre: Analyse de la coordination entre le membre supérieur et le tronc
Title: lors de mouvements de pointage : le problème de la redondance

Auteur: Pascale Pigeon
Author:

Date: 1997

Type: Mémoire ou thèse / Dissertation or Thesis

Référence: Pigeon, P. (1997). Analyse de la coordination entre le membre supérieur et le
Citation: tronc lors de mouvements de pointage : le problème de la redondance [Ph.D.
thesis, École Polytechnique de Montréal]. PolyPublie.
<https://publications.polymtl.ca/6831/>

 **Document en libre accès dans PolyPublie**
Open Access document in PolyPublie

URL de PolyPublie: <https://publications.polymtl.ca/6831/>
PolyPublie URL:

**Directeurs de
recherche:** L'Hocine Yahia, & Anatol G. Feldman
Advisors:

Programme: Unspecified
Program:

UNIVERSITÉ DE MONTRÉAL

ANALYSE DE LA COORDINATION ENTRE LE MEMBRE SUPÉRIEUR
ET LE TRONC LORS DE MOUVEMENTS DE POINTAGE:
LE PROBLÈME DE LA REDONDANCE

PASCALE PIGEON
INSTITUT DE GÉNIE BIOMÉDICAL
ÉCOLE POLYTECHNIQUE DE MONTRÉAL

THÈSE PRÉSENTÉE EN VUE DE L'OBTENTION
DU DIPLÔME DE PHILOSOPHIAE DOCTOR (Ph.D.)
(GÉNIE BIOMÉDICAL)
DÉCEMBRE 1997

© Pascale Pigeon, 1997.



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-33023-0

UNIVERSITÉ DE MONTRÉAL

ÉCOLE POLYTECHNIQUE DE MONTRÉAL

Cette thèse intitulée:

ANALYSE DE LA COORDINATION ENTRE LE MEMBRE SUPÉRIEUR
ET LE TRONC LORS DE MOUVEMENTS DE POINTAGE:
LE PROBLÈME DE LA REDONDANCE

présentée par: PIGEON Pascale

en vue de l'obtention du diplôme de: Philosophiae Doctor

a été dûment acceptée par le jury d'examen constitué de:

M. MATHIEU Pierre A., D.Sc.A., président

M. YAHIA L'Hocine, Ph.D., membre et directeur de recherche

M. FELDMAN Anatol G., Ph.D., membre et codirecteur de recherche

M. MA Shiping, Ph.D., membre

M. FLANAGAN, J. Randall, Ph.D., examinateur externe

À mes parents, pour leur amour et leur soutien,

REMERCIEMENTS

J'ai fait la connaissance du Dr L'Hocine Yahia à l'automne 1990 pendant ma troisième année à Polytechnique. J'étais étudiante en génie mécanique, mais le domaine qui m'intéressait particulièrement était la biomécanique. Ces premières rencontres avec le Dr Yahia ont confirmé cet intérêt, si bien qu'à l'été 1991, je débutais un projet expérimental sur les propriétés viscoélastiques du fascia lombodorsal dans le cadre de mon projet de fin d'études. Dès mon arrivée au GRBB, le Dr Yahia a su cultiver mon intérêt pour la recherche et encourager mes efforts. Il m'a permis de présenter les résultats de mes travaux dans des congrès internationaux, et de faire mes premières armes en enseignement. Six années plus tard, je termine mon doctorat, toujours sous sa direction. Je tiens à remercier le Dr Yahia pour la confiance qu'il a toujours eue en mes capacités pour une carrière en recherche.

Je désire également remercier chaleureusement mon codirecteur et mentor, le Dr Anatol Feldman. Neurophysiologiste de renommée mondiale, expérimentateur chevronné et brillant théoricien, il a, plus que quiconque, contribué à mon développement scientifique. Il m'a fait découvrir que la biomécanique n'est que la manifestation physique du contrôle qu'exerce le système nerveux sur l'appareil neuromusculosquelettique, et que chercher à percer les mystères de ce contrôle est l'un des plus passionnants métiers du monde. Je me considère privilégiée d'avoir pu travailler à ses côtés et bénéficier de son immense savoir.

Pendant mes années à la maîtrise et après mon passage au doctorat, j'ai bénéficié du support financier du Fonds FCAR, que je tiens à remercier. Je remercie également mon directeur de recherche, L'Hocine Yahia, d'avoir gracieusement financé les derniers mois de mon doctorat, ce qui m'a permis de me consacrer entièrement à mon projet pendant cette période cruciale.

Au cours de mes années passées au GRBB, plusieurs de mes confrères et consoeurs étudiants(es) ont marqué mon passage par leur amitié et l'aide qu'ils m'ont apportées. En particulier, je tiens à remercier Philippe Archambault pour son aide lors de la programmation et Nancy St-Onge pour sa bonne humeur et sa disponibilité lors de mes premiers pas avec le modèle λ . L'associé de recherche Arnold Mitnitski m'a également été d'un grand secours, surtout lors de mes analyses statistiques. Je remercie Hugues Lafrance, Ismaël El-Maach, Stéphan Dupont, Manuel Fortin, Martin Cyr et Suzanne Larouche d'avoir accepté de participer à mes expériences. Merci à Sophie, Nicola, Paule, Dany, Christine, Maryam, Isabelle et tous les autres étudiants et membres du personnel pour avoir contribué à la belle ambiance de camaraderie du laboratoire de biomécanique.

J'ai grandement apprécié l'amabilité, la serviabilité et le professionnalisme des deux adjointes administratives, Louise Clément et Diane Giroux, tout au long de mes études en génie biomédical. Par d'innombrables petits gestes, elles ont grandement facilité mon travail.

Mes études universitaires n'auraient pas été possibles sans le soutien constant des mes parents. Ils sont les grands responsables de mon succès. Je remercie également mes amies Isabelle Émard, Christine Rivard et Anie Grondin pour leurs encouragements.

En terminant, je remercie mon ami Michael d'avoir toujours cru en moi. Son appui et son amour, malgré la distance nous séparant pendant ces trois années, m'ont permis de passer à travers les moments difficiles. And now, on with our lives...

RÉSUMÉ

La facilité avec laquelle les mouvements du corps sont produits dans la vie de tous les jours dissimule la complexité sous-jacente du contrôle neuromusculaire. En effet, dans son contrôle des mouvements volontaires, le système nerveux permet de surmonter plusieurs difficultés dont la redondance des degrés de liberté tant musculaires qu'articulaires et les relations non-linéaires reliant la configuration du corps et certains paramètres anatomiques tels les bras de leviers et les longueurs musculaires. Malgré ces difficultés, nos mouvements volontaires sont précis, rapides et même gracieux.

Plusieurs approches au contrôle d'un nombre redondant de degrés de liberté ont été suggérées dans la littérature. Une de ces approches est le concept de synergie qui désigne une organisation permettant de réduire le nombre de degrés de liberté indépendamment contrôlés par les centres supérieurs. Dans cette thèse, en présence de la redondance articulaire, les synergies sont définies comme des unités de coordination indépendantes qui sont utilisées pour remplir un but fonctionnel précis.

Préalablement aux travaux réalisés dans le cadre de cette thèse, deux synergies indépendantes ont été identifiées dans la coordination entre le membre supérieur et le tronc lors de mouvements de pointage vers une cible située près du corps. La première, la synergie de pointage, concerne la formation de la trajectoire de la main (l'effecteur) vers la cible. La seconde, la synergie compensatrice, coordonne les rotations des articulations du bras et du tronc de façon à ne pas affecter la trajectoire de l'effecteur. Le 1^{er} objectif de cette thèse était d'examiner si la vision pourrait causer la subdivision de la coordination en deux synergies indépendantes. Pour ce faire, la position de repères sur le tronc et sur les articulations du bras droit de dix sujets normaux ont été enregistrées lors de mouvements de pointage rapides réalisés vers une cible ipsilatérale ou controlatérale

située à $\pm 45^\circ$ du plan sagittal. Les cibles pouvaient être atteintes en utilisant seulement les articulations du membre supérieur (essais contrôle) ou en combinaison avec un mouvement sagittal avant (essais en phase) ou arrière (essais hors phase) du tronc produit par la flexion ou l'extension de la hanche. Les directions des mouvements de l'effecteur et du tronc formaient donc un angle de 45° entre elles. Pour éliminer la vision lors de certains mouvements, les sujets portaient des lunettes à cristal. À l'initiation du mouvement de l'effecteur, l'activation d'un interrupteur rendait les lunettes opaques.

Les résultats ont démontré que les deux synergies demeurent fonctionnelles même en absence de vision. Chez la majorité des sujets, le mouvement du tronc précède celui de l'effecteur (d'environ 70 ms) et continue après que ce dernier se soit immobilisé au-dessus de la cible pendant environ 50 à 250 ms. Ainsi, avant et après le déplacement de l'effecteur, la synergie compensatrice génère des rotations articulaires qui permettent de maintenir la position de l'effecteur fixe malgré les mouvements du tronc, et ce, même en absence de feedback visuel. Le fait que la trajectoire de l'index ne soit que très légèrement affectée par le recrutement du tronc indique que la synergie compensatrice est également active durant le déplacement de l'effecteur vers la cible. Ces résultats suggèrent que la synergie compensatrice est initiée avant la synergie de pointage, puis les deux synergies sont combinées, et enfin, la synergie compensatrice est de nouveau la seule active après la fin du mouvement de pointage. En plus de la réduction du nombre de degrés de liberté contrôlés, l'utilisation de synergies indépendantes permet au système nerveux de répondre simultanément à plusieurs buts fonctionnels. De plus, une telle stratégie pourrait limiter l'impact d'une perturbation à une seule unité de coordination et permettre le déroulement normal des autres unités.

Un 2^e objectif de cette thèse était d'évaluer l'effet du recrutement du tronc sur les erreurs de pointage en absence de feedback visuel. Lorsque la vision est obstruée, la distribution des positions finales de l'effecteur dans les essais sans recrutement du tronc n'inclut généralement pas la position de la cible, ce qui suggère que les sujets pointent vers une

nouvelle cible virtuelle. Lorsque la flexion ou l'extension à la hanche est recrutée, les mouvements sagittaux du tronc ($\cong 15$ cm d'amplitude) peuvent faire dévier la trajectoire de l'effecteur par plus de 20° et modifier son amplitude jusqu'à 12 cm. En absence de la vision cependant, les erreurs de direction et d'amplitude associées au recrutement du tronc sont généralement inférieures à 3° et à 3 cm respectivement et le gain de la synergie compensatrice est généralement compris entre 0.8 et 1.2 (lorsque le gain est de 1, il y a compensation complète des effets du tronc). De plus, l'orientation et la forme des ellipses entourant les positions finales de l'effecteur ne démontrent aucun effet du recrutement du tronc. Ainsi, même sans vision, la synergie compensatrice diminue substantiellement les effets du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur. Le système nerveux pourrait donc contrôler le gain de la synergie compensatrice et l'atténuer lorsque le tronc est appelé à contribuer au déplacement de l'effecteur vers une cible plus éloignée. Ce type de contrôle rappelle le réflexe vestibulo-oculaire, une autre synergie compensatrice utilisée dans la coordination des mouvements des yeux et de la tête et dont le gain peut être atténué lorsque le seul mouvement des yeux ne suffit pas au déplacement du regard.

Un 3^e objectif de cette thèse consistait à examiner si la coordination interarticulaire au sein des synergies peut être représentée par des vecteurs et si la combinaison linéaire des deux synergies permet d'expliquer la coordination observée dans les mouvements de pointage impliquant le tronc. L'analyse par composantes principales des différentes phases des mouvements réalisés avec ou sans le recrutement du tronc a démontré que des vecteurs permettent d'expliquer une partie importante ($\geq 93\%$) de la variabilité présente dans la synergie de pointage, la synergie compensatrice et lorsqu'elles sont combinées. Le vecteur associé à la synergie de pointage a été soustrait du vecteur associé aux synergies combinées, et le vecteur résultant a été comparé au vecteur de la synergie compensatrice obtenu des données expérimentales. La séparation angulaire d'environ 13° mesurée entre ces deux vecteurs n'invalide pas le principe de la superposition des synergies mais suggère plutôt qu'il est incorrect de modéliser les synergies telles des vecteurs dans

l'espace articulaire. En effet, la coordination interarticulaire n'est pas un phénomène linéaire au sein des synergies. Au niveau des articulations individuelles, le test du principe de la superposition prend en considération l'allure non-linéaire des variations des valeurs angulaires. Dans ce cas, la courbe moyenne articulaire des mouvements en phase et hors phase est très semblable à la courbe articulaire obtenue dans les essais contrôle, ce qui suggère que les synergies sont combinées par superposition. Au niveau pluri-articulaire, cette non-linéarité des variations articulaires est négligée en modélisant les synergies par des vecteurs. Le fait de négliger la courbure de la coordination interarticulaire au sein des synergies explique peut-être la séparation angulaire mesurée entre les vecteurs associés à la synergie compensatrice. Il est donc quand même possible que le système nerveux utilise le principe de la superposition lorsqu'il combine les synergies.

Le 4^e et dernier objectif de cette thèse était de quantifier le degré de non-linéarité présent entre la configuration anatomique du membre supérieur et les bras de levier et longueurs musculaires. Les équations polynomiales dérivées pour 13 muscles ont permis d'établir que les rotations articulaires peuvent considérablement modifier les bras de levier musculaires; par exemple, le bras de levier du brachialis passe de 2 à plus de 7 cm lors de la flexion du coude. Des équations allant jusqu'au 6^e ordre peuvent être requises pour modéliser adéquatement les relations entre les longueurs musculaires (notamment, celles de l'anconé et du triceps brachial) et l'angle du coude. L'hypothèse selon laquelle les bras de leviers demeurent constants et les longueurs musculaires varient linéairement en fonction des mouvements articulaires n'est pas valide pour plusieurs muscles du membre supérieur. En plus de la non-linéarité dans la coordination interarticulaire au sein des synergies, les relations entre la configuration du corps et les paramètres de l'appareil musculosquelettique sont aussi non-linéaires. Ceci doit être pris en considération lors du développement de modèles biomécaniques.

L'analyse de la coordination entre le membre supérieur et le tronc lors de mouvements de pointage présenté dans cette thèse suggère que le contrôle de systèmes articulaires redondants peut être simplifié par l'utilisation de synergies indépendantes. De plus, cette subdivision fonctionnelle semble se produire avec ou sans la présence du feedback visuel. Finalement, la combinaison des synergies pourrait s'accomplir selon le principe de la superposition.

ABSTRACT

The ease with which body movements are produced in everyday life conceals the underlying complexity of the neuromuscular control. Indeed, in its control of voluntary movements, the nervous system must overcome various difficulties including the redundancy in muscular and articular degrees of freedom and the nonlinear relationships between the body configuration and anatomical parameters such as moment arms and muscles lengths. Despite these difficulties, our voluntary movements are precise, quick, and even graceful.

Different approaches to the control of a redundant number of degrees of freedom have been suggested. One such approach is the concept of synergy, a form of organization which reduces the number of degrees of freedom independently controlled by higher motor centers. In this thesis, in the presence of articular redundancy, synergies are defined as independent units of coordination employed according to their ability to fulfill a specific functional goal.

Prior to the work carried out in the context of this thesis, two independent synergies were identified in the coordination of the upper limb and trunk during pointing movements to a target located close to the body. The first, the pointing synergy, fulfills the functional goal of producing the arm endpoint trajectory to the target. The second, the compensatory synergy, coordinates arm and trunk joint rotations in such a way as to leave the endpoint trajectory unchanged. The first objective of this thesis was to examine the possibility that the functional subdivision of the arm-trunk coordination into two independent synergies depends on visual feedback during movement. To do so, trunk and right arm joint coordinates of ten normal subjects were recorded during fast, uncorrected arm movements to an ipsi- or a contralateral target situated at $\pm 45^\circ$ angle to the sagittal

midline of the trunk. Targets could be reached using the arm alone (control trials) or also involving a sagittal forward (in-phase trials) or backward (out-of-phase trials) trunk motion produced by hip flexion or extension. The directions of endpoint and trunk motions thus formed a 45° angle relative to each other. When movements were produced without visual feedback, subjects wore liquid crystal glasses controlled by a pressure sensitive switch located at the initial endpoint position. At the initiation of the endpoint movement, the pressure applied on the switch by the index finger was removed causing the glasses to become opaque.

The results of the experiments show that even in the absence of vision, both synergies remain functional. In the majority of subjects, trunk movement is initiated prior to that of the endpoint (by about 70 ms) and continues for about 50 to 250 ms after the endpoint has stopped above the target. Thus, before and after the shift of the endpoint, the compensatory synergy generates articular rotations which preserve the endpoint position despite trunk movements, even without visual feedback. The finding that the index trajectory is only slightly affected by the trunk recruitment indicates that the compensatory synergy is also active during the shift of the endpoint to the target. These results suggest that the compensatory synergy is initiated prior to the reaching synergy, then the two synergies are combined, and again the compensatory synergy is active on its own after the end of the pointing movement. Besides the reduction in the number of controlled degrees of freedom, the use of independent synergies allows the nervous system to fulfill many functional goals simultaneously. In addition, such a strategy may limit the impact of a perturbation to only one unit of coordination and allow the other units to progress normally.

A second objective of this thesis was to evaluate the effect of trunk recruitment on pointing errors in the absence of visual feedback. When vision is blocked, the distribution of final endpoint positions when the trunk is fixed generally does not include the target position, which suggests that subjects point to a new virtual target. When the trunk is

recruited, its sagittal motions ($\cong 15$ cm in amplitude) have the potential to deviate the endpoint trajectory by more than 20° and to modify its extent by up to 12 cm. However, in the absence of vision, direction and extent errors associated to trunk recruitment are generally less than 3° and 3 cm respectively, with the gain of the compensatory synergy generally between 0.8 and 1.2 (gain 1 represents a complete compensation of the effects of the trunk). Moreover, the orientation and shape of the endpoint distributions do not show any significant effect of trunk recruitment. Thus, even without visual feedback, the compensatory synergy substantially decreases the effects of trunk motion on endpoint position. The nervous system may likely control the gain of the compensatory synergy and attenuate it when the trunk motion should contribute to the endpoint displacement towards a farther situated target. This type of control is reminiscent of another compensatory synergy, the vestibular-ocular reflex, whose gain can be attenuated when the gaze shift cannot be provided by eye movement alone.

A third objective of this thesis was to examine whether interarticular coordinations within synergies can be represented by vectors and whether linear combinations of the two synergies can explain the coordination observed during pointing movements involving the trunk. Principal components analysis of different phases of trials performed with or without trunk movements showed that vectors can explain a large part ($\geq 93\%$) of the variability present within the pointing and compensatory synergies as well as when the two synergies are combined. The angular separation ($\cong 13^\circ$) between the vector of the compensatory synergy and the vector also associated to this synergy but calculated by vector subtraction does not invalidate the principle of superposition of synergies but rather suggests that it is incorrect to model the synergies as vectors in articular space. Indeed, the interarticular coordination within synergies is not linear. At the level of single joints, linearity was not required in testing the superposition principle and, in this case, the average joint curve of in- and out-of-phase movements produced a good fit of the

joint curve obtained in control trials. This result suggests that the nervous system may use the superposition principle when combining the synergies.

The fourth and final objective of this thesis was to quantify the degree of nonlinearity present in the relationships between the anatomical configuration of the upper limb and the moment arms and muscle lengths. The polynomial equation derived for 13 muscles underlined that articular rotations can considerably affect muscle moment arms; for example, the brachialis moment arm increases from 2 to 7 cm with elbow flexion. Also, up to 6th order equations may be required to adequately model the relationships between the muscle lengths (notably, those of anconeus and triceps brachii) and the elbow angle. The assumptions of constant moment arms and muscle lengths varying linearly with articular motions are incorrect for many upper limb muscles. In addition to the nonlinear relationships between joint angles within each synergy, nonlinearity is also apparent in the relationships between the anatomical configuration and the parameters of the musculoskeletal apparatus and must be taken into consideration during the development of biomechanical models of the upper limb.

The analysis of the arm-trunk coordination during pointing movements presented in this thesis suggests that the control of redundant articular systems can be simplified by the use of independent synergies. Moreover, this functional subdivision could take place with or without visual feedback. Finally, the combination of synergies may occur in accordance with the principle of superposition.

TABLE DES MATIÈRES

Dédicace	iv
Remerciements	v
Résumé	vii
Abstract	xii
Table des matières	xvi
Liste des tableaux	xxi
Liste des figures	xxii
Liste des sigles et abréviations	xxviii
CHAPITRE I	1
1. INTRODUCTION	1
1.1 La problématique du contrôle des mouvements humains	1
1.1.1 L'ambiguïté des relations entre les commandes centrales et la production motrice	2
1.1.2 La redondance des degrés de liberté.....	4
1.1.3 La redondance articulaire lors de mouvements de pointage et l'utilisation de synergies indépendantes.....	5
1.1.4 La redondance musculaire et le principe de la correspondance biomécanique..	11
1.1.5 La non-linéarité dans les relations entre les variables du système neuro- musculosquelettique	13
1.2 Revue de littérature	15
1.2.1 Les approches au contrôle d'un nombre redondant de muscles.....	15
1.2.2 Les approches au contrôle d'un nombre redondant d'articulations.....	18
1.2.3 Les synergies dans le contrôle des mouvements vers des cibles.....	21

1.2.4 L'information visuelle et proprioceptive dans le contrôle des mouvements de pointage.....	24
1.2.5 La non-linéarité affectant les structures musculosquelettiques	25
1.3 Objectifs	27
1.4 Présentation de la thèse.....	29
CHAPITRE II.....	30
2. SYNTHÈSE.....	30
2.1 L'utilisation de synergies fonctionnelles indépendantes dans le contrôle de systèmes articulaires redondants	30
2.1.1 Le concept de synergie	30
2.1.2 Les synergies dans la coordination des mouvements du bras et de tronc.....	31
2.1.3 Les synergies de pointage et compensatrice demeurent fonctionnelles même sans la vision.....	32
2.1.4 Le contrôle du gain de la synergie compensatrice en l'absence de la vision.....	37
2.1.5 L'influence du recrutement du tronc sur la coordination interarticulaire et le principe de superposition	41
2.1.6 Les synergies fonctionnelles et le codage vectoriel des mouvements.....	43
2.1.7 Interprétation des résultats au niveau des commandes centrales.....	46
2.2 Les relations non-linéaires entre les variables de contrôle et les variables musculosquelettiques	47
2.3 Conclusion	49
CHAPITRE III	50
3. CONSIDÉRATIONS TECHNIQUES ET EXPÉRIMENTALES	50
3.1 L'analyse de la coordination entre le membre supérieur et le tronc lors de tâches de pointage	50
3.1.1 Les sujets	50

3.1.2 Le montage expérimental	50
3.1.3 Le système d'analyse tridimensionnel du mouvement.....	51
3.1.4 Protocole expérimental et analyse des données.....	52
3.2 Le calcul des équations reliant les bras de levier, les longueurs musculaires et la configuration du membre supérieur.....	53
CHAPITRE IV	55
4. ARTICLE #1: LA SUPERPOSITION D'UNITÉS INDÉPENDANTES DE COORDINATION LORS DE MOUVEMENTS DE POINTAGE IMPLIQUANT LE TRONC	55
4.1 Situation de l'article dans la thèse	55
4.2 Abstract.....	58
4.3 Introduction	59
4.4 Materials and Methods	60
4.4.1 Experimental procedures.....	60
4.4.2 Data collection and analysis	63
4.5 Results	66
4.5.1 Movement sequencing.....	66
4.5.2 Endpoint trajectories.....	67
4.5.3 Interjoint coordination.....	71
4.6 Discussion	76
4.6.1 Afferent systems in pointing movements.....	76
4.6.2 Comparison with the VOR.....	79
4.6.3 Redundancy and Motor Equivalence.....	80
4.6.4 Synergies: functionally independent units of action.....	81
4.7 Acknowledgments.....	83
4.8 Conclusion.....	84

CHAPITRE V	85
5. ARTICLE #2: LA COORDINATION COMPENSATRICE ENTRE LE BRAS ET LE TRONC DANS LES MOUVEMENTS DE POINTAGE EST PRÉSERVÉE EN ABSENCE DE LA VISION	85
5.1 Situation de l'article dans la thèse	85
5.2 Abstract	87
5.3 Introduction	87
5.4 Methods	88
5.5 Results	90
5.6 Discussion	95
5.7 Acknowledgments.....	97
5.8 Conclusion	98
CHAPITRE VI	99
6. ARTICLE #3: BRAS DE LEVIER ET LONGUEURS MUSCULAIRES DE MUSCLES DU MEMBRE SUPÉRIEUR HUMAIN EN FONCTION DES ANGLES D'ARTICULATIONS	99
6.1 Situation de l'article dans la thèse	99
6.2 Abstract	102
6.3 Introduction	103
6.4 Methods	103
6.5 Results	107
6.6 Discussion	114
6.7 Acknowledgments.....	116
6.8 Conclusion	117
CHAPITRE VII	118
7. AUTRES RÉSULTATS	118

7.1 L'influence de la vision et de la direction du mouvement du tronc sur l'organisation temporelle des mouvements.....	118
7.1.1 L'influence de la vision.....	119
7.1.2 L'influence de la direction du mouvement du tronc	119
7.2 L'influence du numéro de l'essai sur la position finale de l'effecteur	120
7.3 La compensation des effets du mouvement du tronc en absence de la vision....	123
7.3.1 L'effet résiduel du mouvement du tronc sur les positions finales à la cible ipsilatérale.....	123
7.3.2 L'effet résiduel du mouvement du tronc sur les positions finales à la cible controlatérale	126
7.3.3 La spécificité de l'effet du changement de la direction du tronc.....	128
7.4 Les relations non-linéaires entre le mouvement du tronc et les angles articulaires	128
CHAPITRE VIII	133
8. CONCLUSION.....	133
9. RÉFÉRENCES	138

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 6.1 Coefficients of determination (R^2) of the polynomials for MAs for wrist radial/ulnar deviation (wRU), wrist flexion/extension and elbow flexion/extension	108
Tableau 6.2 Coefficients a_i , b_i , c_i and d_i of equation (1.1) for the MA/angle curves	110
Tableau 6.3 Coefficients r_i , s_i , t_i and u_i of equation (2.2) for ML/angle curves computed based on the MA/angle data.....	112

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1 Représentation schématique d'une impulsion centrale durant un mouvement rythmique. A: la courbe non-rythmique des variations des forces externes. B: le résultat rythmique sommé. C: (zone hachurée) l'impulsion nerveuse créant la jonction entre la courbe A et le résultat B. Inspirée de la Figure 14 de Bernstein (1967) 3
- Figure 1.2 Combinaison vectorielle des mouvements de l'effecteur (flèche à 45°) et du tronc (flèche verticale) et les erreurs potentielles de pointage en termes d'amplitude et de direction 7
- Figure 1.3 L'ajout d'une flexion sagittale du tronc vers l'avant (rangée du milieu) ou vers l'arrière (rangée du bas) n'affecte pas la direction, la courbure (B), le profil de vitesse (C) ou la longueur de la trajectoire (D) des mouvements produits par le bras seul (rangée du haut). Reproduction de la Figure 1 de Ma et Feldman (1995) 8
- Figure 1.4 La synergie de pointage déplace l'effecteur vers la cible. Avec la synergie compensatrice, l'effet du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur est annulé par des rotations compensatrices des articulations du bras. La combinaison des synergies permet de conserver intacte la trajectoire de l'effecteur vers la cible 10
- Figure 2.1 L'organisation temporelle des synergies impliquées dans la coordination des mouvements du bras et du tronc incluant une hypothétique tâche de préhension. a-c: mise en marche des synergies compensatrice, de pointage et de préhension, respectivement; d: atteinte de l'objet et fin de la synergie de pointage; e: arrêt du mouvement du tronc et du soulèvement de l'objet et fin des synergies compensatrice et de préhension 35

Figure 2.2 Stratégies de contrôle alternatives dans le contrôle des mouvements de pointages impliquant le tronc. Schéma de gauche: les synergies de pointage (vecteur A) et compensatrice (vecteur B et -B). Schéma de droite: le vecteur associé au mouvement de l'effecteur, ajusté pour tenir compte de la contribution du tronc (vecteur A-B) et le vecteur du mouvement du tronc (B) 45

Figure 4.1 Trajectories and tangential velocities of the arm endpoint and trunk in the absence of vision. A: Experimental paradigm for arm pointing movements in control (no motion of the trunk; upper panel) and two types of test trials (with forward and backward movements of the trunk; middle and bottom panels respectively); filled dots: ipsi- and contralateral targets. B: Trajectories of the arm endpoint and trunk during 10 control (upper panel) and two types of test movements (10 trials of each type; middle and bottom panels) to the ipsilateral target as in A; diagonal and vertical arrows show the direction of the endpoint and trunk movement respectively. C: The movement distance for the endpoint and trunk (upper panel) and tangential velocities (bottom panel) in a movement as in B with in-phase trunk coordination; a, b and c are the phases of movement at which the trunk either moved alone (a, c) or simultaneously (b) with the endpoint; c', b', and a' mark similar phases for the backward movement to the initial position 62

Figure 4.2 Trajectories of the arm endpoint (e) and trunk (s) in the absence of vision for movement to the contralateral (A, C) and ipsilateral target (B, D) for one subject. The directions of movements are shown by the upper arrow for the endpoint and by the lower arrow for the trunk. The lines without arrows are the trajectories of the left and right shoulder markers (ls, rs). Note that trunk trajectories could be deflected from a sagittal direction despite the instruction (A, B). In addition, the difference in terms of length (A, D) and shape (C) between the right trajectory and

the other two in the same row in each panel is indicative of shoulder protraction especially noticeable in movements to the contralateral target (A, C) 68

Figure 4.3 Mean pointing directions for movements to ipsi- or contralateral targets for 10 subjects (S1-S10). Dashed vertical lines: the angular directions to the targets (+ or - 45°). Error bars: standard deviations..... 70

Figure 4.4 Averaged elbow and shoulder angles during pointing movements to the ipsilateral target with vision (right panels) or contralateral target without vision (left panels) in control movements without the trunk (dashed curve) and two types of test trials involving the trunk in 2 subjects (In-phase and Out-of-phase curves). Thick curves: the mean of the In- and Out-of-phase traces in each panel (compare with control curves, dashed). Vertical and horizontal bars: standard deviations at 10, 50, and 90% of the curve duration. Shoulder-elbow plots (bottom panels) show changes in the arm configuration during endpoint movement. Arrows indicate the movement direction..... 72

Figure 4.5 Principle components analysis in joint space. Raw trajectories (dotted curves) are shown with vectors (A, B, C) of first principal components for pointing movements to the ipsilateral target without vision. Vector A (upper panel) characterizing the reaching synergy is located in the elbow/shoulder angle plane due to the absence of hip rotation and trunk motion. Vector B (middle panel) characterizes the combined movement in all three joints. Vector C (bottom panel) is associated with the compensatory synergy when the trunk moved after the endpoint stopped. Vector B-A represents the same synergy during the combined arm and trunk movements. The discrepancy between vectors B-A and C (11° for this subject, S6, for pointing with in-phase trunk motion) is an estimate of the error in the approximation of interjoint coordination by linear relationships 74

Figure 4.6 The discrepancies between two vector representations of the compensatory synergy (**B-A** and **C** in Fig. 5) for different subjects and different conditions. Some columns (for subject S2) are missing for the cases in which the PC analysis could not be made in a reliable way 75

Figure 5.1 Endpoint trajectories (large diagonal arrows) in control trials (no trunk motion; two upper left panels) and test trials (two lower left panels; lower trajectories are for trunk motion; subject S4). The inserts illustrate the experimental paradigm. Upper right panel: mean (\pm SD) movement direction for control trials in two visual conditions. Lower right panel: mean (\pm SD) for test trials and for the control trials without vision 91

Figure 5.2 Mean (\pm SD) pointing directions and extents for different conditions. Horizontal dashed lines: pointing direction and extent to the target. Bottom panel: the correlation between the mean movement direction and extent for control and test trials without vision for all subjects 92

Figure 5.3 Final endpoint positions (dots) and 95% confidence ellipses for movements in different conditions for two subjects (S1 in A and S6 in B). Filled square: target position 94

Figure 6.1 A: Schematic representation of the relationship between joint angles and MLs showing the constant portion of the length of mono- ($L_1 + L_3$) and bi-articular ($L_1 + L_3 + L_5$) muscles as well as the changes in the length (L_2 and L_4) due to joint rotation (q_j). B: MA/angle curves of elbow muscles. Except for the FCR, the MAs of flexors are described by third-order polynomials. Fifth-order interpolations were used for the MAs of AN and TB while a quadratic one was used for the MA of the

ECU. The MA of the BB is sensitive to forearm rotation and is shown here for a mid-pronated forearm. The symbols on the curve represent the previously published MA data (Amis et al., 1979; Winters and Kleweno, used in the interpolations. C: ML/angle curves of elbow muscles. Some flexors shorten by only 1% (FCR) whereas others by 55% (BR). Some extensor MLs increase with elbow flexion by only 3% (ECU) and others by 49% (AN). The values at 0° (fully extended elbow) correspond to the constant portion of MLs (Table 2.1). Unlike in (B), the symbols on the curve are used to distinguish between different curves. 104

Figure 7.1 Les positions finales de l'effecteur lors de mouvements de pointages vers la cible ipsilatérale réalisés sans la vision par un sujet (S1). Le cercle plein représente la position de la cible. La ligne diagonale est un segment de la ligne reliant la cible ipsilatérale à la position de départ de l'effecteur. Les numéros d'essai de quelques mouvements illustrent l'augmentation progressive de la distance parcourue par l'effecteur. 122

Figure 7.2 Positions finales de l'effecteur dans tous les mouvements de pointage vers la cible ipsilatérale réalisés sans la vision. Pour chaque condition du mouvement du tronc, les ellipses de confiance à 95% sont tracées. La ligne diagonale est un segment de la ligne reliant la cible ipsilatérale à la position de départ de l'effecteur 124

Figure 7.3 Amplitude moyennes de pointage lors de mouvements à la cible ipsi- ou controlatérale pour 10 sujets (S1-S10). Les lignes verticales pointillées indiquent la distance radiale aux cibles. Barres d'erreurs: écarts-type..... 125

Figure 7.4 Positions finales de l'effecteur dans tous les mouvements de pointage vers la cible controlatérale réalisés sans la vision. Pour chaque condition du mouvement du tronc, les ellipses de confiance à 95% sont tracées. La ligne diagonale est un

segment de la ligne reliant la cible controlatérale à la position de départ de l'effecteur 127

Figure 7.5 Les relations entre les angles du coude et de l'épaule et la distance sagittale séparant le tronc et l'effecteur. Les lignes verticales pointillées indiquent les distances finales moyennes séparant le tronc de l'effecteur lors d'essais avec le tronc en phase (300 mm), hors phase (600 mm) et sans mouvement du tronc (450 mm)..... 130

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

a_i, b_i, c_i et d_i	coefficients des équations des bras de levier pour la wRU, wFE, eFE et sFE, respectivement
cst	somme des portions constantes musculaires
DFs	degrees of freedom (degrés de liberté)
e_m	étirement du muscle m dû à la rotation selon un DF spécifique
L_1, L_3, L_5	portions constantes de longueur musculaire
L_2, L_4	portions variables de longueur musculaire
LEDs	light-emitting diodes (diodes émettrices de lumière infra-rouge)
m	muscle
MAs	moment arms (bras de levier)
MLs	muscle lengths (longueurs musculaires)
n	ordre de la fonction polynomiale interpolant les données
PC	principal component
q_j	rotation angulaire selon le degré de liberté j ($j=1$ pour wRU ou wFE, $j=2$ pour eFE et $j=3$ pour sFE)
r_i, s_i, t_i et u_i	coefficients des équations des longueurs musculaires pour la wRU, wFE, eFE et sFE, respectivement
R^2	coefficient de détermination (coefficient de corrélation au carré)
<i>degrés de liberté:</i>	
eFE	elbow flexion/extension (flexion/extension du coude)
sFE	shoulder flexion/extension (flexion/extension de l'épaule)
wFE	wrist flexion/extension (flexion/extension du poignet)
wRU	wrist radial/ulnar deviation (déviation radio/ulnaire du poignet)

muscles:

AN	anconeus
BB	biceps brachii
BR	brachioradialis
BS	brachialis
DA	portion antérieure du deltoïde
DP	portion postérieure du deltoïde
ECRB	extensor carpi radialis brevis
ECRL	extensor carpi radialis longus
ECU	extensor carpi ulnaris
FCR	flexor carpi radialis
FCU	flexor carpi ulnaris
PC	portion d'origine claviculaire du pectoralis
TB	triceps brachii

CHAPITRE I

1. INTRODUCTION

1.1 La problématique du contrôle des mouvements humains

La plupart des mouvements corporels réalisés dans la vie de tous les jours impliquent la coordination d'un grand nombre de muscles et d'articulations. De plus, plusieurs de nos mouvements sont contraints par l'espace, la vitesse ou la précision avec lesquels ils doivent être exécutés. Pourtant, les mouvements dirigés vers des cibles (la tasse de café, l'interrupteur de la lumière, le bouton de chemise) sont accomplis rapidement et précisément par la plupart des gens. L'apparente contradiction entre la facilité avec laquelle les sujets sains exécutent des mouvements et la complexité de l'appareil devant être contrôlé en présence de diverses contraintes demeure l'un des plus importants problèmes auxquels s'intéressent neurophysiologistes, biomécaniciens et autres spécialistes du contrôle moteur humain.

L'une des caractéristiques de l'appareil neuromusculosquelettique contribuant à complexifier le contrôle des mouvements est celle de la redondance, c'est-à-dire la présence d'un nombre excédentaire de degrés de liberté mis à la disposition de l'organisme. Ce problème se situe à tous les niveaux du contrôle moteur, des unités motrices aux trajectoires des mouvements en passant par le nombre de muscles et d'articulations et, conséquemment, a intéressé plusieurs chercheurs. Comme il sera vu dans la prochaine section, Bernstein (1967) est considéré avoir été l'un des premiers physiologistes à identifier ce problème et à l'étudier.

En plus de la redondance, Bernstein a attiré l'attention des physiologistes sur le problème de l'ambiguïté dans les relations entre les commandes centrales émises par le système nerveux et la production motrice, c'est-à-dire les mouvements. Cette ambiguïté était due aux propriétés élastiques des muscles, aux signaux réflexes et aux forces externes.

Le laboratoire du Dr Bernstein fut le berceau d'importantes expériences sur la physiologie des mouvements et ses idées (qui intègrent celles de ses prédécesseurs tels Weber, Wagner, Lashley et Braune et Fischer) continuent d'exercer une influence considérable sur les scientifiques s'intéressant aux questions du contrôle des mouvements.

En plus de la redondance des degrés de liberté et de l'ambiguïté entre les commandes d'origine centrale et la production motrice, la non-linéarité est une troisième difficulté à l'étude du contrôle moteur. La non-linéarité implique qu'un changement dans une variable d'entrée ne produit pas un changement proportionnel chez sa variable de sortie. Par exemple, une relation non-linéaire existe fréquemment entre la longueur d'un muscle et l'angle de l'articulation qu'il traverse à cause des variations de bras de levier. Ces trois concepts, l'ambiguïté centro-périphérique, la redondance et la non-linéarité, seront discutés de façon individuelle pour bien saisir leur impact sur le contrôle moteur humain.

1.1.1 L'ambiguïté des relations entre les commandes centrales et la production motrice

Au début des années 1920, le physiologiste russe Nicolai Bernstein entreprit une série d'études sur la physiologie des mouvements humains. Ses recherches, et celles d'autres physiologistes russes, furent à l'origine d'un nouveau domaine d'études, la « physiologie de l'activité ». Une des importantes contributions de Bernstein à ce domaine est sa description du lien équivoque entre les impulsions nerveuses et les mouvements. À l'époque, plusieurs physiologistes et cliniciens croyaient encore que le corps ou « chaînon squelettique » (« skeletal link ») était passivement soumis au contrôle des impulsions

centrales. Bernstein démontra que le contrôle musculaire ne peut s'accomplir dans l'ignorance de la périphérie: l'excitation musculaire est modifiée de façon réflexe par les signaux afférents des récepteurs proprioceptifs et de plus, elle doit s'adapter aux propriétés élastiques musculaires et aux interactions imprévisibles entre les différentes forces externes (forces appliquées par les muscles antagonistes, force gravitationnelle ou provenant de charges, etc.) pour pouvoir produire le mouvement désiré. La répétition d'une même et unique impulsion nerveuse ne peut donc être utilisée pour produire un mouvement rythmique (marcher, frapper avec un marteau, etc.) puisque les impulsions doivent continuellement s'ajuster à l'état périphérique de l'appareil neuromusculosquelettique (Figure 1.1).

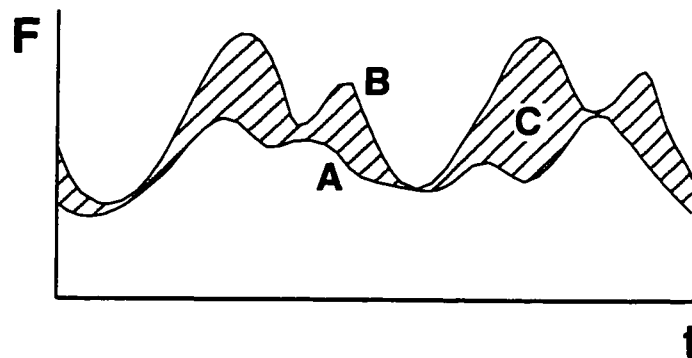


Figure 1.1 Représentation schématique d'une impulsion centrale durant un mouvement rythmique. **A:** la courbe non-rythmique des variations des forces externes. **B:** le résultat rythmique sommé. **C:** (zone hachurée) l'impulsion nerveuse créant la jonction entre la courbe A et le résultat B. Inspirée de la Figure 14 de Bernstein (1967).

Pour surmonter ce problème, Bernstein croyait qu'il devait exister à un certain niveau du système nerveux central une formulation du mouvement dans son intégralité, qu'il appelait « engramme ». Cette image motrice devait représenter la forme du mouvement à produire (Figure 1.1, courbe B) et non la séquence temporelle des impulsions nerveuses requises (Figure 1.1, zone C). Plus tard, cette façon d'envisager l'information sensorielle comme une partie intégrante du codage du mouvement, préconisée par Bernstein, fut reprise de façon très similaire par d'autres chercheurs dans le développement de modèles du contrôle moteur tels que l'hypothèse du point d'équilibre (« modèle λ », Feldman, 1966; Feldman et Levin, 1995) et de concepts tels que les « structures coordinatives » (Abbs et Gracco, 1984; Kelso et al., 1984).

1.1.2 La redondance des degrés de liberté

Ainsi, Bernstein souligna que les relations entre les centres moteurs et la périphérie, entre les impulsions et leurs effets, sont ambiguës. C'est dans son étude des sources de cette indétermination que réside la contribution la plus célèbre de Bernstein à l'étude du comportement moteur humain: la description du problème du contrôle d'un nombre redondant de degrés de liberté. Dans la littérature scientifique, ce problème lui est tellement associé que Bernstein est presque invariablement cité lorsqu'on fait référence à la redondance présente à n'importe quel niveau du système neuromusculosquelettique. De plus, le problème de la redondance est souvent surnommé le « problème de Bernstein » (Turvey, 1990; Latash, 1993).

Selon Bernstein, la coordination motrice pouvait être définie tel le processus de la maîtrise du nombre redondant de degrés de liberté d'un organisme en mouvement, c'est-à-dire sa conversion en un système contrôlable. Par exemple, Bernstein croyait que plusieurs actions étaient organisées sous forme de « synergies » comme marcher, lancer, s'orienter ou étendre la main pour saisir un objet, un type d'organisation permettant au système nerveux de réduire le nombre de degrés de liberté à contrôler. Au total, Bernstein

identifiait trois sources d'indétermination: l'anatomie (nombre de degrés de liberté aux articulations, les actions multiples des muscles), la mécanique (complexité des chaînes cinématiques comprenant plusieurs segments, forces et moments réactifs) et la physiologie (relations sélectives entre la périphérie et les impulsions l'atteignant). Dans cette thèse, l'attention sera portée sur la première source d'indétermination, la redondance d'origine anatomique.

1.1.3 La redondance articulaire lors de mouvements de pointage et l'utilisation de synergies indépendantes

Le corps humain est muni d'un grand nombre d'articulations lui fournissant un grand nombre de degrés de liberté. Cet arrangement anatomique lui permet d'accomplir la même tâche en utilisant une multitude de coordinations différentes. Contrairement à certains robots de chaînes de montage, le membre supérieur humain peut s'approcher d'un objet et entrer en contact avec lui de multiples façons. Ainsi, lorsqu'un mouvement de la main ayant pour but d'atteindre une cible est initié, le système nerveux doit sélectionner une trajectoire et une coordination inter-articulaire parmi l'infinité des solutions qui s'offrent à lui, un phénomène appelé « l'équivalence motrice » (Bernstein, 1967). La redondance confère donc à l'organisme la capacité de réaliser plusieurs buts simultanément et de s'adapter aux conditions environnementales, comme par exemple, contourner un obstacle ou aborder un objet sous un angle nouveau (Berkinblit et Feldman, 1988; Dean et Bruwer, 1994; Desmurget et Prablanc, 1997). La redondance est même utilisée en l'absence de modifications externes. Par exemple, lors de mouvements répétitifs tels que frapper la tête d'un clou avec un marteau, la trajectoire suivie par l'effecteur (la tête du marteau) entre le point de départ et d'arrivée n'est jamais exactement la même (Bernstein, 1967; Feldman et al., 1997). Dans une tâche de pointage entre deux cibles, la capacité de produire des trajectoires semblables avec la main en utilisant différentes rotations du poignet, du coude et de l'épaule démontre aussi l'utilisation de la redondance articulaire (Haggard et al., 1995).

Un mouvement planaire du bras vers une cible peut être accompli en variant les angles du coude et de l'épaule et en gardant fixes la position du tronc et l'angle du poignet (Flanagan et al., 1993). Dans ce cas, le système nerveux réduit le nombre de degrés de liberté afin de produire une configuration unique du membre pour chaque position de la cible. Cette approche est qualifiée de « stratégie conservatrice » car elle suppose que le système nerveux cherche à conserver constantes le plus grand nombre de ses variables de contrôle (Feldman et Levin, 1995). Le sujet peut également être obligé de bouger son tronc si la cible est suffisamment éloignée du corps de façon à être inaccessible par les seuls mouvements des articulations du bras (Kaminski et al., 1995). Même si la cible est placée près du corps, le sujet peut volontairement bouger le tronc pendant qu'il accomplit le mouvement de pointage. Comment ce degré de liberté supplémentaire (la flexion du tronc) est-il intégré dans le mouvement?

Une série d'expériences réalisées par Ma et Feldman (1995) a été consacrée à cette question et plus particulièrement à l'influence du recrutement du tronc sur la trajectoire de l'extrémité du bras et sur la coordination durant des tâches de pointage. Les sujets devaient rapidement pointer avec le bout de l'index (l'effecteur) une cible lumineuse située à un angle de 45° du plan sagittal. Dans la première série d'essais, les sujets devaient effectuer la tâche en gardant leur tronc fixe (Figure 1.2, schéma de gauche). Dans la seconde, ils devaient combiner le mouvement du bras à une flexion sagittale du tronc vers l'avant (Figure 1.2, schéma de droite). Dans la troisième, le mouvement du bras était combiné à une flexion sagittale vers l'arrière (non illustré). Vu que les mouvements du tronc et du bras n'étaient pas colinéaires, le mouvement sagittal du tronc pouvait donc simultanément contribuer à des erreurs de pointage en termes d'amplitude et de direction si la coordination des articulations du bras n'était pas modifiée en conséquence.

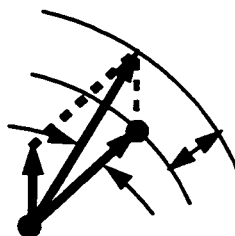
Mouvement de l'effecteur seul



Mouvements de l'effecteur
et du tronc combinés



Erreur de direction



Erreur d'amplitude

Figure 1.2 Combinaison vectorielle des mouvements de l'effecteur (flèche à 45°) et du tronc (flèche verticale) et les erreurs potentielles de pointage en termes d'amplitude et de direction.

Les résultats des expériences ont démontré que la direction, la longueur, l'erreur de position, la courbure et le profil de vitesse de la trajectoire de l'effecteur étaient indépendants du mouvement du tronc (Figure 1.3, comparez les rangées du haut, du milieu et du bas). Le mouvement du tronc s'était donc facilement intégré dans la tâche de pointage sans perturber les caractéristiques initiales de la trajectoire produite sans recrutement du tronc (Figure 1.3, rangée du haut).

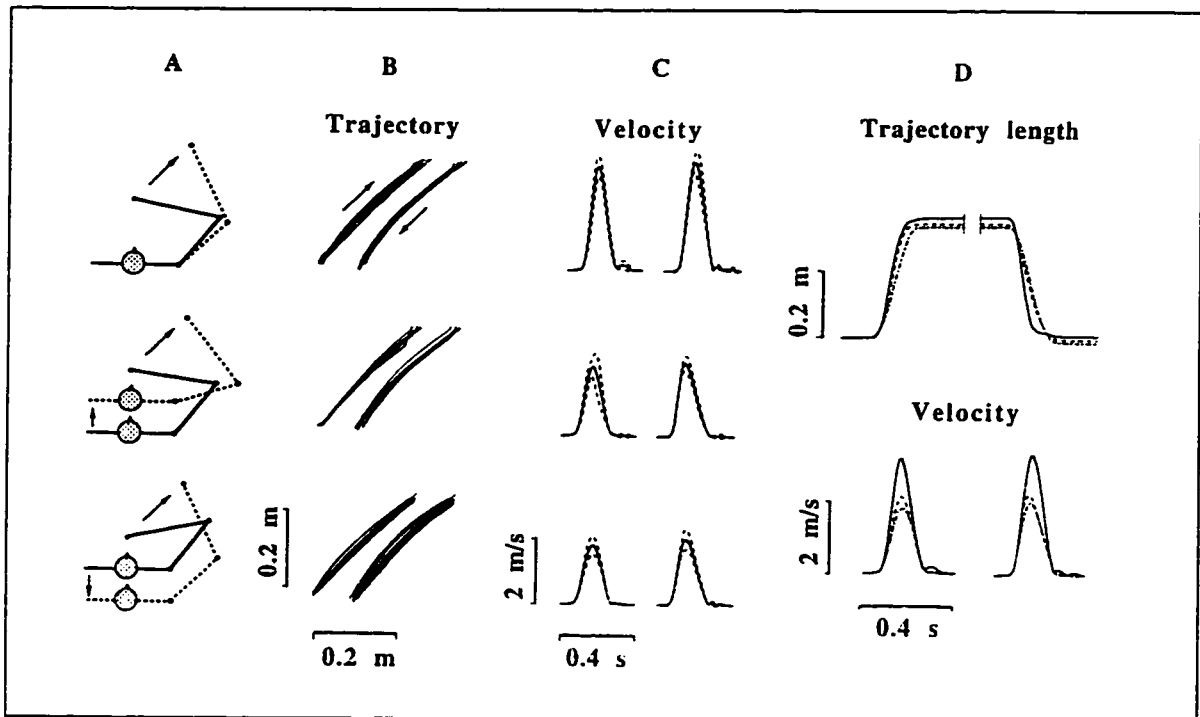


Figure 1.3 L'ajout d'une flexion sagittale du tronc vers l'avant (rangée du milieu) ou vers l'arrière (rangée du bas) n'affecte pas la direction, la courbure (B), le profil de vitesse (C) ou la longueur de la trajectoire (D) des mouvements produits par le bras seul (rangée du haut). Reproduction de la Figure 1 de Ma et Feldman (1995).

Le mouvement du tronc précédait le mouvement de l'effecteur par environ 175 ms, continuait durant tout le mouvement de l'effecteur et durait encore pendant 200 ms après l'arrêt de ce dernier.

Ces résultats ont suggéré que deux synergies sont utilisées pendant les essais combinant les mouvements du bras et du tronc. La première synergie, la synergie de pointage, implique uniquement les articulations du bras et est associée au déplacement de l'effecteur vers la cible (Figure 1.4, schéma de gauche). La seconde est la synergie compensatrice qui sert à coordonner les mouvements du tronc et du bras de telle façon à garder la position de l'effecteur fixe (Figure 1.4, schéma de droite). En combinant les deux synergies, la flexion ou l'extension du tronc est intégrée dans le mouvement sans perturber la tâche de pointage, c'est-à-dire que les effets du mouvement du tronc sur la trajectoire de l'effecteur sont compensés (Figure 1.4, schéma du bas). La présence de mouvements du tronc avant et après le déplacement de l'effecteur suggère également que la synergie compensatrice est initiée légèrement avant la synergie de pointage et que sa durée d'utilisation est plus grande.

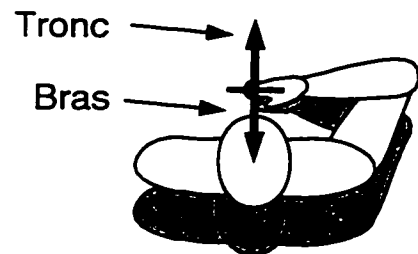
Synergie de pointage :

- Implique articulations du bras
- Produit trajectoire de l'effecteur



Synergie compensatrice :

- Coordonne mouvements tronc-bras
- Conserve position de l'effecteur



Synergies combinées :

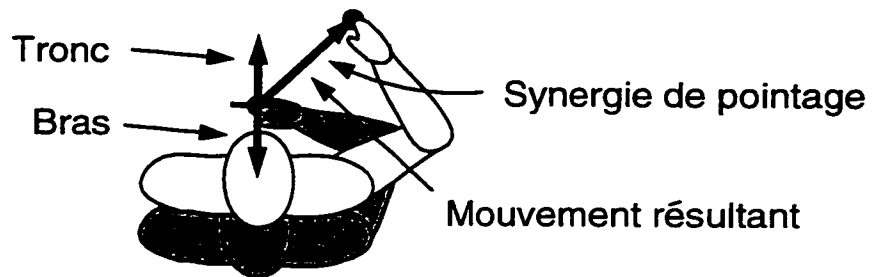


Figure 1.4 La synergie de pointage déplace l'effecteur vers la cible. Avec la synergie compensatrice, l'effet du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur est annulé par des rotations compensatrices des articulations du bras. La combinaison des synergies permet de conserver intacte la trajectoire de l'effecteur vers la cible.

Cette étude supportait l'hypothèse que l'utilisation de synergies fonctionnellement indépendantes pourrait être à la base d'une solution au problème de la redondance dans la coordination de mouvements impliquant plusieurs degrés de liberté. Cette étude n'a cependant pas permis d'établir si la subdivision du contrôle du mouvement en composantes indépendantes pouvait dépendre de l'information visuelle. En effet, il demeure à savoir si les modifications des rotations articulaires du coude et de l'épaule produites par la synergie compensatrice sont programmées à l'avance où émergent grâce à l'information visuelle acquise durant le mouvement du tronc. Deux autres possibilités sont que le mouvement du tronc est compensé suite au traitement de signaux d'origine proprioceptive ou vestibulaire. Le premier objectif de cette thèse est donc de déterminer si, en l'absence de la vision, la synergie de pointage et la synergie compensatrice demeurent fonctionnelles et peuvent encore expliquer le contrôle des mouvements multi-articulaires impliquant un nombre redondant de degrés de liberté. Le second objectif est de quantifier la compensation du mouvement du tronc en évaluant l'effet du recrutement du tronc sur les erreurs de pointage en absence de la vision.

1.1.4 La redondance musculaire et le principe de la correspondance biomécanique

Les articulations du corps humain sont généralement traversées par plus de deux muscles, qui, de surcroît, traversent généralement plus d'une articulation. À titre d'exemple, le biceps brachial, le brachialis, le brachioradialis et dans une moindre mesure l'extensor carpi radialis longus et le flexor carpi radialis contribuent tous à la flexion du coude alors que le triceps brachial, l'anconé et l'extensor carpi ulnaris agissent en extension. Par ailleurs, le biceps et le triceps sont impliqués dans les mouvements de l'épaule (le premier en flexion et le second en extension) alors que les petits muscles carpiens traversant le coude sont également responsables des mouvements du poignet. Ainsi, lorsqu'un biomécanicien cherche à connaître la force et le moment générés par chaque muscle traversant le coude pour maintenir statiquement une charge (en supposant les bras

de levier musculaires connus), il se heurte à une indétermination: il existe une infinité de combinaisons de forces musculaires pouvant générer le moment articulaire requis.

Pour résoudre le problème de la redondance musculaire, une approche est celle du principe de la correspondance biomécanique. Ce principe résulte de développements récents du modèle λ du contrôle moteur (Feldman et Levin, 1995) et est basé sur l'hypothèse de l'existence d'un cadre de référence unifié pour tous les muscles squelettiques du corps (Feldman et al., 1997). Cette hypothèse suppose que le système nerveux peut spécifier la configuration de référence constituant la configuration-seuil du corps, définie par

$$\mathbf{R} = (r_1, r_2, \dots, r_n)$$

où les r_i sont les angles-seuil pour chaque degré de liberté i . Lorsque le corps se trouve dans cette configuration, c'est-à-dire lorsque la configuration actuelle du corps (\mathbf{Q}) coïncide avec la configuration-seuil (\mathbf{R}), toutes les longueurs musculaires (x_k) sont égales aux longueurs-seuil (λ_k):

$$x_k = \lambda_k.$$

Les longueurs-seuil musculaires sont différentes pour chaque muscle et correspondent aux longueurs auxquelles débute le recrutement des motoneurones. Lorsque les commandes centrales spécifiant la configuration de référence sont maintenues constantes, l'étirement des muscles au-delà de leurs longueurs-seuil génère les forces musculaires. Ces forces résultent du réflexe d'étirement, et, dans une moindre mesure, des propriétés passives du muscle. Par exemple, si une charge est maintenue dans la main, l'angle du coude sera déplacé en extension jusqu'à ce que le recrutement de motoneurones dans les muscles fléchisseurs crée une force suffisante pour contrebalancer la charge. L'activité musculaire dépend donc de la différence entre la configuration actuelle et la configuration de référence (Feldman et Levin, 1995). Si la longueur de chaque muscle pour toute position articulaire est connue, il est possible de déterminer les forces musculaires individuelles contribuant au maintien de la position du coude. Ainsi, selon le principe de

la correspondance biomécanique, les relations entre les variables de contrôle (λ_k) reflètent les interrelations anatomiques entre les longueurs réelles des muscles.

1.1.5 La non-linéarité dans les relations entre les variables du système neuro-musculosquelettique

Le principe de la correspondance biomécanique permet de prédire l'activité musculaire de chaque muscle selon la différence entre sa longueur-seuil et sa longueur anatomique actuelle. Mais pour pouvoir prédire les forces musculaires de façon précise, il faut connaître les relations existant entre les longueurs musculaires et la configuration anatomique. Dans plusieurs modèles biomécaniques (Flanagan et al., 1993; Happee, 1994; Zajac et al., 1984), les longueurs musculaires sont considérées être des fonctions linéaires des angles des articulations, c'est-à-dire que les bras de levier musculaires sont supposés constants. Cependant, des études anatomiques ont révélées que les bras de levier des muscles du membre supérieur varient considérablement en fonction de la position anatomique (Amis et al., 1979; Winters et Kleweno, 1993; Wood et al., 1989). Ceci implique que les potentiels des muscles pour générer un moment articulaire peuvent également varier de façon considérable selon la configuration du membre. Un autre objectif de cette thèse consiste donc à évaluer le degré de non-linéarité présent dans les relations entre les longueurs et les bras de levier des muscles et les positions anatomiques des articulations du poignet, du coude et de l'épaule pour des mouvements planaires horizontaux.

La non-linéarité présente dans les structures musculosquelettiques se reflète également dans la coordination interarticulaire. Dans les mouvements multiarticulaires, les variations individuelles des différents degrés de liberté ne sont pas nécessairement proportionnelles, c'est-à-dire que la position d'une articulation peut changer non-linéairement par rapport à un autre (Desmurget et Prablanc, 1997). Cependant, si un mouvement est fonctionnellement constitué d'unités indépendantes, comme par exemple

les synergies de pointage et de compensation dans les mouvements de pointage impliquant le tronc, il est possible que les angles des articulations impliquées dans ces synergies co-varient linéairement. Deux autres objectifs de cette thèse sont donc de vérifier si, lors de mouvements de pointage, les coordinations entre les articulations du coude, de l'épaule et de la hanche associées à la synergie compensatrice et à la synergie de pointage peuvent être représentées par des vecteurs dans l'espace tridimensionnel des angles de ces articulations et si les mouvements impliquant le recrutement du tronc, c'est-à-dire les essais combinant les deux synergies, sont constitués d'une combinaison linéaire des deux vecteurs associés à ces synergies.

Ainsi, les quatre objectifs de cette thèse sont les suivants:

1. Vérifier si la synergie de pointage et la synergie compensatrice demeurent fonctionnelles en absence de la vision et permettent encore d'expliquer le contrôle de mouvements impliquant un nombre redondant de degrés de liberté.
2. Quantifier la compensation du mouvement du tronc en absence de la vision en mesurant l'effet du recrutement du tronc sur les erreurs de pointage et sur la variabilité des positions finales de l'effecteur.
3. Vérifier si des relations linéaires existent entre les variations angulaires au sein des synergies et si les coordinations associées à ces synergies sont combinées de façon linéaire par simple superposition lors de mouvements de pointage impliquant le tronc.
4. Quantifier le degré de non-linéarité présent dans les relations entre les bras de levier, les longueurs musculaires et la configuration anatomique du membre supérieur humain.

1.2 Revue de littérature

1.2.1 Les approches au contrôle d'un nombre redondant de muscles

Depuis l'identification du problème de la redondance dans le système neuromusculosquelettique, beaucoup d'énergie a été consacrée à comprendre comment sont contrôlés tous ses degrés de liberté. Un des rares principes à avoir émergé de ces études et à avoir été à peu près unanimement accepté par la communauté scientifique est le « size principle » de Henneman qui concerne le contrôle du nombre redondant d'unités motrices (Henneman et Olson, 1965). Selon ce principe, les unités motrices sont graduellement recrutées lors d'une contraction selon le diamètre de l'axone du motoneurone les innervant, bien que certaines exceptions à ce principe aient été observées (Burke, 1991). Cependant, en ce qui concerne le contrôle du nombre redondant de muscles et d'articulations, les principes unificateurs se font rares et les approches pour expliquer leur contrôle diffèrent considérablement. La description des approches rencontrées dans la littérature débutera par celles sur le contrôle de la redondance musculaire et se poursuivra par les approches au contrôle de la redondance articulaire.

1.2.1.1 L'optimisation utilisée pour prédire les forces musculaires

Une des approches ayant été largement utilisées pour expliquer à la fois le contrôle multimusculaire et multiarticulaire est l'introduction d'une fonction objective suivie de son optimisation. La technique de l'optimisation repose sur l'hypothèse voulant que le contrôle neuromusculaire du corps humain soit fait de façon efficace. Ceci signifie que pour tout mouvement ou génération de force, une certaine quantité physiologique est maximisée ou minimisée afin de choisir la distribution des forces musculaires la moins "coûteuse" pour l'organisme. Cependant, ce critère physiologique demeure inconnu.

Les fonctions objectives ayant été avancées pour prédire les niveaux individuels de force dans les muscles d'une articulation sont extrêmement variées: minimisation de la force totale (Penrod et al., 1974; Yeo, 1976), de la somme pondérée des forces et moments (Seireg et Arvikar, 1973), des contraintes (Crowninshield, 1978; Cholewicki et al., 1995), du carré ou cube du rapport de la force musculaire à sa force maximale (Pedotti et al., 1978; Dul et al., 1984a; Crowninshield et Brand, 1981; Brand et al., 1986), de la fatigue (maximisation du temps d'endurance; Dul et al., 1984b), des contractions excentriques qui dissipent l'énergie (Gielen et van Ingen Schenau, 1992), des contraintes intervertébrales ou de la compression du disque (Gracovetsky et al., 1981; Shultz et Andersson, 1981), ou d'une combinaison des réactions aux articulations et des forces musculaires (Raikova, 1992). Au cours des années, les fonctions objectives se sont complexifiées et ont abandonné les formulations linéaires. Malgré cet effort de formulation de fonctions objectives plus « physiologiques », leur potentiel pour prédire adéquatement les forces musculaires est de plus en plus mis en doute (Buchanan et Shreeve, 1996; Cholewicki et al., 1995; Herzog et Léonard, 1991).

D'autres méthodes utilisées pour estimer les forces musculaires individuelles sont basées sur les caractéristiques morphologiques des muscles (telles que la section droite et les coefficients de force; Bogduk et al., 1992), les corrélations avec le signal électromyographique (Buchanan et al., 1993; van Bolhuis et Gielen, 1997) ou sur l'utilisation combinée du signal électromyographique et d'une fonction objective (Cholewicki et McGill, 1994).

1.2.1.2 Les synergies musculaires

Bernstein (1967) avait émis l'hypothèse que plusieurs actions comme marcher, lancer, s'orienter ou étendre la main pour saisir un objet étaient organisées à un niveau élevé du système nerveux en termes de synergies afin de réduire le nombre de degrés de liberté à

contrôler. Depuis, le concept des synergies a été utilisé pour expliquer à la fois le contrôle du nombre redondant de muscles et d'articulations.

Certaines caractéristiques du système nerveux telles que la distribution du signal de sortie des cellules corticospinales vers les pools motoneuronaux de plusieurs muscles (Georgopoulos et al., 1988) et la convergence de signaux descendants et réflexes sur les réseaux interneuronaux et sur les motoneurons eux-mêmes réduisent l'indépendance des activités de ces muscles en établissant des patrons organisés d'activation. Ces observations neurophysiologiques vont dans le sens d'une coordination des patrons d'activité des muscles (Kalaska, 1991) et du concept des synergies musculaires. Des synergies musculaires responsables du maintien de l'équilibre en présence de perturbations de la surface de support (Horak et Nashner, 1986) ou de mouvements rapides du tronc (Crenna et al., 1987) ont été observées. Cependant, l'existence de synergies musculaires fixes est remise en doute par des observations récentes sur la subdivision de muscles en compartiments (sans ségrégation anatomique toutefois), lesquels peuvent être actifs ou non selon la tâche motrice requise, et sur l'absence de patrons d'activation musculaire clairement identifiables dans les mouvements tridimensionnels (Macpherson, 1991).

1.2.1.3 Le cadre de référence unifié des muscles squelettiques

Une autre approche au problème de la redondance musculaire est le concept de l'existence d'un cadre de référence unifié pour tous les muscles squelettiques du corps, un concept récent du modèle λ du contrôle moteur (Feldman et Levin, 1995; Feldman et al., 1997). Contrairement aux synergies musculaires qui peuvent suggérer un contrôle direct du degré d'activité musculaire par les centres supérieurs, selon le modèle λ , l'activité musculaire résulte des déplacements de la configuration de référence du corps. Selon le principe de la correspondance biomécanique (décrit à la section 1.1.3), les relations entre

les variables de contrôle reflètent les interrelations anatomiques entre les longueurs réelles des muscles.

1.2.2 Les approches au contrôle d'un nombre redondant d'articulations

1.2.2.1 L'optimisation pour prédire la coordination interarticulaire

L'optimisation a également été impliquée pour la redondance articulaire de façon à trouver une solution unique lorsque le nombre de degrés de liberté des articulations impliquées dans la tâche est supérieur au nombre de paramètres définissant celle-ci. Dans ce cas, les fonctions objectives peuvent être basées sur des principes d'ingénierie exprimés en termes de performance comme la minimisation du temps du mouvement ou de l'impulsion (Seif-Naraghi et Winters, 1990), de la saccade (la dérivée temporelle de l'accélération ou « jerk »; Flash, 1987), des changements dans les moments (Uno et al., 1989), de l'énergie potentielle du champ des forces élastiques (Mussa Ivaldi et al., 1989) ou sur des mesures centrales hypothétiques de l'effort (Hasan, 1986), du confort (Cruse et al., 1990) ou de la fiabilité des signaux proprioceptifs indiquant la position (Rosetti et al., 1994). Une approche récente suggère que les mouvements sont planifiés en termes de la moyenne pondérée du coût associé à chaque posture mémorisée (Rosenbaum et al., 1993). Bien que les coordinations articulaires ou trajectoires basées sur l'optimisation peuvent être semblables aux résultats expérimentaux (Flash, 1987), il demeure toujours incertain que le système nerveux base la coordination multiarticulaire (ou plurimusculaire) sur la minimization des fonctions objectives proposées.

1.2.2.2 Le générateur central de mouvements

Des expériences sur des préparations animales (chats, lamproies, etc.) ont démontré que lorsqu'on stimule la moelle épinière qui a été isolée du cerveau, une périodicité existe dans l'activité des fibres efférentes émergeant des racines ventrales (Cohen et al., 1988). Le

concept du générateur central de mouvements (« central pattern generator ») tire son origine de ces études. Dans ces préparations, la moelle épinière est coupée à un niveau inférieur à l'encéphale empêchant ainsi les centres supérieurs d'affecter les centres inférieurs; souvent, la moelle est déafférentée sous le niveau de la coupure (Shik et al., 1968). La moelle épinière ainsi stimulée semble être capable de produire un rythme ou oscillation, même sans information sensorielle des membres. Ces rythmes sont considérés responsables de l'activation alternée des motoneurons innervant les flexeurs et extenseurs de la jambe, selon un patron semblable à la locomotion. La nage chez la lamproie peut également être expliquée par le couplage d'oscillateurs segmentaires générant une onde qui voyage le long de l'animal (Cohen et al., 1992). Le concept du générateur central de mouvement permet donc de déléguer la coordination interarticulaire de mouvements rythmiques comme la marche ou la nage à un réseau d'oscillateurs constitués de neurones situé dans la moelle épinière. Cependant, ceux qui étudient le générateur central de mouvements reconnaissent l'importance de l'information périphérique dans le contrôle moteur normal (Grillner, 1985; Murphy et Hammond, 1991). Ce concept est toutefois difficilement conciliable avec les démonstrations d'adaptabilité des réflexes (comme le réflexe de fouettement des amphibiens - le « wiping reflex ») à la configuration corporelle et aux sites de stimulation (Berkinblit et al., 1986).

1.2.2.3 Les synergies entre les articulations

Tout comme les synergies musculaires, les synergies articulaires impliquent certaines relations entre les mouvements produits aux articulations. Certains auteurs définissent les synergies articulaires telles les mouvements multiarticulaires qui conservent des ratios fixes entre les changements d'angles articulaires (Mah, et al., 1994; Bishop et al., 1996). Un exemple de synergie pourrait être un mouvement où l'angle sagittal de la jambe augmente de 5° et celui du pied diminue de 10° pour chaque 3° d'augmentation de l'angle sagittal de la cuisse. En plus de cette définition mathématique, les synergies peuvent être définies en termes de la fonction qu'elles remplissent. Par exemple, le réflexe de flexion

(« flexor reflex ») chez le chat pourrait constituer une synergie impliquant les articulations de la patte dont la fonction est de retirer rapidement le membre en contact avec un stimulus nocif.

L'analyse statistique par composantes principales (« principal components analysis », Johnson et Wichern, 1992) est très utile pour étudier les synergies car elle permet de trouver, parmi toutes les combinaisons possibles d'angles pondérés, celle qui explique la plus grande proportion de la variabilité des angles (ou degrés de liberté) impliqués dans le mouvement. Ainsi, dans une expérience où un sujet debout devait générer des mouvements avant et arrière du tronc en maintenant son équilibre, une telle analyse des angles de la cheville, du genou et de la hanche a démontré qu'une seule composante principale, c'est-à-dire une seule synergie, expliquait plus de 96% de toute la variance angulaire présente dans ces mouvements (Alexandrov et al., 1994).

Des analyses de mouvements où un plus grand nombre d'angles étaient mesurés ont aussi suggéré l'utilisation de synergies articulaires pour le contrôle d'un nombre redondant de degrés de liberté. Dans leur étude de la locomotion (marche normale, avec des obstacles ou avec une orthèse), Mah et collaborateurs (1994) ont mesurés huit angles formés par les segments du tronc, de la cuisse, de la jambe et du pied avec des verticales situées dans le plan sagittal et frontal. Les résultats ont démontré que seulement trois composantes principales, donc trois synergies, expliquaient largement (91-99%) les changements angulaires dans toutes les conditions de marche. De plus, malgré les perturbations imposées (obstacles, orthèse) les synergies étaient semblables dans toutes les conditions, ce qui suggère qu'elles reflètent des contraintes biomécaniques et neurophysiologiques, et non pas les propriétés de la tâche. Ainsi, ces auteurs ont émis l'hypothèse que le système contrôlant les synergies utilisées dans la marche ne possède pas plus de trois degrés de liberté.

Les synergies articulaires ont aussi été étudiées chez l'animal. En utilisant des données angulaires acquises chez le chat normal et ataxique pendant la locomotion, l'analyse par composantes principales a démontré que le mouvement de huit degrés de liberté de la patte arrière pouvait être expliqué par une seule synergie articulaire alors que deux synergies pouvaient expliquer le mouvement de six degrés de liberté de la patte avant (Bishop et al., 1996). Les synergies étaient encore présentes dans chaque patte chez le chat ataxique, mais la coordination entre les pattes avant et arrière était détériorée.

Sans conclure que les synergies reflètent directement une stratégie neuromusculaire, ces études utilisant la méthode des composantes principales suggèrent qu'une réduction considérable de la redondance articulaire s'opère par l'utilisation de synergies.

1.2.3 Les synergies dans le contrôle des mouvements vers des cibles

1.2.3.1 Les synergies fonctionnelles

Comme il a été dit plus tôt, les synergies peuvent être définies par les relations fixes qu'elles créent entre divers degrés de liberté ou, alternativement, par le rôle fonctionnel qu'elles remplissent. Dans le contrôle des mouvements vers une cible impliquant le membre supérieur et le tronc, deux exemples de synergies fonctionnelles (décrites à la section 1.1.2) sont la synergie de pointage (qui déplace l'effecteur dans la direction de la cible) et la synergie compensatrice (qui empêche le mouvement du tronc de perturber la trajectoire de l'effecteur) observées par Ma et Feldman (1995). Cette subdivision du mouvement en deux synergies s'accorde bien avec les modèles récents du contrôle moteur qui proposent que les mouvements sont codés par le système nerveux en termes de vecteurs (de Graaf et al., 1996; Rosetti et al., 1995; Vindras et Viviani, 1997).

Plusieurs synergies compensatrices, c'est-à-dire des coordinations n'affectant pas l'accomplissement de la tâche, ont été observées. Dans une tâche posturale de pointage, la

stratégie adoptée par les sujets pour minimiser le mouvement de l'index consiste à coupler les mouvements des doigts et de la main en figeant l'articulation métacarpophalangienne et d'utiliser une synergie compensatrice générant un mouvement égal mais en directions opposées des articulations de l'épaule et du poignet (Morrison et Newell, 1996). Un autre exemple de synergie compensatrice est notre capacité de générer une co-activation de muscles antagonistes du bras tout en conservant sa configuration initiale. Dans le réflexe de fouettement des amphibiens, les paramètres des mouvements articulaires compensent continuellement les variations dans les coordonnées du site de la stimulation tactile (Berkinblit et al., 1986). Le réflexe vestibulo-oculaire est une synergie bien connue qui compense l'effet des mouvements de la tête afin de maintenir la direction du regard fixe (Johnson et Sharpe, 1994).

Les résultats de Morrison et Newell (1996) sur le pointage postural vont dans le sens de la proposition de Bernstein (1967) voulant qu'une coordination constituée de contraintes de couplage réduise le nombre de degrés de liberté articulaires indépendamment contrôlés. Cependant, en définissant ces coordinations en termes du rôle fonctionnel rempli, au lieu qu'en termes de ratios fixes dans les contributions de divers degrés de liberté, les synergies demeurent des entités flexibles et dynamiques face aux modifications environnementales (par exemple, la synergie du réflexe de fouettement des amphibiens s'adapte aux changements du site de la stimulation chimique; Berkinblit et al., 1986).

Les mouvements des tentacules de la pieuvre offrent une perspective intéressante sur l'utilisation de synergies lorsque le nombre de degrés de liberté à contrôler dans un mouvement vers une cible est infini. La stratégie adoptée semble alors consister également en l'imposition de contraintes de couplage. Seulement trois degrés de liberté doivent alors être contrôlés: la distance parcourue par la région d'inflexion (« bend ») le long du tentacule et son orientation par rapport à la base (2 autres degrés de liberté; Gutfreund et al., 1996).

1.2.3.2 Les synergies dans la coordination entre le bras et le tronc lors de tâches de pointage ou de préhension

Dans la littérature, peu d'attention a été portée à la coordination entre le membre supérieur et le tronc lors de tâches de pointages, mais les résultats des quelques études portant sur ce problème sont remarquablement compatibles. D'abord, dans les tâches de pointage, le recrutement du tronc n'affecte ni la trajectoire de l'effecteur, ni l'aspect lisse du profil de vitesse, ni la variabilité des rotations utilisées, et ce, malgré l'introduction de la redondance (Kaminski et al., 1995; Ma et Feldman, 1995; Saling et al., 1996). Lorsque la cible est éloignée, le tronc contribue au déplacement de l'effecteur en devenant une partie intégrante du système de transport de la main vers la cible (Kaminski et al., 1995; Saling et al., 1996), alors que lorsque la cible est placée près du corps, cette contribution est partiellement ou totalement annulée afin de conserver la trajectoire initiale formée par les articulations du bras (Ma et Feldman, 1995).

Dans les tâches impliquant la manipulation d'un objet, les paramètres cinématiques reliés à la composante de la préhension demeurent inchangés lorsque la main est amenée à l'objet seulement par le bras, seulement par le tronc, ou à l'aide des deux (Saling et al., 1996; Stelmach et Wang, 1997). De plus, des changements dans les contraintes de précision (c'est-à-dire les changements de la taille de l'objet) affectent la composante de la préhension, mais pas celle du mouvement du tronc (Saling et al., 1996). Lorsque le mouvement de l'effecteur est combiné à un mouvement du tronc, celui-ci débute généralement avant et se termine après celui de l'effecteur (Kaminski et al., 1995; Ma et Feldman, 1995; Saling et al., 1996; Stelmach et Wang, 1997). Dans les cas où un objet placé loin du corps doit être manipulé, une synergie compensatrice maintient la position de la main près de l'objet pendant que le tronc termine son mouvement (Saling et al., 1996).

Ces observations suggèrent que les mouvements de pointages utilisent un répertoire de synergies indépendantes : la synergie de pointage (qui génère la trajectoire du mouvement de la main dans l'espace vers la cible), la synergie compensatrice (qui annule, lorsque nécessaire, la contribution du tronc au mouvement de l'effecteur), et la synergie de préhension (qui ajuste la position des doigts lorsque la tâche implique la manipulation d'un objet). L'utilisation spécifique d'une ou l'autre synergie serait fonction des caractéristiques de la tâche de pointage.

Plusieurs études de mouvements du membre supérieur combinés à la manipulation d'objets mais n'impliquant pas le tronc explorent en détail l'interaction entre les composantes de pointage (aussi appelée composante de transport) et de préhension. Des études rapportent que les changements aux conditions de la tâche (par exemple la dimension ou la vitesse de l'objet à saisir) affectent différemment certaines variables cinématiques du pointage et de la préhension (Carnahan et McFadyen, 1996; Paulignan et al., 1991). De plus, les changements de la posture corporelle reliés à la marche ne semblent pas perturber les mouvements de pointage et de préhension réalisés lorsque le centre de gravité du corps est en mouvement (Cockell et al., 1995). Ces résultats vont dans le sens d'un contrôle indépendant des composantes du mouvement global, possiblement organisées sous forme de synergies fonctionnelles.

1.2.4 L'information visuelle et proprioceptive dans le contrôle des mouvements de pointage

La vision renseigne continuellement notre système nerveux sur l'état de l'environnement qui nous entoure. Elle est essentielle à la réalisation de mouvements précis et, lorsqu'elle est acquise pendant une action, peut permettre la correction d'une erreur dans un délai aussi court que 100 ms (Jeannerod, 1991). En l'absence de neuropathies, l'information visuelle est combinée à l'information d'origine proprioceptive nous renseignant sur la position de nos articulations pour créer une référence sensorielle uniforme de l'état de

notre environnement et de la configuration de notre corps dans cet environnement. Le sens de la proprioception est limité à notre espace personnel et ne peut pas fournir d'information sur la position d'un membre par rapport à une cible. L'information provenant de nos organes de proprioception doit donc être calibrée par les signaux visuels pour être pertinente dans les mouvements de pointage (Prablanc et al., 1979; Rosetti et al., 1994). De plus, ce calibrage doit se produire régulièrement pour empêcher que ne « dérivent » l'un par rapport à l'autre les signaux de ces deux modalités sensorielles (Paillard et Brouchon, 1974).

L'information visuelle peut être manipulée de façon à créer une dichotomie entre ce que les yeux et la proprioception perçoivent. À l'aide du port de lunettes prismatiques, Rosetti et collaborateurs (1995) ont créé un conflit entre l'estimation visuelle et proprioceptive de la position initiale de la main sans perturber celle de la cible visuelle lors de mouvements de pointage. En comparant les trajectoires générées avec celles prédites par un contrôle exclusivement visuel ou exclusivement proprioceptif, ces auteurs ont estimé la contribution relative de chaque source d'information sensorielle au contrôle du mouvement à un tiers pour la vision et deux tiers pour la proprioception. Ainsi, ces deux modalités sensorielles contribuent à coder la position initiale de la main dans les mouvements vers une cible (Desmurget et al., 1997). Cependant, aucune étude n'a rapporté quel type d'information sensorielle est utilisée dans la planification d'un mouvement de pointage impliquant à la fois le membre supérieur et le tronc.

1.2.5 La non-linéarité affectant les structures musculosquelettiques

Il a été vu à la section 1.2.1 que l'une des approches au contrôle d'un nombre redondant de muscles (le cadre référence unifié pour tous les muscles du corps) repose sur l'hypothèse que le contrôle moteur est associé à l'arrangement anatomique des muscles (le principe de la correspondance biomécanique). D'autres modèles biomécaniques considèrent également que la configuration musculaire est un facteur important du

contrôle moteur (Flash et Mussa-Ivaldi, 1990). Pour bien pouvoir modéliser ce contrôle, ces modèles requièrent donc des informations précises sur les structures musculosquelettiques, et entre autres, sur l'influence de la position articulaire sur les longueurs et les bras de leviers musculaires.

Les relations entre les longueurs et bras de leviers musculaires et la configuration corporelle sont complexes. Pour simplifier ces relations dans le cas des muscles du membre supérieur, plusieurs hypothèses ont été utilisées. La première considère que les bras de leviers musculaires sont constants pour toutes les positions possibles d'une articulation (Happee, 1994; Zajac et al., 1984) et que les longueurs musculaires varient linéairement en fonction de l'angle articulaire (Flanagan et al., 1993). Une autre simplification consiste à considérer que les bras de levier varient selon une fonction sinusoïdale (Stern, 1971; Van Zuylen et al., 1988; Yeo, 1976) en fonction de la position de l'articulation. Bien que ces simplifications aient été utiles dans le développement de modèles biomécaniques, elles ne correspondent pas à la réalité de l'appareil neuromusculosquelettique.

Dans des études anatomiques ou de modélisation (Amis et al., 1979; Horii et al., 1993; Winters et Kleweno, 1993; Wood et al., 1989), des données plus précises sur les longueurs et bras de levier musculaires sont disponibles. Cependant, une description systématique des équations exactes liant les longueurs musculaires, les bras de levier et la configuration du membre supérieur entre elles n'a pas été fournie dans la littérature.

Les modèles biomécaniques dynamiques requièrent l'intégration de l'activité musculaire. Leur développement exige donc une meilleure compréhension du contrôle qu'exerce le système nerveux sur le mouvement. Dans cette thèse, la redondance et la non-linéarité, deux caractéristiques du système neuromusculosquelettique qui semblent accroître la complexité de ce contrôle, sont examinées dans le contexte de mouvements vers une cible réalisés par le membre supérieur.

1.3 Objectifs

À première vue, plusieurs caractéristiques de l'appareil neuromusculosquelettique semblent complexifier son contrôle: la relation ambiguë entre les commandes centrales et la production motrice, la redondance de ses degrés de liberté tant musculaires qu'articulaires et la présence de non-linéarité dans les relations entre ses variables telles les longueurs des muscles, les bras de levier et la configuration anatomique. Pourtant, les mouvements humains sont généralement précis, rapides et même gracieux.

L'objectif général de cette thèse est de comprendre la relation entre l'impact de deux de ces caractéristiques, la redondance et la non-linéarité, et les stratégies utilisées par le système nerveux pour contrôler les mouvements vers une cible réalisés par le membre supérieur. Dans ce contexte, les objectifs plus spécifiques de cette thèse sont les suivants:

- [1] Lors de mouvements de pointage impliquant le tronc, comparer entre elles les stratégies de contrôle utilisées avec et sans la présence de la vision. En particulier, vérifier si la subdivision du mouvement global en synergies (tel qu'observé par Ma et Feldman, 1995) dépend de la présence de la vision. Cet objectif concerne les modalités sensorielles qui sont utilisées pour le contrôle des mouvements ayant un nombre redondant de degrés de liberté.
- [2] Évaluer l'effet du retrait de l'information visuelle dans les mouvements de pointage impliquant le tronc sur les erreurs de direction et d'amplitude et sur la variabilité. Cet objectif concerne le contrôle du gain de la synergie compensatrice en absence de la vision.

- [3] Déterminer si les relations entre les articulations au sein de chacune des synergies peuvent être décrites par des vecteurs dans l'espace des variables articulaires. Dans l'affirmative, vérifier si la combinaison de ces vecteurs décrit la coordination des mouvements où les synergies sont combinées. Cet objectif vise à estimer si les relations articulaires des différentes synergies sont linéaires et si leur combinaison s'effectue également de façon linéaire.
- [4] Obtenir les équations polynomiales reliant les longueurs musculaires, les bras de levier et la configuration du membre supérieur pour les mouvements planaires et horizontaux impliquant le poignet, le coude et l'épaule. Ce dernier objectif est relié à la quantification du degré de non-linéarité présent dans les relations entre les variables des structures musculosquelettiques.

1.4 Présentation de la thèse

Cette thèse est divisée en huit chapitres. Le premier chapitre, qui se termine ici, a présenté la problématique en décrivant les difficultés du contrôle de l'appareil neuromusculosquelettique, en partie dues à la redondance musculaire et articulaire et à la présence de non-linéarité dans les relations entre ses variables. Ce chapitre a également répertorié les études ayant contribué à la compréhension de ce contrôle, particulièrement dans le cadre de mouvements de pointage.

Le prochain chapitre synthétise l'information contenue dans les trois chapitres rapportant les résultats des travaux d'expérimentation et de modélisation menés dans le cadre de cette thèse. Ce chapitre synthèse discute les résultats et conclusions en terme des objectifs spécifiques de la thèse.

Les détails techniques et expérimentaux contribuant à la compréhension du contenu des articles sont rapportés dans le troisième chapitre.

Les trois articles écrits dans le cadre de cette thèse forment les quatrième, cinquième et sixième chapitres. Ces articles sont présentement publiés ou soumis pour publication.

Le septième chapitre contient les résultats expérimentaux n'ayant pas été intégrés dans les articles, faute d'espace, ou parce qu'ils sont reliés à des questions expérimentales autres que celles formulées dans les articles.

Finalement, le dernier chapitre constitue la conclusion de cette thèse. Elle résume brièvement les principaux résultats et offre des suggestions pour des études subséquentes.

CHAPITRE II

2. SYNTHÈSE

2.1 L'utilisation de synergies fonctionnelles indépendantes dans le contrôle de systèmes articulaires redondants

2.1.1 Le concept de synergie

Dans le domaine du contrôle moteur, le mot « synergie » a été utilisé pour décrire plusieurs concepts différents dont, entre autres, les relations potentiellement fixes entre les degrés d'activation de muscles individuels. Devant l'impossibilité de démontrer expérimentalement l'existence de rigides couplages dans les patrons d'activation des muscles (Macpherson, 1991), l'utilisation du terme synergie a été mise en doute au niveau musculaire (Windhorst, 1991).

Au niveau articulaire, le concept de synergie semble généralement bien accepté pour décrire les coordinations existant entre des degrés de liberté lors de la réalisation d'un mouvement complexe. Certains groupes (Mah et al., 1994; Alexandrov et al., 1994) associent ce concept aux relations conservant des ratios fixes entre les changements d'angles articulaires. D'autre part, Bernstein (1967) appelait « synergies » certains mouvements humains courants mais fonctionnellement importants comme marcher, lancer, s'orienter ou étirer la main vers une cible. Dans les deux cas, ce type d'organisation permettrait aux centres supérieurs de réduire le nombre de degrés de liberté indépendamment contrôlés, et conséquemment, de réduire la complexité et la redondance du système neuromusculosquelettique.

Le concept de synergie tel que considéré dans cette thèse se rapproche de la définition Bernsteinienne. Une synergie est utilisée par le système nerveux selon sa capacité à remplir une fonction donnée, mais n'implique pas l'existence de relations fixes entre les différents degrés de liberté mécaniques impliqués. Cette définition respecte l'ambiguïté (observée par Bernstein, 1967) qui existe entre les commandes centrales et la périphérie: elle reconnaît que le système nerveux ne peut déterminer à l'avance la coordination interarticulaire à cause des signaux proprioceptifs, de la viscoélasticité musculaire et des interactions imprévisibles entre les forces musculaires et externes (voir la section 1.1.1 pour plus de détails). En utilisant les synergies, le système nerveux ne peut que contrôler les relations entre les commandes centrales qui influencent indirectement les degrés de liberté du mouvement, mais pas les relations entre degrés de liberté eux-mêmes. Ainsi, les commandes centrales ne peuvent que réduire la taille de l'ensemble des configurations articulaires possibles, sans en choisir une en particulier. Cependant, si les conditions externes sont stables, une synergie peut produire des patrons articulaires stéréotypés.

Telles que définies ici, les synergies constituent donc des unités de coordination qui sont indépendantes les unes des autres.

2.1.2 Les synergies dans la coordination des mouvements du bras et de tronc

Une des hypothèses de cette thèse est que le système nerveux utilise deux synergies indépendantes pour contrôler la coordination entre le membre supérieur et le tronc lors de tâches de pointage. L'utilisation de ces deux synergies permettrait d'expliquer plusieurs résultats obtenus dans la littérature (Kaminski et al., 1995; Ma et Feldman, 1995; Saling et al., 1996; Stelmach et al., 1997). La première, la synergie de pointage, n'implique que les articulations du membre supérieur et est responsable de la formation de la trajectoire de la main dans l'espace vers la cible. La seconde, la synergie compensatrice, coordonne les rotations des articulations du bras et du tronc et est employée lorsque la contribution du mouvement du tronc au déplacement de l'effecteur doit être annulée, totalement ou

partiellement. Une troisième synergie, qui ajuste la position des doigts afin de saisir un objet, pourrait être combinée aux deux premières lorsque la tâche implique la préhension (Carnahan et McFadyen, 1996; Jeannerod, 1984; Saling et al., 1996).

La synergie compensatrice dans les tâches de pointage combinant les mouvements du membre supérieur et du tronc a été initialement décrite dans Ma et Feldman (1995). Dans ces expériences, le sujet combinait un déplacement de l'index (l'effecteur) vers une cible située ipsilatéralement à 45° du plan sagittal à un mouvement sagittal du tronc produit par la flexion (tronc « en phase »; l'expression « in-phase » est utilisée dans les chapitres 4, 5, et 6) ou l'extension (tronc « hors phase »; en anglais: « out-of-phase ») de la hanche. Selon leur protocole expérimental et ceux des autres groupes ayant étudié la coordination entre le membre supérieur et le tronc, les sujets bougeaient toujours en présence de la vision. Il est donc possible que la subdivision du contrôle du mouvement en synergies indépendantes, tel que suggéré par Ma et Feldman, dépende de l'information visuelle. Le premier objectif des expériences réalisées dans le cadre de cette thèse était donc d'évaluer le rôle de la vision dans la subdivision des mouvements de pointage impliquant le tronc en synergies indépendantes. Pour ce faire, dix sujets ont réalisés des mouvements selon un protocole semblable à celui utilisé par Ma et Feldman (1995) mais, pour certains blocs d'essais, les sujets portaient des lunettes à cristal liquide qui devenaient opaques à l'initiation du mouvement de l'effecteur. De plus, des mouvements de pointage dirigés vers une cible controlatérale ont été rajoutés.

2.1.3 Les synergies de pointage et compensatrice demeurent fonctionnelles même sans la vision

L'analyse des mouvements vers la cible ipsilatérale réalisés sans la vision démontre que, même en absence d'information visuelle, les deux synergies demeurent fonctionnelles. Premièrement, lorsque l'effecteur et le tronc sont impliqués dans la tâche, le mouvement du tronc précède celui de l'effecteur (d'environ 70 ms) et continue après que ce dernier se

soit immobilisé au-dessus de la cible (pendant 50 à 250 ms). Ce patron se retrouve également dans les mouvements vers la cible contralatérale mais avec des délais plus brefs. Ainsi, avant et après le mouvement de l'effecteur, la synergie compensatrice génère, même en absence de la vision, des rotations articulaires qui permettent de maintenir la position de l'effecteur fixe malgré les mouvements du tronc.

Deuxièmement, pendant le mouvement de l'effecteur, la trajectoire de l'index n'est pas affectée par le recrutement du tronc, mis à part une légère augmentation de sa courbure lors des essais avec le déplacement du tronc hors phase. Rappelons que les mouvements du tronc et de l'effecteur forment un angle de 45° entre eux. Le mouvement sagittal du tronc (d'une amplitude d'environ 15 cm dans les deux directions) peut donc potentiellement causer des erreurs importantes en termes de direction et d'amplitude (Figure 1.2; voir aussi la section 2.1.4 pour plus de détails au sujet des erreurs pouvant être causées par le mouvement du tronc). L'insensibilité de la trajectoire de l'effecteur au recrutement du tronc constitue donc une seconde indication de la présence d'une synergie compensatrice coordonnant les rotations des articulations du membre supérieur et de la hanche.

Une remarque s'impose concernant le moment précis du retrait de la vision. Les lunettes à cristal liquide portées par les sujets étaient contrôlées par l'application d'une légère pression de l'index sur un capteur situé à la position de départ de l'effecteur. L'initiation du mouvement de l'effecteur et, conséquemment, l'élimination de cette pression, rendait les lunettes opaques (délai: moins de 5 ms). Pendant la portion du mouvement du tronc précédant celui de l'effecteur (Figure 4.1, phase a), les sujets recevaient de l'information visuelle sur la cible et leur bras ainsi que sur le mouvement du tronc. Il est donc possible que cette information visuelle ait été essentielle à la planification de la compensation de l'effet du mouvement du tronc sur la trajectoire de l'effecteur. Cependant, la vision n'était pas présente pendant d'autres phases du mouvement où la compensation du mouvement

du tronc par des rotations articulaires était évidente, c'est-à-dire pendant le mouvement combiné et pendant le mouvement du tronc après la fin du mouvement de l'effecteur.

Nos données ne permettent pas d'éliminer la possibilité que l'information visuelle acquise avant le mouvement de l'effecteur soit essentielle à la spécification de la synergie compensatrice. Dans les mouvements de pointage n'impliquant pas le tronc, il a été démontré que l'information visuelle sur la position initiale de la main acquise pendant le temps de réaction diminue la variabilité des mouvements (Rosetti et al., 1994b). L'information visuelle acquise tout juste avant un mouvement semble donc être une variable importante. Cependant, la vision n'intervient pas seule: la planification et l'exécution des mouvements de pointage dépend à la fois de l'information visuelle et proprioceptive (Rosetti et al., 1995).

La présence de phases avant et après le déplacement de l'effecteur où le tronc bouge sans affecter la position de l'index et l'insensibilité de la trajectoire de l'effecteur au recrutement du tronc suggèrent que les mouvements de pointage impliquant les articulations du membre supérieur et de la hanche sont produits selon la séquence suivante, illustrée à la Figure 2.1.

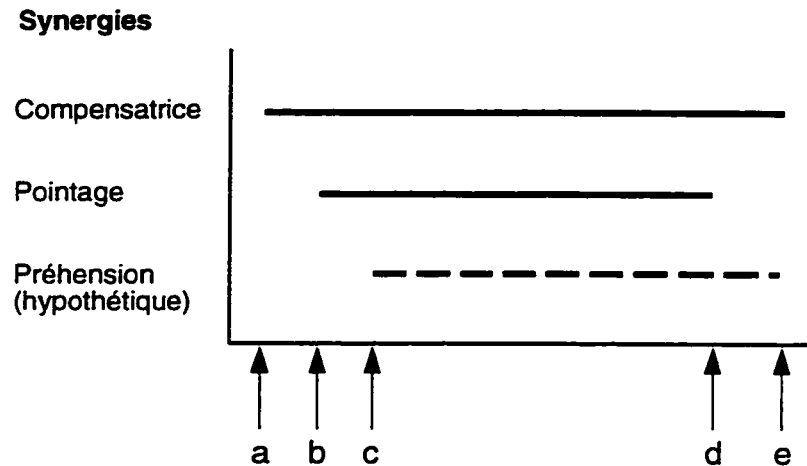


Figure 2.1 L'organisation temporelle des synergies impliquées dans la coordination des mouvements du bras et du tronc incluant une hypothétique tâche de préhension. a-c: mise en marche des synergies compensatrice, de pointage et de préhension, respectivement; d: atteinte de l'objet et fin de la synergie de pointage; e: arrêt du mouvement du tronc et du soulèvement de l'objet et fin des synergies compensatrice et de préhension.

1. la synergie compensatrice est mise en marche (Figure 2.1, a); un mouvement du tronc est initié sans affecter la position de l'effecteur, toujours immobile à sa position de départ;
2. peu de temps après, le déplacement de l'effecteur débute suite à l'initiation de la synergie de pointage (Figure 2.1, b); la synergie compensatrice est toujours active;
3. la synergie de pointage s'arrête une fois l'effecteur au-dessus de la cible (Figure 2.1, d); la synergie compensatrice agit seule et permet au tronc de terminer son mouvement sans affecter la position finale de l'effecteur (Figure 2.1, entre d et e).

Les deux synergies sont donc superposées, mais activées et désactivées avec un certain décalage. Dans les mouvements étudiés ici, les deux buts associés aux synergies sont de déplacer l'effecteur vers la cible et de compenser l'influence du tronc. Si un troisième but consiste à saisir un objet une fois l'effecteur rendu à la cible, il est possible qu'une troisième synergie associée à la préhension soit superposée aux deux premières (Figure

2.1, initiation de la synergie en c). Les expériences de Saling et collaborateurs (1996) ont démontré que, tout comme le maintien de la position finale de l'effecteur, le soulèvement vertical d'un objet pouvait être accompli pendant que le tronc complète son mouvement horizontal. Dans ce cas, il est probable que la synergie de pointage cesse lorsque l'effecteur entre en contact avec l'objet (Figure 2.1, d) et que les synergies compensatrice et de préhension agissent en collaboration pendant le soulèvement de l'objet (Figure 2.1, entre d et e).

Lorsqu'un mouvement de pointage est répété successivement entre deux cibles, les sujets reproduisent sensiblement la même trajectoire de la main mais utilisent des rotations angulaires légèrement différentes à chaque essai (Haggard et al., 1995). Ce résultat suggère que les sujets exploitent la redondance articulaire du membre supérieur. Le patron en alternance observé ici pour les synergies de pointage et compensatrice (seulement la synergie compensatrice, puis les deux synergies ensemble, et, encore une fois, seulement la synergie compensatrice) est également rendu possible grâce à la redondance des degrés de liberté impliqués dans le mouvement. En effet, seuls les systèmes articulaires redondants peuvent utiliser deux synergies en même temps, c'est-à-dire poursuivre deux buts fonctionnels simultanément.

La redondance articulaire et l'utilisation de synergies indépendantes peut receler un autre attrait pour le système nerveux. De la même façon qu'une perturbation aux muscles articulaires n'empêche pas la prononciation correcte d'un phonème (Abbs et Gracco, 1984; Kelso et al., 1984), la perturbation du mouvement du tronc (par exemple, son arrêt imprévu) pourrait n'affecter que la synergie compensatrice et permettre au mouvement de pointage de s'accomplir normalement (Feldman et al., en préparation) Ainsi, en plus de la capacité de répondre à plusieurs buts fonctionnels simultanément, le système nerveux tirait avantage de l'utilisation d'unités de coordination indépendantes en ne laissant une perturbation affecter qu'une seule de ces unités. La redondance articulaire pourrait donc assurer l'atteinte du but fonctionnel d'une des synergies malgré la perturbation de l'autre.

2.1.4 Le contrôle du gain de la synergie compensatrice en l'absence de la vision

2.1.4.1 L'effet du recrutement du tronc sur la position finale de l'effecteur

Le second objectif de cette thèse était d'évaluer l'effet du recrutement du tronc sur les erreurs de pointage en termes de direction et d'amplitude ainsi que sur la distribution des positions finales de l'effecteur en absence de la vision. Ces erreurs sont directement reliées au contrôle du gain de la synergie compensatrice.

Les mouvements du tronc générés par les sujets peuvent comporter une composante située dans le plan frontal, mais pour tous les sujets, la composante sagittale est prépondérante (Figure 4.2). Cette dernière représente environ 15 cm en moyenne. Un simple calcul algébrique permet d'estimer qu'un mouvement en phase du tronc peut dévier la direction de l'effecteur de 11° en direction médiale (vers le plan sagittal) et rallonger son mouvement de 12 cm, alors qu'un mouvement hors phase du tronc peut dévier le mouvement de l'effecteur de 21° en direction latérale (vers le plan frontal) et le raccourcir de 8 cm.

En absence de la vision, la distribution des positions finales de l'effecteur dans les essais sans mouvement du tronc (mouvements « contrôle ») n'inclut généralement pas la position de la cible, ce qui suggère que les sujets pointent vers une nouvelle cible virtuelle (Figure 5.3 et 5.4). Les erreurs de pointage attribuables au recrutement du tronc sont calculées en soustrayant les valeurs de direction et d'amplitude des mouvements contrôle des valeurs mesurées dans les mouvements en phase et hors phase. Ces erreurs permettent d'évaluer le gain de la synergie compensatrice, c'est-à-dire sa capacité de compenser les effets du mouvement du tronc sur l'effecteur. Deux gains sont ainsi calculés, l'un pour l'amplitude, l'autre pour la direction, dans chacune des conditions expérimentales utilisées (avec ou sans vision, cible ipsi ou controlatérale, mouvement du tronc en phase ou hors phase). Un gain inférieur à 1 indique que l'effet du tronc n'est pas complètement

compensé, un gain égal à 1 implique une compensation parfaite, et un gain supérieur à 1 indique une compensation exagérée de l'effet du tronc (en d'autres mots, l'erreur de pointage en termes d'amplitude ou de direction est de signe opposé à celle produite si le mouvement du tronc n'était pas compensé).

Tel qu'il avait déjà été démontré (Ma et Feldman, 1995), le recrutement du tronc n'affecte que très légèrement les valeurs d'amplitude et de direction enregistrées dans les essais contrôle réalisés avec la vision (Figure 4.3 et 7.3). Les gains pour l'amplitude et la direction du mouvement de l'effecteur se situent alors généralement entre 0.9 et 1.1.

Lorsque la vision est retirée, les gains calculés pour l'amplitude et la direction sont généralement compris entre environ 0.78 et 1.19, ce qui correspond, en termes absolus, à des erreurs généralement inférieures à 3 cm et 3° respectivement. En effet, un des résultats importants de cette thèse est que, même en absence de la vision, la synergie compensatrice demeure fonctionnelle et permet d'annuler une partie importante des effets du mouvement du tronc sur la position finale de l'effecteur. Deux exceptions toutefois: chez certains sujets produisant des essais hors phase dirigés vers la cible ipsilatérale, le gain en amplitude est trop élevé (environ 1.3) et les pointages dépassent largement la position atteinte lors des essais contrôle; pour la cible controlatérale cependant, le phénomène inverse est observé lors d'essais hors phase avec une tendance marquée chez certains sujets d'arrêter le mouvement de l'effecteur bien avant la position atteinte lors des essais contrôle (gain pour l'amplitude: environ 0.64).

Ainsi, certains sujets semblent éprouver de la difficulté à compenser l'effet du mouvement arrière du tronc sur l'amplitude du mouvement de l'effecteur. Toutefois, dans la cas particulier des mouvements hors phase dirigés vers la cible controlatérale, un recul du tronc produit par une trop grande extension de la hanche n'est pas complètement compensable par des rotations articulaires vu la longueur limitée des segments du membre supérieur. Dans ce cas, la compensation est peut-être incomplète à cause des

limites biomécaniques du système, et non pas par un mauvais contrôle de la synergie compensatrice.

L'analyse de l'amplitude et de la direction moyenne du mouvement de l'effecteur dans chaque condition du mouvement du tronc permet de démontrer l'existence d'une synergie compensatrice. D'autre part, les caractéristiques de la distribution spatiale des positions finales pointées autour de la valeur moyenne permettent également d'étudier l'effet du mouvement du tronc. Pour chaque série de 10 essais répétés dans les mêmes conditions, une ellipse ayant la probabilité de contenir 95% des positions finales (« 95% equal frequency ellipse ») est superposée aux données. L'orientation et la forme de l'ellipse, celle-ci estimée à l'aide du ratio de ses axes principaux, sont calculées. L'analyse de la variance de l'effet du mouvement du tronc n'a démontré aucune différence significative entre les valeurs obtenues pour les mouvements contrôle, en phase et hors phase réalisés sans la vision. La compensation de l'effet du mouvement du tronc s'applique donc également à la distribution spatiale des positions finales pointées.

En résumé, la position finale de l'effecteur lors de mouvements de pointage impliquant le recrutement du tronc dévie généralement moins de 3° et de 3 cm de la position atteinte lors des essais contrôle. Ainsi, les valeurs de direction et d'amplitude des essais impliquant un mouvement en phase ou hors phase du tronc sont, chez plusieurs sujets, associées à celles de la cible virtuelle. De plus, ni l'orientation ni la forme des ellipses caractérisant la distribution des positions finales n'est affectée significativement par le recrutement du tronc. Ces résultats démontrent que, lors des mouvements de pointage, le recrutement du tronc est associé à des rotations compensatrices des articulations du membre supérieur. De plus, la synergie compensatrice ne semble pas requérir d'information visuelle durant le mouvement pour être relativement bien efficace.

2.1.4.2 La comparaison avec le réflexe vestibulo-oculaire

La compensation du mouvement du tronc n'est cependant pas complète, du moins chez la majeure partie des sujets, avec comme conséquence des gains d'amplitude et de direction différents de 1. Dans un tout autre système de coordination, celui de la tête et des yeux, le réflexe vestibulo-oculaire joue également un rôle de synergie compensatrice: malgré les mouvements brusques de la tête pouvant perturber l'orientation des yeux, le regard peut demeurer fixé sur un objet grâce aux rotations oculaires égales mais opposées fournies par le réflexe vestibulo-oculaire. Le gain du réflexe est alors égal à 1 (compensation complète de la contribution du mouvement de la tête au mouvement de l'oeil). Le gain du réflexe peut toutefois être atténué lorsque le mouvement de la tête est utile, par exemple lorsqu'une cible visuelle ne peut être atteinte par le mouvement de l'oeil seul. Il est possible que le gain de la synergie compensatrice agissant dans la coordination entre le bras et le tronc puisse également être sous le contrôle actif du système nerveux. Par exemple, si la tâche requiert un mouvement de pointage dépassant les limites biomécaniques de la portée du membre supérieur, le mouvement vers l'avant du tronc peut contribuer au déplacement de l'effecteur en atténuant ou en annulant le gain de la synergie compensatrice (Saling et al., 1996; Stelmach et Wang, 1997).

2.1.4.3 Les autres systèmes sensoriels

Dans les mouvements de pointage décrits dans cette thèse, le mouvement de l'effecteur peut être combiné avec un recrutement du tronc. Si tel est le cas, le mouvement du tronc implique que la tête aussi bouge, ce qui génère des signaux sensoriels d'origine vestibulaire, en plus des signaux proprioceptifs sur la position de l'articulation de la hanche. L'information afférente provenant de ces deux systèmes sensoriels agit peut-être sur l'activité des muscles impliqués dans la synergie compensatrice. Les expériences réalisées ici ne sont pas en mesure de déterminer les contributions relatives des diverses modalités sensorielles (vision, proprioception, appareil vestibulaire) à la coordination

entre le bras et le tronc. L'analyse cinématique des mouvements impliquant le tronc avait plutôt pour but de déterminer si le retrait d'une de ces modalités (la vision) avait un impact sur les rotations articulaires requises pour compenser la contribution du tronc au déplacement de l'effecteur (la synergie compensatrice).

2.1.5 L'influence du recrutement du tronc sur la coordination interarticulaire et le principe de superposition

Le troisième objectif de cette thèse était d'évaluer si les coordinations au sein des synergies de pointage et compensatrice peuvent être décrites par des vecteurs dans l'espace tridimensionnel des angles des articulations et, dans l'affirmative, d'examiner la possibilité que le système nerveux utilise le principe de la superposition lorsqu'il combine les synergies représentées par ces vecteurs.

Au niveau des articulations individuelles, les courbes angulaires obtenues pour les mouvements en phase et hors phase du tronc divergent des courbes angulaires obtenues lors des mouvements contrôle (Figure 4.4). Ces différences angulaires reflètent directement les modifications de la coordination épaule-coude requises afin de maintenir constantes la position et la trajectoire de l'effecteur malgré des mouvements importants du tronc. Pour des mouvements du tronc d'amplitude approximativement égale ($\cong 15$ cm) mais produits en directions opposées, les différences angulaires observées sont également d'amplitude comparable. En effet, pour chaque articulation, la moyenne des courbes angulaires obtenues pour les deux directions du tronc constitue une assez bonne estimation de la courbe angulaire obtenue lors des essais contrôlés.

Les graphiques des variations simultanées des positions du coude et de l'épaule démontrent que le recrutement du tronc modifie considérablement la coordination entre ces deux articulations. En particulier, le changement de la direction du mouvement du

tronc change le signe de la pente de la relation entre les angles de l'épaule et du coude lors des pointages dirigés vers la cible ipsilatérale (Figure 4.4).

Les variations angulaires du coude, de l'épaule et de la hanche pendant différentes phases des mouvements de pointage dirigés vers la cible ipsilatérale sont utilisées pour l'analyse par composantes principales. Cette méthode fournit des vecteurs situés dans l'espace angulaire tridimensionnel qui représentent de façon linéaire la coordination interarticulaire au sein d'une synergie (Figure 4.5). Lorsque les courbes angulaires associées aux essais contrôle sont analysées, le vecteur résultant, associé à la synergie de pointage, est situé dans le plan des angles du coude et de l'épaule parce que la position de la hanche ne varie pas dans ces essais. Lorsque les courbes angulaires des essais impliquant le mouvement du tronc sont analysées, le vecteur obtenu pour la portion du mouvement où à la fois l'effecteur et le tronc sont en mouvement est situé dans l'espace tridimensionnel des angles du coude, de l'épaule et du tronc, et constitue le vecteur représentant la coordination obtenue en combinant les synergies de pointage et compensatrice. Cependant, si la portion du mouvement considéré est celle suivant l'arrêt de l'effecteur à la cible pendant laquelle le tronc complète son mouvement, le vecteur obtenu est tout autre, puisqu'il représente alors uniquement la coordination associée à la synergie compensatrice.

Les vecteurs obtenus permettent d'expliquer une partie importante (environ 93%) de la variabilité angulaire présente dans la synergie de pointage (vecteur A), la synergie compensatrice (vecteur C), et la combinaison des deux synergies (vecteur B). Cependant, une différence angulaire non négligeable (environ 13°) sépare le vecteur de la synergie compensatrice (vecteur C) du vecteur également associé à cette synergie mais calculé par soustraction vectorielle (vecteur B-A). Cet écart n'invalide pas nécessairement le principe de la superposition des synergies mais suggère qu'il n'est pas exact de modéliser les synergies telles des vecteurs dans l'espace articulaire. En effet, la coordination interarticulaire n'est pas linéaire au sein des synergies. La linéarité n'est pas requise dans

le calcul de la courbe moyenne obtenue des courbes angulaires des mouvements en phase et hors phase (Figure 4.4), et calculée de cette façon, la courbe moyenne offre une bonne représentation de la coordination des mouvements contrôlés. Ce résultat suggère que les synergies peuvent en effet être combinées par superposition linéaire par le système nerveux.

2.1.6 Les synergies fonctionnelles et le codage vectoriel des mouvements

Une idée à laquelle adhèrent plusieurs chercheurs en contrôle moteur est celle du codage des mouvements en termes de vecteurs (de Graaf et al., 1996; Rosetti et al., 1995; Vindras et Viviani, 1997). Par exemple, un mouvement de pointage de la main serait accompli en suivant le vecteur cartésien reliant la main à la cible. Il a été observé que des changements aux conditions de la tâche peuvent affecter différemment la direction et l'amplitude des mouvements de pointage (Ghez et al., 1993; Gordon et al. 1994, Messier et Kalaska, 1997). Ces résultats vont dans le sens d'un contrôle nerveux indépendant de la direction et de l'amplitude d'un mouvement. Lorsque la direction du mouvement du tronc est changée de en phase à hors phase, l'effet produit diffère selon la cible pointée: l'effet est plus systématique sur la direction dans les pointages ipsilatéraux, mais plus systématique sur l'amplitude dans les pointages contralatéraux. Ceci suggère que l'effet produit par la modification d'un paramètre (la direction du mouvement du tronc) peut dépendre de la valeur d'un autre paramètre de la tâche (la position de la cible). Globalement, les résultats obtenus dans cette étude de la coordination entre le membre supérieur et le tronc sont compatibles avec une représentation vectorielle des mouvements.

L'hypothèse du codage vectoriel des mouvements est également compatible avec l'observation d'erreurs constantes de pointage en absence de la vision. En effet, une mauvaise spécification de la direction ou de l'amplitude ne sera pas corrigée en absence d'information visuelle. L'erreur de pointage sera donc reproduite telle quelle lors d'essais

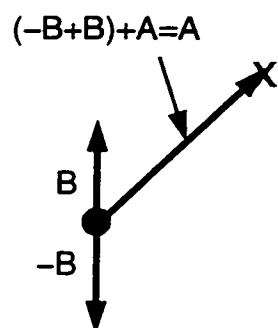
successifs, ou sera légèrement amplifiée à chaque essai si un biais systématique existe dans le calibrage sensorimoteur (Figure 7.1). La faible corrélation négative entre la direction et l'amplitude dans les pointages vers la cible controlatérale peut aussi être expliquée par un codage vectoriel (Figure 5.2) : un tel contrôle des mouvements permet à certains sujets d'être plus adeptes à produire une direction correcte, et à d'autres de mieux réussir la spécification de l'amplitude.

Lors de mouvements de pointage de petite et moyenne amplitude, l'orientation des ellipses des positions finales est corrélée avec la direction du mouvement (Gordon et al., 1994). Cependant, pour des mouvements de pointage de grande amplitude (≥ 35 cm) la corrélation est amoindrie (Desmurget et al., 1997; Messier et Kalaska, 1997). En effet, peu d'ellipses calculées ici étaient orientées selon la direction du mouvement de pointage ($\cong 15\%$), alors qu'un plus grand nombre ($\cong 33\%$) étaient orientées parallèlement à cette direction (Figure 5.3). La corrélation entre ces deux variables ne constitue donc pas une validation de l'hypothèse du contrôle indépendant de la direction et de l'amplitude lors de pointages.

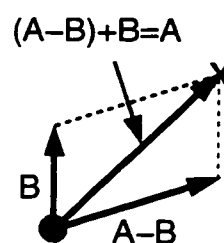
Dans le cas présent de mouvements de pointage impliquant le recrutement du tronc, la synergie de pointage peut être représentée dans l'espace extra-personnel par un vecteur orienté selon un angle de 45° avec le plan sagittal. Un vecteur situé dans le plan sagittal peut représenter le mouvement du tronc. La synergie compensatrice combine ce dernier vecteur avec celui associé à l'effet net des rotations compensatrices du membre supérieur sur la position de l'effecteur. Lorsque le gain de la synergie compensatrice est égal à un, ces deux vecteurs situés dans le plan sagittal s'annulent et ne produisent aucun effet sur la position de l'effecteur (Figure 1.4 et 2.2). Il est intéressant de noter que des rotations des articulations du membre supérieur compensant l'effet du tronc ont été observées dans des conditions expérimentales différentes, comme par exemple lorsque les vecteurs des déplacements de la main et du tronc sont colinéaires (Saling et al., 1996).

À part l'hypothèse de l'existence d'une synergie de pointage et compensatrice, il est possible d'imaginer une alternative au contrôle des mouvements de pointage impliquant le tronc. Le système nerveux pourrait ajuster le vecteur du mouvement de l'effecteur (c'est-à-dire son amplitude et sa direction) de façon à tenir compte de la contribution du mouvement du tronc (Figure 2.2).

**Synergie de pointage
+ synergie compensatrice**



**Ajustement préalable du vecteur
de l'effecteur + vecteur du tronc**



- position initiale de l'effecteur
- X cible ipsilatérale

Figure 2.2 Stratégies de contrôle alternatives dans le contrôle des mouvements de pointages impliquant le tronc. Schéma de gauche: les synergies de pointage (vecteur A) et compensatrice (vecteur B et -B). Schéma de droite: le vecteur associé au mouvement de l'effecteur, ajusté pour tenir compte de la contribution du tronc (vecteur A-B) et le vecteur du mouvement du tronc (B).

Selon cette stratégie de contrôle, l'effet du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur est pris en considération à l'étape de la planification du mouvement de l'effecteur. Bien qu'elle apparaisse raisonnable, cette stratégie ne permet pas d'expliquer la coordination observée entre le membre supérieur et le tronc lors de mouvements de pointage, en particulier les phases du mouvement où le déplacement du tronc se produit sans affecter la position de l'effecteur. En effet, si la flexion (ou l'extension) de la hanche

(vecteur **B**) n'est pas accompagnée de rotations compensatrices (vecteur **-B**), le déplacement du tronc précédant ou se produisant après la durée d'action du vecteur **A-B** sera transmis en totalité à l'effecteur. Au lieu d'observer un mouvement du tronc sans mouvement de l'effecteur, ces phases comporteront chacune des mouvements sagittaux du tronc et de l'effecteur. Cette prédiction n'est pas conforme à la réalité expérimentale. La stratégie de contrôle illustrée dans le schéma de droite de la Figure 2.2 doit donc être rejetée.

2.1.7 Interprétation des résultats au niveau des commandes centrales

Il a déjà été dit qu'une synergie se définit par la fonction qu'elle remplit; par exemple, le réflexe de flexion peut être considéré tel une synergie ayant pour but le retrait de la main d'un stimulus nocif. Comme pour un mouvement de pointage ayant pour but l'atteinte d'une cible, ce but fonctionnel du retrait de la main peut être modélisé mathématiquement par un vecteur définissant la direction du retrait de la main dans l'espace extra-personnel. D'autres paramètres de contrôle peuvent alors influencer la vitesse, la durée ou l'amplitude de ce retrait. Cependant, il est possible que les mêmes valeurs de ces paramètres soient utilisées dans d'autres synergies. Par exemple, le retrait de la main d'une surface brûlante peut s'accomplir avec la même vitesse moyenne qu'un mouvement balistique. Ainsi, les paramètres de contrôle qui ajustent la durée et l'amplitude du mouvement sont des déterminants moins spécifiques des synergies que les buts fonctionnels.

Le système nerveux pourrait contrôler les mouvements avec une suite de buts fonctionnels, au lieu de programmer la trajectoire de l'effecteur, spécifier les forces musculaires, ou d'établir des contraintes conservant des ratios fixes entre les variations angulaires. Un mouvement de pointage vers un objet plus ou moins éloigné pourrait donc être représenté par une séquence temporelle de deux ou trois composantes fonctionnelles

indépendantes: la synergie de pointage, la synergie compensatrice et la synergie de préhension, si la tâche requiert la manipulation de l'objet.

Quelques remarques sont possibles sur la forme potentielle que pourraient prendre les commandes centrales associées aux deux synergies observées dans les mouvements de pointage impliquant le tronc. Le mouvement du tronc précède celui de l'effecteur, ce qui signifie que la commande centrale associée à la synergie compensatrice est la première à être activée (voir aussi Figure 2.1). La vitesse de cette commande est probablement moins élevée que celle associée à la synergie de pointage car elle doit s'assurer du maintien de la stabilité du tronc en plus des rotations compensatrices articulaires. Il est probable également que la vitesse moins grande du mouvement du tronc (Figure 4.1c) provienne de la grande inertie du segment du tronc. La commande associée à la synergie de pointage, envoyée peu de temps après celle de la synergie compensatrice, est probablement très rapide, sans être balistique. Elle se termine presque certainement avant la commande de la première synergie. En effet, même s'il est possible d'expliquer le mouvement résiduel du tronc suivant la fin du déplacement de l'effecteur par un effet d'inertie, le fait que la position de l'effecteur est maintenue pendant ce mouvement résiduel témoigne de la présence encore active d'une commande associée à la synergie compensatrice.

En présence de la redondance des articulations et des trajectoires, la stratégie adoptée par les sujets suite au recrutement du tronc est donc de conserver la trajectoire initiale de l'effecteur utilisée lors des pointages avec le tronc fixe en combinant deux synergies: la synergie de pointage et la synergie compensatrice.

2.2 Les relations non-linéaires entre les variables de contrôle et les variables musculosquelettiques

Selon le modèle- λ du contrôle moteur, les déplacements du cadre de référence unifié des muscles génèrent le mouvement en affectant les positions angulaires à l'équilibre des articulations. L'étude de l'effet des positions angulaires sur les bras de levier et les longueurs des muscles du membre supérieur démontre la non-linéarité inhérente des relations entre les variables de contrôle du système nerveux central et ces deux paramètres géométriques de l'appareil musculosquelettique. Un résultat important de cette étude est que, généralement, plus le bras de levier d'un muscle varie en fonction de l'angle articulaire, plus la relation reliant la longueur du muscle et cet angle est non-linéaire. À l'articulation du coude, un des muscles ayant la plus grande variation de bras de levier est le brachialis, qui voit son avantage mécanique passer de 2 à plus de 7 cm avec la flexion du coude. Sa relation entre sa longueur et l'angle du coude requiert une interpolation du 4^e ordre. Cependant, des relations allant jusqu'au 6^e ordre peuvent être nécessaires lorsque les variations des bras de levier musculaires sont des fonctions complexes de la position de l'articulation (par exemple, pour l'anconé et le triceps brachial).

Les autres résultats importants de cette étude sont que les bras de levier au coude requièrent des interpolations d'ordre plus élevé que les bras de levier au poignet, que les plus grands bras de levier se retrouvent chez les muscles fléchisseurs du coude, et que les variations de longueurs musculaires causées par les changements d'angles peuvent varier de 1 à 200%.

La non-linéarité est donc apparente tant au niveau des relations entre les degrés de liberté participant aux synergies que dans les relations entre les variables de contrôle et les paramètres de l'appareil musculosquelettique.

Cette étude met également en évidence la redondance musculaire présente dans les articulations du membre supérieur: 13 muscles ont été étudiés pour des mouvements selon 3 degrés de liberté seulement. Mais, grâce au principe de la correspondance

biomécanique (section 1.1.4) et de l'hypothèse sur le cadre de référence unifié pour tous les muscles squelettiques (section 1.2.1.3), cette redondance peut être résolue. Cependant, pour que les forces puissent être calculées, les relations entre les longueurs musculaires et la configuration corporelle doivent être connues de façon précise, puisque la force est proportionnelle à la différence entre la longueur-seuil d'un muscle et sa longueur actuelle. Les équations dérivées dans cette étude fournissent ces relations quantitatives pour 13 muscles du membre supérieur selon trois degrés de liberté.

2.3 Conclusion

De la même façon que le système nerveux ne contrôle pas directement les relations entre les degrés de liberté articulaires, il ne contrôlerait pas celles entre les degrés de liberté musculaires. Les forces musculaires émergeraient des relations entre les signaux d'origine centrale (associés au déplacement du cadre de référence unifié musculaire), les signaux proprioceptifs et les forces externes. Malgré l'apparente complexité de l'appareil neuromusculosquelettique (ambiguïté, redondance, non-linéarité), le système nerveux pourrait se simplifier la vie en ayant recours aux synergies, au cadre de référence unifié et au principe de correspondance biomécanique pour se simplifier la vie.

Simultanément aux expériences décrites dans cette thèse, une étude de la coordination entre le membre supérieur et le tronc a été réalisée avec des patients hémiparétiques (Archambault et al., 1997). L'analyse des patrons de synchronisation des mouvements du bras et du tronc a suggéré que, contrairement aux sujets normaux, les sujets hémiparétiques n'utilisent pas une stratégie impliquant la superposition de deux synergies mais emploient plutôt des stratégies complexes variant d'un essai à l'autre. Parallèlement aux évaluations de la fonction motrice et de la spasticité, les mouvements complexes comme ceux impliquant la coordination du membre supérieur et de tronc pourraient avoir une utilité clinique dans le diagnostic de déficits moteurs reliés à une pathologie ou un traumatisme.

CHAPITRE III

3. CONSIDÉRATIONS TECHNIQUES ET EXPÉRIMENTALES

3.1 L'analyse de la coordination entre le membre supérieur et le tronc lors de tâches de pointage

3.1.1 Les sujets

Six hommes et 4 femmes âgés de 21 à 30 ans ont participé aux expériences réalisées dans le cadre de cette thèse. Préalablement, les sujets ont lu et signé un formulaire de consentement leur expliquant le déroulement de l'expérience. Ils étaient tous étudiants et aucun ne souffrait de désordres neurologiques. Tous les sujets étaient droitiers sauf un; pour ce sujet, les pointages ont tout de même été réalisés avec le bras droit suite à la vérification que les mouvements demandés lui apparaissaient confortables. Les sujets n'ont pas été informés des buts de l'étude.

3.1.2 Le montage expérimental

Les sujets étaient assis confortablement devant une table placée approximativement à la hauteur de la taille. La surface supérieure de la table était lisse et fabriquée de polymère rigide transparent (Lexan) dans laquelle des insertions étaient prévues pour recevoir les diodes infra-rouges servant de cibles. Les dimensions de la surface de la table était d'environ 120 par 150 cm, ce qui était amplement suffisant pour la réalisation des mouvements de pointages. Une section approximativement semi-circulaire était découpée sur un des longs côtés de la table. Les sujets étaient assis à l'intérieur de la section de telle façon à pouvoir utiliser les surfaces avoisinantes pour reposer leur bras entre les essais.

Lors des essais réalisés sans la vision, les sujets portaient des lunettes à cristal liquide qui étaient initialement contrôlées à l'aide d'un bouton presseur mécanique. Pour les fins de l'expérience, le bouton a été remplacé par un capteur de pression. Celui-ci était monté sur un côté vertical d'un petit cube de plastique fixé à la table à la position de départ de l'index de la main droite. Les sujets pouvaient voir à travers les lunettes lorsqu'ils appliquaient une légère pression sur le capteur avec le côté de l'index. Avant de réaliser un essai, les sujets soulevaient leur bras droit au-dessus de la table en maintenant la pression sur le capteur. L'initiation du mouvement de l'effecteur retirait cette pression, et les lunettes devenaient opaques en moins de 5 ms. L'absence totale de la vision sans pression sur le capteur a été vérifiée avant de commencer l'enregistrement des mouvements. Les sujets ne touchaient pas à la table à aucun moment de l'enregistrement, mais pouvaient déposer leur bras entre les essais. Ils ne recevaient aucune information quant à la précision de leur pointage.

3.1.3 Le système d'analyse tridimensionnel du mouvement

Les mouvements des sujets ont été enregistrés à l'aide du système d'analyse tridimensionnel du mouvement Optotrak (modèle 3010; Northern Digital, Waterloo, Ontario). Ce système est constitué d'un système d'acquisition des données, de marqueurs émetteur de lumière infra-rouge et d'une barre horizontale comprenant 3 caméras qui, dans le cas présent, était fixée au mur à une hauteur d'environ 2.5 mètres. Le système enregistre la position tridimensionnelle des marqueurs avec une précision d'environ 0,1 mm. L'origine du système de coordonnées cartésiennes étant située à l'intérieur de la barre de caméras, les coordonnées brutes des marqueurs ont été transformées par une rotation et une translation afin que l'origine du système de coordonnées coïncide avec la position initiale de l'effecteur au niveau de la surface de la table.

Les coordonnées du membre supérieur et du tronc ont été enregistrées à l'aide de six marqueurs placés sur l'ongle de l'index de la main droite (l'effecteur), le styloïde du

cubitus droit (le poignet), l'épicondyle latéral de l'humérus droit (le coude), l'acromion droite et gauche (épaules droites et gauche), et la fourchette du sternum (le tronc). Les fils reliant les marqueurs au système d'acquisition n'entravaient pas les mouvements du bras. L'acquisition des positions des marqueurs a été réalisée à une fréquence de 200 Hz pendant 4 s, ce qui suffisait amplement à la réalisation d'un mouvement aller-retour de l'effecteur vers la cible. Si l'orientation d'un marqueur différait trop de celle pointant en direction des caméras, le marqueur pouvait disparaître du champ de vision des caméras. Ce phénomène était minimisé en s'assurant d'une bonne orientation des marqueurs face à la barre de caméras. En général, les essais ne comportaient que quelques séquences manquantes, et un programme d'interpolation linéaire était alors utilisé pour assurer la continuité des tracés des positions des marqueurs.

3.1.4 Protocole expérimental et analyse des données

Le protocole expérimental et l'analyse des données sont fournis aux sections 4.4.1 et 4.4.2. Il suffit ici de mentionner quelques détails n'apparaissant pas dans ces sections.

Les calculs des angles articulaires, de la vitesse de l'effecteur et du tronc, de la position finale au-dessus de la cible et de la séquence temporelle des mouvements ont été réalisés à l'aide de programmes écrits avec le logiciel Labview. Ce logiciel permet de réaliser facilement plusieurs calculs courants (moyenne et écart-type, produit vectoriel, calcul du vecteur unitaire, etc.) et d'appliquer des filtres aux données expérimentales (Butterworth, etc.). Dans le cas présent, un filtre passe-bas de 10 Hz a été utilisé.

L'angle de la hanche requis dans l'analyse par composantes principales ne pouvait pas être déterminé directement car aucun marqueur n'avait été placé à la hanche ou au genou. Même si des marqueurs avaient été placés sur ces articulations, leurs positions auraient été difficilement enregistrables. En effet, les sujets étaient assis face aux caméras; par conséquent, ces deux marqueurs auraient été obstrués par la table.

La méthode suivante a été utilisée pour calculer l'angle de la hanche. Pour chaque sujet, les tracés de la position du marqueur associé au mouvement du tronc ont été déterminés dans le plan sagittal pour 10 essais réalisés avec une flexion de la hanche. Ces tracés ont la forme d'arcs de cercle. Le tracé moyen fut estimé et l'origine du cercle sur lequel l'arc moyen était situé fut déterminée à l'aide d'un calcul géométrique simple (traçage de perpendiculaires aux extrémités de l'arc et calcul de la distance radiale jusqu'à leur intersection). Une fois le centre du cercle de rotation déterminé, l'angle de la hanche pouvait être calculé par la position du marqueur du tronc sur ce cercle. L'origine du cercle pouvait ne pas correspondre exactement à la position anatomique du centre de rotation de la hanche à cause du mouvement du fémur ou du bassin relativement à la peau des cuisses (qui reste en contact avec le siège) ou de mouvements dans les articulations le long de la colonne vertébrale. Malgré ces imprécisions, cette méthode fournissait des valeurs raisonnables d'angle de la hanche et ces valeurs étaient relativement semblables entre les sujets. Rappelons également que seules les variations angulaires étaient d'intérêt pour l'analyse par composantes principales, et non les valeurs absolues.

3.2 Le calcul des équations reliant les bras de levier, les longueurs musculaires et la configuration du membre supérieur

Dans cette étude, les données de la littérature ont été utilisées pour obtenir les équations exprimant les bras de levier et les longueurs musculaires en fonction des angles articulaires. Deux types de données ont été utilisées. Premièrement, les variations des bras de levier musculaires en fonction de la flexion/extension du coude, de la déviation radio/cubitale, et de la flexion/extension du poignet ont été recueillies pour 13 muscles uni et biarticulaires du membre supérieur. Aucune information concernant les variations des bras de levier des muscles du membre supérieur en fonction de la flexion/extension de l'épaule dans un plan horizontal n'a pu être trouvée dans la littérature. Deuxièmement, les longueurs de ces 13 muscles pour une position anatomique fixe ont été obtenues d'une référence biomécanique (Seireg et Arvikar, 1989). Ces longueurs représentaient la valeur

longueurs représentaient la valeur constante des équations reliant les longueurs musculaires à la configuration du membre supérieur.

Les équations reliant les bras de levier musculaires aux valeurs des angles du coude et du poignet ont été obtenues par interpolation des données recueillies dans la littérature à l'aide de la fonction Polyfit du logiciel Matlab. Le degré de la fonction d'interpolation était augmenté jusqu'à l'obtention d'un coefficient de détermination (R^2) égal ou supérieur à 0.99.

Une équation reliant la longueur d'un muscle à la configuration du membre supérieur dans le plan horizontal était alors construite à l'aide de la somme de la partie constante de la longueur musculaire et d'une quantité variable formée du produit des bras de levier par la position angulaire des articulations traversées par le muscle.

CHAPITRE IV

4. ARTICLE #1: LA SUPERPOSITION D'UNITÉS INDÉPENDANTES DE COORDINATION LORS DE MOUVEMENTS DE POINTAGE IMPLIQUANT LE TRONC

4.1 Situation de l'article dans la thèse

Quelques études récentes de la coordination entre le bras et le tronc (Ma et Feldman, 1995; Saling et al., 1996; Stelmach et Wang, 1997) ont suggéré que des synergies, ces unités de coordination indépendantes les unes des autres, seraient utilisées dans le contrôle de mouvements comprenant un nombre redondant de degrés de liberté. Par exemple, la flexion du tronc peut être volontairement recrutée lors d'un mouvement de pointage même lorsque la cible est située suffisamment près du corps pour être atteinte par le seul mouvement d'articulations du membre supérieur. Pour intégrer cette nouvelle composante au mouvement sans affecter la performance de la tâche, le système nerveux peut solutionner le problème en choisissant de combiner deux synergies indépendantes: la première effectuant le déplacement de la main vers la cible et la seconde compensant l'effet du mouvement du tronc sur la position de la main. Une troisième synergie associée à l'ouverture des doigts pourrait être ajoutée si la cible est constituée d'un objet devant être manipulé. De façon générale, l'utilisation de synergies reliées à des buts fonctionnels précis pourrait permettre de simplifier la coordination interarticulaire lors du recrutement de nouveaux degrés de liberté.

Dans les tâches de pointage n'impliquant que les articulations du membre supérieur, la vision est utilisée en combinaison avec l'information proprioceptive pour contrôler le mouvement (Rosetti et al., 1995). Dans des tâches plus complexes impliquant le recrutement du tronc, il demeure à savoir quelles sources d'information sensorielle sont

nécessaires à la coordination entre le tronc et le membre supérieur et, plus particulièrement, dans la subdivision du mouvement en synergies fonctionnelles indépendantes. Dans l'article qui suit, une première étape est franchie en investiguant si l'information visuelle est responsable de l'organisation de ces mouvements sous forme de synergies. Des études subséquentes sur des patients déafférentés ou présentant des déficits de l'appareil vestibulaire pourraient permettre d'examiner le rôle des autres modalités sensorielles dans cette coordination.

En demandant à des sujets de réaliser des mouvements de pointage impliquant le tronc avec et sans la présence de la vision, la contribution du feedback visuel dans la compensation des effets du mouvement du tronc sur la direction de pointage est estimée. Dans les essais impliquant le tronc, les caractéristiques cinématiques des mouvements réalisés avec et sans feedback visuel sont comparées afin d'estimer le gain de la synergie compensatrice. L'organisation temporelle des synergies de pointage et compensatrice est également étudiée.

En plus de l'analyse de la trajectoire de l'effecteur, cet article examine comment le recrutement d'un nouveau degré de liberté, la flexion/extension du tronc, modifie la coordination interarticulaire. Une méthode statistique, l'analyse par composantes principales (« principal component analysis »; Johnson et Wichern, 1992), est utilisée afin de vérifier l'hypothèse de l'existence de relations linéaires entre les divers degrés de liberté impliqués dans les synergies. Dans le cas présent, la méthode comprend l'analyse des variations des angles du coude, de l'épaule et de la hanche lors de tâches de pointage. De façon plus générale, cette méthode peut comprendre l'analyse des n degrés de liberté recrutés pendant le mouvement.

**SUPERPOSITION OF INDEPENDENT UNITS OF COORDINATION
DURING POINTING MOVEMENTS INVOLVING THE TRUNK**

Pascale Pigeon¹, L'Hocine Yahia¹, Arnold B. Mitnitski¹⁻² and Anatol G. Feldman¹⁻²

¹Institut de génie biomédical, École Polytechnique de Montréal, and Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, H3C 3A7

²Centre de Recherche, Institut de Réadaptation de Montréal, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, H3S 2J4

Soumis pour publication à Experimental Brain Research, août 1997

Key words: Motor control - Interjoint coordination - Redundancy problem -Body configuration - Principal components analysis

Address correspondence to:

Pascale Pigeon, Institut de génie biomédical, Ecole Polytechnique de Montréal, C.P. 6079, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3A7

Tel: (514)-340-4711, ext. 4968. Fax: (514)-340-4611. E-mail: pigeon@grbb.polymtl.ca

4.2 Abstract

Previous studies addressing the problem of redundancy in the control of multiple degrees of freedom have examined the influence of trunk movement on arm reaching movements. It was suggested that these movements are controlled by two functionally independent synergies: one producing the arm endpoint trajectory to the target (the reaching synergy), and the other coordinating trunk and arm movements leaving the endpoint unchanged (the compensatory synergy). The question of whether or not this functional subdivision depends on visual feedback during movement was addressed in the present study. Seating subjects produced fast, uncorrected arm movements to an ipsi- or a contralateral target (situated at $\pm 45^\circ$ to the sagittal midline of the trunk). Targets could be reached using the arm alone (control trials) or also involving a forward or backward trunk motion produced by hip flexion or extension (test trials), with or without visual feedback. In control trials without visual feedback, the endpoint moved in a direction which was usually different from that in control trials with visual feedback. In both visual conditions, the direction of the endpoint trajectory observed in control trials was generally preserved in test trials, when the trunk was involved. Even in the absence of vision, the trunk movement was initiated before the onset of and outlasted the endpoint shift, indicating that the potential influence of the trunk on the endpoint movement was compensated by elbow and shoulder rotations. For the same target, changes in the elbow angle associated with two opposite directions of trunk movements (forward and backward) were of comparable amplitudes and opposite, implying similar although contradirectional control mechanisms underlying the arm-trunk compensatory synergy. Taken together, our data support the hypothesis that, even in the absence of vision during movement, the nervous system employs superposition of independent synergies as a way to simplify the coordination of a redundant number of degrees of freedom. Principal component analysis was used to evaluate the hypothesis that the relationship between elbow, shoulder and hip joint angles in individual arm and combined arm-trunk movements can be considered linear. The results showed that these relationships may be considered linear only to a first

approximation, implying that they are not fixed but adjusted according to the changing arm geometry.

4.3 Introduction

Theoretically, pointing movements may result from a vector central command changing the arm configuration in such a way that the endpoint moves in a desired direction (Flanagan et al. 1993; de Graaf et al. 1996; Feldman and Levin 1995; Jeannerod 1988; Rosetti et al. 1995; Vindras and Viviani 1997). If the trunk is involved in pointing movements, its motion may be associated with an additional control vector also shifting the arm endpoint in the direction of trunk motion. When the endpoint directions produced by the arm and trunk movements are different (Figure 4.1A), errors not only in distance but also in direction may occur. To avoid these errors, control systems may appropriately change the arm movement direction and distance. Alternatively, the influence of trunk motion on the endpoint may be compensated by appropriate changes in arm joint angles so that the original control vector dealing with the endpoint shift remains the same. In recent studies of pointing and grasping movements, the trajectory of the endpoint remained the same regardless of trunk movement (Ma and Feldman 1995; Kaminski et al. 1995; Saling et al. 1996). The most common finding in these studies was that the trunk movement outlasted the endpoint shift, indicating that the potential influence of the trunk on the endpoint movement was neutralized by appropriate modifications in the elbow and shoulder angles during pointing. These and other studies are consistent with the hypothesis on the existence of synergies defined as units of coordination of different degrees of freedom (DFs) fulfilling specific functional goals (see also Bernstein 1967; Gurfinkel et al. 1971; Turvey 1990; Discussion).

The previous studies of pointing and grasping movements made it feasible to distinguish between three synergies. The first is the reaching synergy involving only arm joints (functional goal: shifting the endpoint in the desired direction). The second is the

compensatory arm-trunk synergy (the functional goal: to neutralize the potential influence of additional DFs on the shift in the endpoint position). The third is the grasp synergy observed in prehension movements by Saling et al. (1996) (the functional goal: to prepare the hand aperture for grasping an object).

The decomposition of control processes into components or synergies has several attractive features. In particular, by combining different synergies, the system may produce actions associated with several functional goals arising before or during the movement. Correspondingly, different synergies may be produced sequentially or simultaneously (superposition) (Adamovich et al. 1994; Ma and Feldman 1995; Saling et al. 1996; Stelmach and Wang 1997). Combining functionally different synergies, the system may incorporate new DFs and simultaneously preserve the movement precision using the central commands utilized before the new DFs were added.

In previous studies (Kaminski et al. 1995; Ma and Feldman 1995; Saling et al. 1996) subjects produced movements with visual feedback. In the present study, we verified the possibility that visual feedback during pointing movements may be responsible for the subdivision of the control processes into independent components. We also investigated, using principal component analysis (Johnson and Wichern 1992), whether the relationships between DFs within each synergy can be considered linear and thus represented by constant vectors in joint space. Preliminary results have been published in abstract form (Pigeon et al. 1997).

4.4 Materials and Methods

4.4.1 Experimental procedures

Students (n=10) participated in the study after signing consent forms approved by the local Ethics Committee. They sat on a stool with their right (dominant) arm on a table

(height 80 cm). Subjects wore liquid crystal glasses controlled by a pressure-sensitive switch. This switch was mounted on a side of a small plastic box affixed to the table at a distance of 20 cm from the midline of the chest and served as the near target. Subjects were seated in a semi-circular cut-out section of the table so that when their arm was in the initial position, the elbow was flexed at 60-90° and their shoulder was in approximately 70° flexion and abduction. Two light-emitting diodes (LEDs) inlaid in the surface of the table at distances of 354 mm from the near target and at $\pm 45^\circ$ angles to the sagittal midline of the trunk were used as far targets. In response to a preparatory signal, subjects lifted their arm 1-2 cm above the table. To keep the glasses transparent, they continued to lightly touch the switch with the side of their index fingertip (the arm endpoint). In response to an auditory signal, subjects moved the arm endpoint as fast as possible to a position above the far target without touching the surface of the table. Once subjects initiated the motion and released the switch, the glasses became opaque and both the arm and target were invisible. Subjects were instructed not to make movement corrections. Similar paradigm in which the switch was not used yielded similar results (Archambault, Pigeon, Feldman and Levin, submitted).

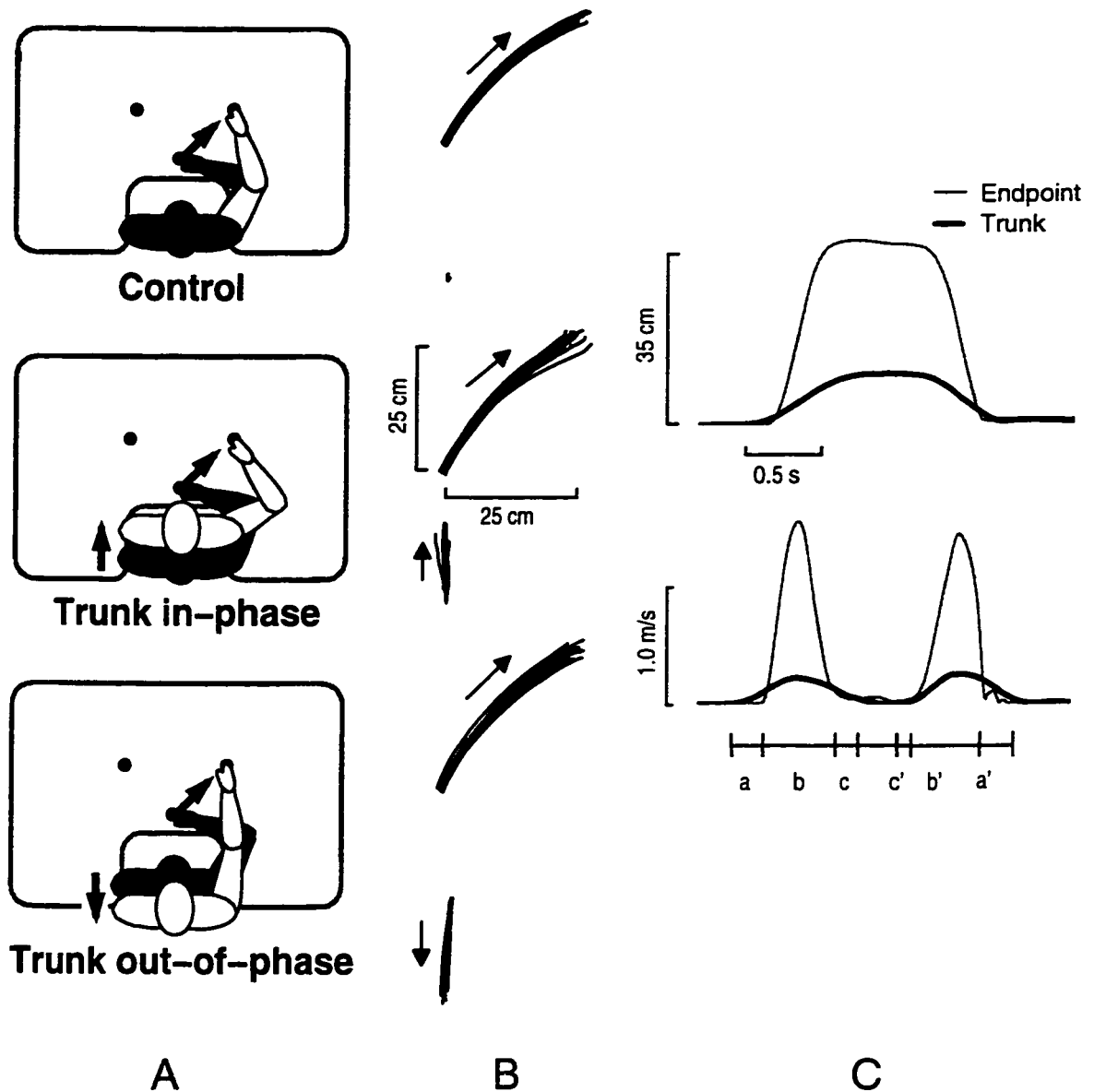


Figure 4.1 Trajectories and tangential velocities of the arm endpoint and trunk in the absence of vision. A: Experimental paradigm for arm pointing movements in control (no motion of the trunk; upper panel) and two types of test trials (with forward and backward movements of the trunk; middle and bottom panels respectively); filled dots: ipsi- and contralateral targets. B: Trajectories of the arm endpoint and trunk during 10 control (upper panel) and two types of test movements (10 trials of each type; middle and bottom panels) to the ipsilateral target as in A; diagonal and vertical arrows show the direction of

the endpoint and trunk movement respectively. C: The movement distance for the endpoint and trunk (upper panel) and tangential velocities (bottom panel) in a movement as in B with in-phase trunk coordination; a, b and c are the phases of movement at which the trunk either moved alone (a, c) or simultaneously (b) with the endpoint; c', b', and a' mark similar phases for the backward movement to the initial position.

The experiment was divided into 8 blocks (20 trials in each). In each block, the trunk was motionless in 10 control trials (Figure 4.1A, top panel) and in the subsequent 10 test trials, the arm and trunk movement were combined. In one type of test trials ("in-phase" coordination), the movement to a far target was combined with a forward sagittal motion of the trunk produced by a hip flexion (Figure 4.1A, middle panel). After a holding period of 200-500 ms, the arm returned while the trunk moved backward. In the other trials ("out-of-phase" coordination), the directions of the trunk movement were reversed (Figure 4.1A, bottom panel). Note there was an angle of 45° between the directions of the endpoint and trunk movements. Prior to each block, subjects were told whether to point to the ipsilateral or contralateral target and what type of trunk motion (or no motion) to produce. Vision conditions (full vision before and during or only before the movement onset) were also varied. The sequence of 8 blocks characterized by different conditions (ipsi/contralateral target, vision/no vision, in-/out-of-phase trunk motion) was randomized.

4.4.2 Data collection and analysis

Three-dimensional kinematic data were recorded at 200 Hz with the Optotrak motion analysis system (3 cameras) by infrared LEDs placed on the tip of the index finger (the endpoint), wrist (styloid process of ulna), elbow (lateral epicondyle), both shoulders (acromion process) and sternum (sternal notch).

The direction of endpoint trajectory was computed for each discrete movement to the far target as the angle between the line joining the start and end positions of the endpoint and

a frontal horizontal line. The shape of the trajectory was estimated by the index of curvature - the ratio of the actual length of the endpoint trajectory to the shortest distance between the initial and final positions of the endpoint. Thus, for an ideal straight line the index of curvature is 1, and for a semi-circle, the index is 1.57. The index of curvature is a measure related to the more commonly used maximal perpendicular distance between the ideal straight line and the actual trajectory. This index was preferred since in some movements (see Figure 4.2A and C), trajectories could be S-shaped instead of arched, thus intersecting with the ideal straight line. Repeated measures analyses of variance (ANOVAs) were performed for the index of curvature and movement direction to assess the effect of trunk motion, with and without vision.

The position coordinates of the endpoint and sternal notch markers were used to compute the endpoint and trunk tangential velocity profiles (5-point differentiation algorithm). A 10% peak velocity threshold was used to determine the onset and offset of the endpoint and trunk movements to and from the targets. These data were used to study the sequence of the endpoint and trunk recruitment in pointing movements.

Vectors joining the endpoint, wrist and elbow were determined using the coordinates of appropriate IRED markers. The wrist and elbow angles were computed based on the dot products of appropriate vectors. The shoulder angle was measured as the angle between the vector defined by the right and left shoulder markers and the vector parallel to the humerus. This angle could be affected by shoulder protraction/retraction. Therefore, the quantitative analysis of interjoint coordination (the principal component analysis, see below) was based on trials in which this component was absent (Figure 4.2B). Ulnar deviation, elbow extension, shoulder abduction and hip flexion were considered positive (180° for a fully extended elbow and abducted shoulder; 0° for a wrist in a neutral position and the trunk in an upright position while sitting).

Two methods were used to test the hypothesis on superposition of two synergies in arm-trunk coordination. One (the principal component analysis) was based on the assumption that the relationships between the joint angles are linear. In the other test, linearity was not required. Principal component (PC) analysis was performed for elbow, shoulder and hip angles (hip angle was computed from trunk displacement data) from control trials and test trials. PC analysis is a statistical method by which the number of DFs describing a system may be reduced to a few optimal linear combinations of variables which explain a maximal fraction of the variance present in the system (Johnson and Wichern 1992). This method has been used previously to study modifications in normal human gait synergies associated with obstacle avoidance (Mah et al. 1994) as well as the influence of modifications of sensory feedback on quadrupedal gait (Bishop et al. 1996). In this study, PC analysis was used to determine whether the reaching and compensatory synergies could be described, to a first approximation, as vectors in joint space. Moreover, it was hypothesized that the coordination of joints during combined arm and trunk motions could be described as a linear summation of these vectors. To test this hypothesis, the initial angular values were subtracted from the data to match the initial points of the raw trajectories (only angular variations associated with movements were thus considered). PC analysis was performed yielding the covariance matrix for elbow, shoulder and hip angles. Using this matrix, the largest eigenvalue and associated eigenvector (a unit vector located along the direction of greatest data variance) were determined. The reaching synergy was characterized by the direction of this eigenvector for control pointing movements and by the standard deviation of the data along the vector (i.e. the square root of its eigenvalue). The data recorded during trunk motion after the end of endpoint motion were used to identify a second vector associated with the compensatory synergy (see Results). The vector associated with combined movements was found using data recorded during simultaneous trunk and endpoint motions to the same target. Subtracting the reaching synergy vector from the combined vector resulted in a residual vector which was compared to the compensatory synergy vector. The discrepancy between these 2

vectors gives us an estimate of the error arising from the assumption of linearity in the system.

In the other test of the hypothesis on superposition, actual angular traces were used. Elbow angle curves during endpoint motion to the far target were normalized for the duration and averaged over 10 trials for each trunk motion condition. The mean of the elbow angles in two blocks of test trials (in- and out -of phase trunk motion) was compared with the mean joint angle in 20 control trials (trunk is motionless). The absolute value of the difference between the two mean curves was estimated at phases corresponding to 10, 50, and 90% of their total duration. The change in the coordination in time and the effect of vision were estimated for pointing to the two targets using 2-way repeated measures ANOVAs. This analysis was repeated for shoulder angles.

4.5 Results

4.5.1 Movement sequencing

The presence of a compensatory arm-trunk coordination becomes obvious from the analysis of the sequence of recruitment and de-recruitment of the trunk and the endpoint. For both visual conditions, the sequence was consistent with that found by Ma and Feldman (1995) for movements with vision. For example, for the ipsilateral target, the trunk began to move first while the position of the arm endpoint remained unchanged for about 70 ms (Figure 4.1C; segment a). This pattern was observed in all subjects for in-phase trunk movements to either target. For out-of-phase trunk movements, 2/10 subjects reversed the order of recruitment. Trunk and endpoint then moved simultaneously (Figure 4.1C; segment b). In all subjects, the trunk stopped moving in most trials 50-250 ms after the offset of the endpoint movement (segment c). In return movements from the far target back to the near target, the trunk was recruited about 50 ms before (segment c'), and outlasted the endpoint movement by about 250 ms (segment a'). The existence of phases

in which the trunk moved but the endpoint did not implies that the influence of the trunk movement on the endpoint was fully compensated by appropriate changes in arm joint angles. The sequence of recruitment of the trunk and endpoint movements to the contralateral target was similar but with shorter intervals.

In most cases, the endpoint peak velocity occurred about 20-200 ms before the trunk peak velocity, a finding consistent with the idea of two independent units of coordination.

4.5.2 Endpoint trajectories

Pointing trajectories were generally not straight in movements to both targets (Figure 4.1B, Figure 4.2). With vision, the index of curvature remained the same regardless of trunk motion for pointing to either target. For 6 subjects, the index of curvature of control trials was greater when pointing was performed without vision ($F_{1,9} > 5.74$, $p < 0.05$). Without vision, the index of curvature slightly increased ($< 1.4\%$) for movement to either target when out-of-phase trunk movements were made ($F_{2,18} = 8.27$, $p < 0.01$; Tukey HSD post-hoc test, $p < 0.01$).

Trunk movement trajectories defined by the displacement of the sternal marker were typically straight (Figure 4.2, s) but, contrary to the instruction, they deviated from the sagittal direction ($< 11^\circ$ for pointing to either target in most subjects; Figure 4.2).

Tangential velocity profiles of the endpoint and trunk were smooth and bell-shaped (Figure 4.1C, lower panel), in all experimental conditions.

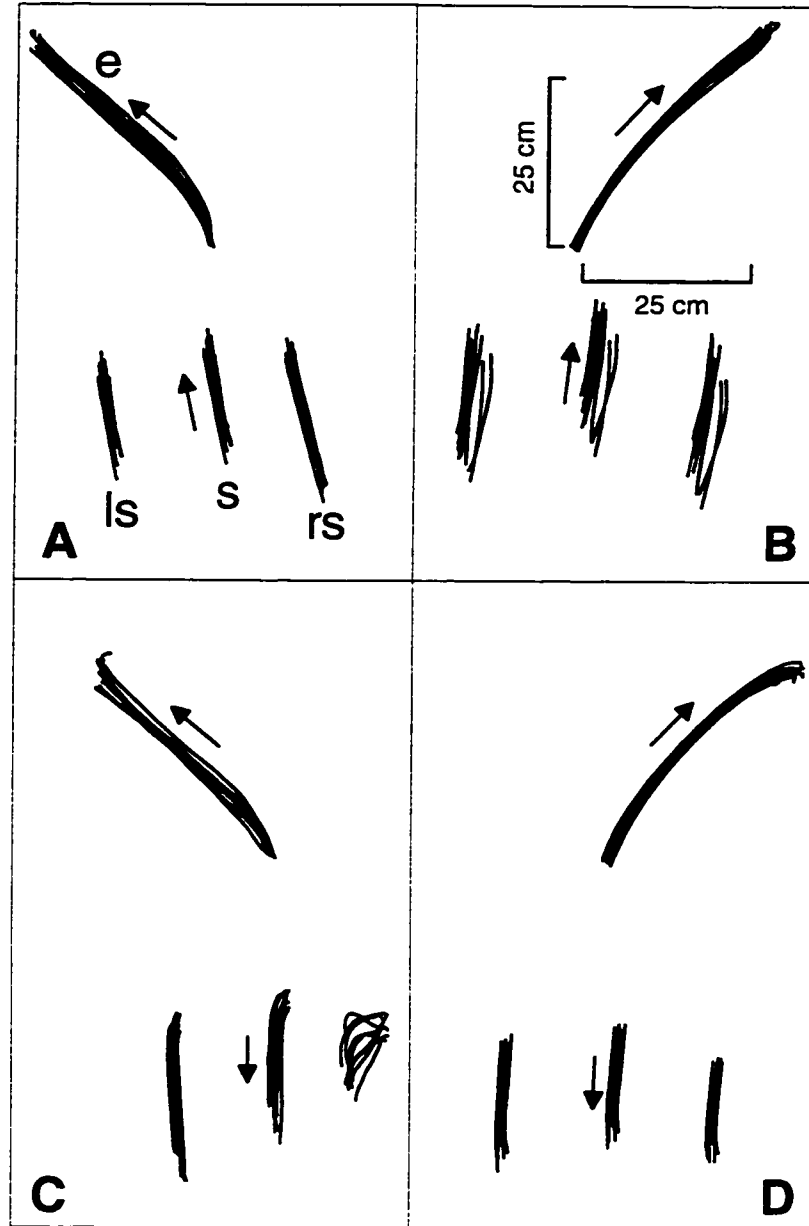


Figure 4.2 Trajectories of the arm endpoint (e) and trunk (s) in the absence of vision for movement to the contralateral (A, C) and ipsilateral target (B, D) for one subject. The directions of movements are shown by the upper arrow for the endpoint and by the lower arrow for the trunk. The lines without arrows are the trajectories of the left and right shoulder markers (ls, rs). Note that trunk trajectories could be deflected from a sagittal direction despite the instruction (A, B). In addition, the difference in terms of length (A, D) and shape (C) between the right trajectory and the other two in the same row in each panel is indicative of shoulder protraction especially noticeable in movements to the contralateral target (A, C).

Figure 4.3 shows the effect of trunk motion on the pointing direction in movements with and without visual feedback. In the presence of vision (upper panels), the direction of the endpoint movement was only minimally affected by trunk motion, typically, by $< 1^\circ$ (compare black bars for control trials with gray and open bars for test trials). The trunk effect was minor regardless of the target position (compare upper left and right panels). When vision was blocked (Figure 4.3, lower panels), for control trials, the majority of subjects pointed in a direction (black bars) significantly different from the actual direction to the targets (dashed vertical lines). These directional changes were different for different subjects and varied with the target position (Figure 4.3, compare lower left and right panels). Interestingly, in the majority of subjects, the movement directions in trials with trunk motion (gray and open bars taken together) were related to the new direction specified in control trials. The deflection from the new direction under the influence of trunk movement was typically less than 3° . For the ipsilateral target, the movement direction in trials with in- and out-of-phase trunk movements generally became more medial or lateral, respectively, than in control trials. For the contralateral target, the directional changes were less systematic for the group (Figure 4.3, lower left panel).

Based on simple geometrical computations we estimated that, if the effect of trunk motion on the endpoint was not compensated, the pointing direction would change by about 11 or 21° for in-phase and out-of-phase trunk movements respectively. The experimental changes in the direction (about 1° with and 3° without visual feedback) suggest that the directional effect of trunk involvement was substantially compensated. The gain (G) of the compensatory arm-trunk coordination can be defined as 1 minus the ratio of the measured directional error to the computed geometrical error when no compensation occurred. Thus, $G > 1 - 1/11 = .91$ in trials with visual feedback and $G > 1 - 3/11 = .73$ in the absence of visual feedback.

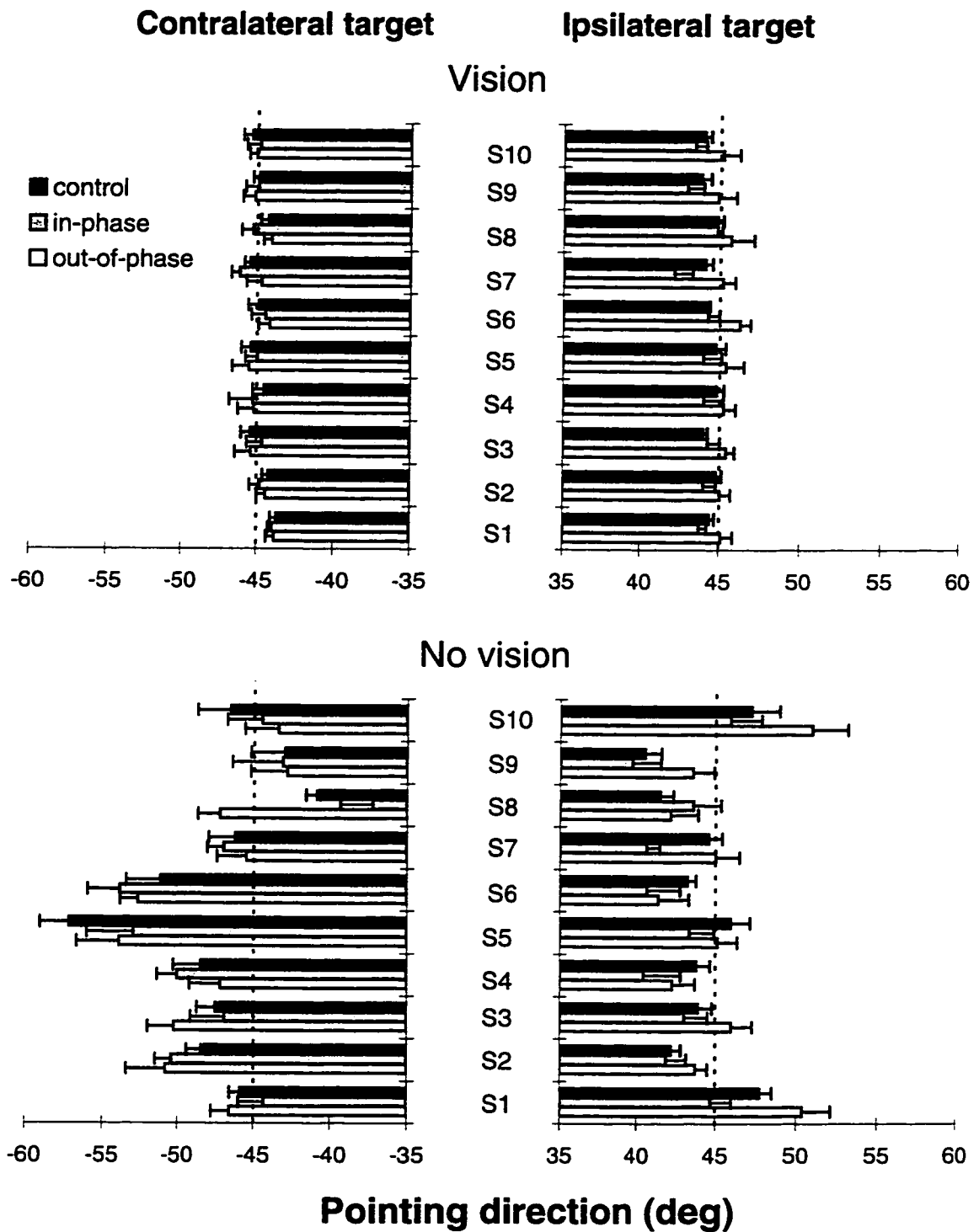


Figure 4.3 Mean pointing directions for movements to ipsi- or contralateral targets for 10 subjects (S1-S10). Dashed vertical lines: the angular directions to the targets (+ or -45°). Error bars: standard deviations.

4.5.3 Interjoint coordination

Movement to the ipsilateral target was produced mainly by elbow joint rotations for control and out-of-phase trials (mean excursion 42° and 77° for the elbow versus 6° and 20° for the shoulder, respectively) while in-phase movements were produced by almost equal elbow and shoulder excursions (20° and 23° respectively). Contralateral pointing movements required greater joint excursions (62° , 38° and 85° for the elbow compared to 51° , 43° and 49° for the shoulder). In all trials, only small wrist rotations were produced (typically $<9^\circ$). Most subjects protracted the shoulder during movements to the contralateral target and 5 out of 10 subjects used shoulder protraction during movement to the ipsilateral target. Shoulder protraction was obvious from the difference in the distance traveled by the right shoulder marker compared to the left shoulder and sternal markers (Figure 4.2A and D) or from the difference in the patterns of the trajectories of these markers (Figure 4.2C).

The shoulder/elbow coordination substantially changed depending on the trunk movement direction. This was especially obvious for movements to the ipsilateral target (Figure 4.4, right bottom panel). In this case, the slope of the shoulder/elbow graphs changed from a positive to a negative value when the trunk movement direction was changed from in- to out-of-phase. For movements to the contralateral target, the slope was negative for control and test trials and increased when the in-phase trunk movement direction was changed to out-of-phase (Figure 4.4, left bottom panel).

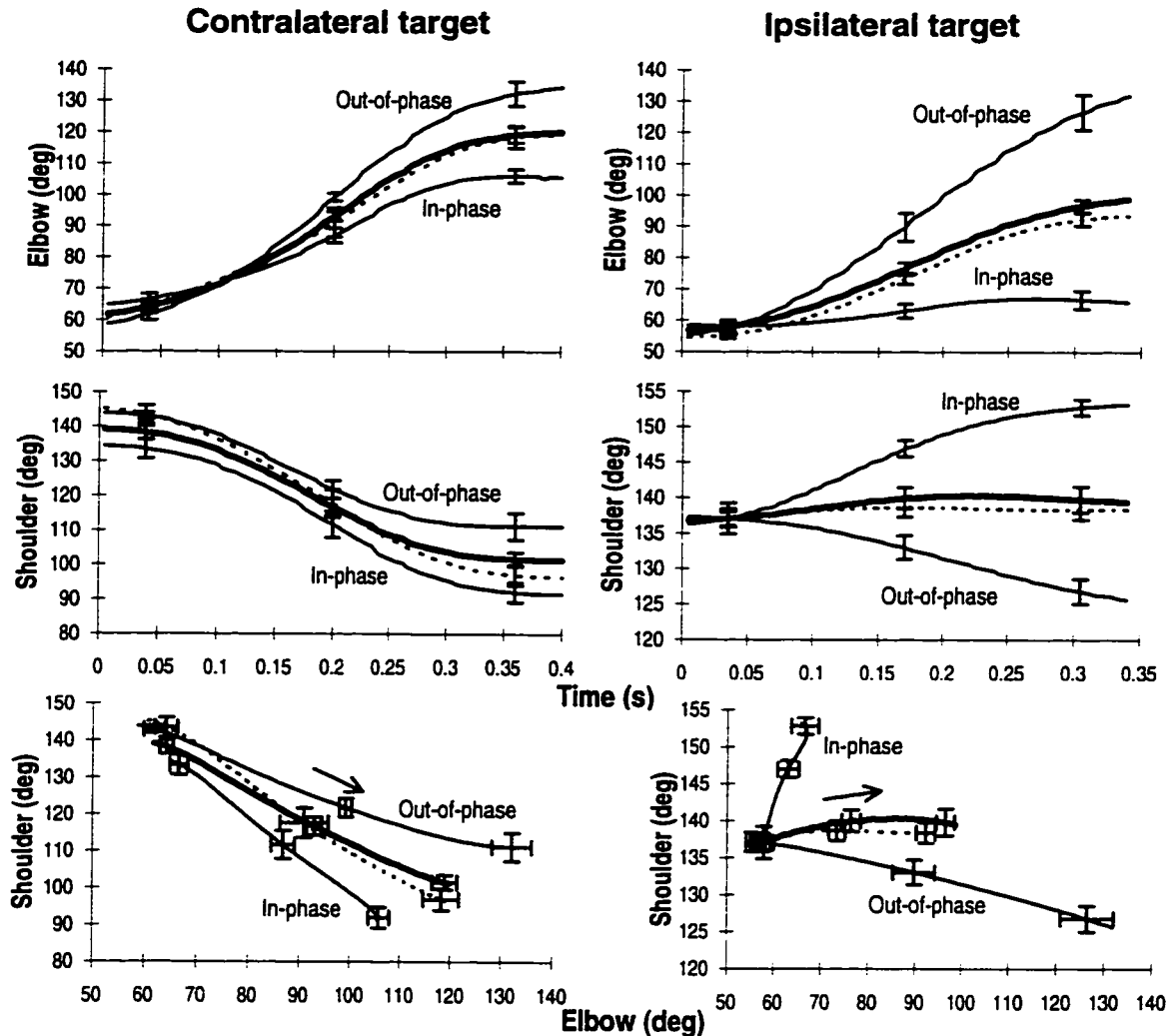


Figure 4.4 Averaged elbow and shoulder angles during pointing movements to the ipsilateral target with vision (right panels) or contralateral target without vision (left panels) in control movements without the trunk (dashed curve) and two types of test trials involving the trunk in 2 subjects (In-phase and Out-of-phase curves). Thick curves: the mean of the In- and Out-of-phase traces in each panel (compare with control curves, dashed). Vertical and horizontal bars: standard deviations at 10, 50, and 90% of the curve duration. Shoulder-elbow plots (bottom panels) show changes in the arm configuration during endpoint movement. Arrows indicate the movement direction.

Trunk movements substantially influenced individual joint angles during motion of the endpoint to the far targets (e.g. Figure 4.4, four upper panels). The discrepancy increased with time during the movement up to about 25° for movement to the ipsilateral target (2 top right panels). In contrast, the discrepancy between the angles obtained in control trials and the mean value of angles recorded in both types of test trials (in- and out-of-phase trunk movements) was much lower (compare dashed and thick solid curves in Figure 4.4). For the group, the increase in the difference was less than 2° for each joint and was significant only for pointings to the ipsilateral target ($F_{2,18} > 10.81$, $p < 0.001$; Tukey HSD post-hoc test, $p < 0.01$). The analysis at the level of individual joints did not reveal any significant effect of visual conditions ($p > 0.05$).

To minimize possible error, the PC analysis was made only for 5 subjects who made movements without shoulder protraction, observed in movements to the ipsilateral target. For control trials (no trunk motion), PC analysis yielded vector **A** in the elbow/shoulder angular plane associated with the reaching synergy (Fig. 4.5, upper panel). The interjoint coordination described by this vector explained more than 99% of total data variance. The data from trials with trunk motion (segment b in Figure 4.1C) were used to identify the vector **B** (Figure 4.5, middle panel) describing the coordination during simultaneous movements of the trunk and endpoint. This vector explained, on average, more than 94% of data variance. Segment c (Figure 4.1C) in trials in which the trunk moved while the endpoint was motionless at the far target yielded vector **C** associated with a compensatory synergy explaining, on average, more than 93% of variance. Some c segments (Figure 4.1C) were of short duration resulting in unreliable computation of **C** vectors. Therefore, the computations of **C** vectors were made for those blocks of 10 trials in which the duration of c segments was >50 ms in at least 5 trials with the resulting vector explaining $>85\%$ of data variance. Vector **B-A** was then compared with vector **C** (Figure 4.5, bottom panel).

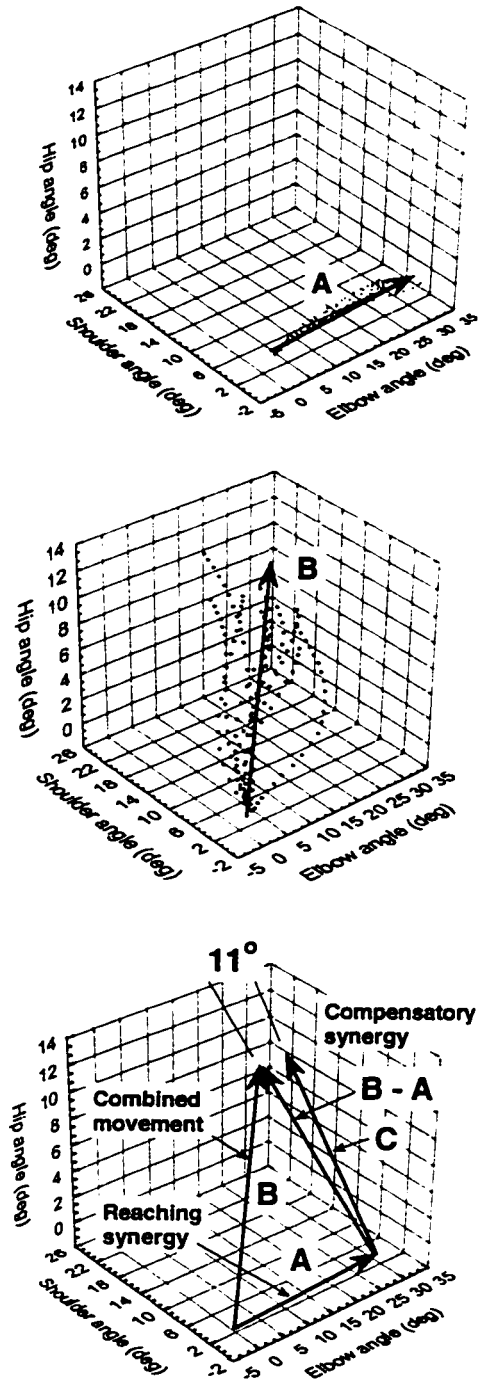


Figure 4.5 Principle components analysis in joint space. Raw trajectories (dotted curves) are shown with vectors (A, B, C) of first principal components for pointing movements to the ipsilateral target without vision. Vector A (upper panel) characterizing the reaching synergy is located in the elbow/shoulder angle plane due to the absence of hip rotation and trunk motion. Vector B (middle panel) characterizes the combined movement in all

three joints. Vector **C** (bottom panel) is associated with the compensatory synergy when the trunk moved after the endpoint stopped. Vector **B-A** represents the same synergy during the combined arm and trunk movements. The discrepancy between vectors **B-A** and **C** (11° for this subject, S6, for pointing with in-phase trunk motion) is an estimate of the error in the approximation of interjoint coordination by linear relationships.

The mean angular difference between the compensatory synergy vectors (**B-A** and **C**) could be less than 4° but more typically was between 10 and 15° (Figure 4.6).

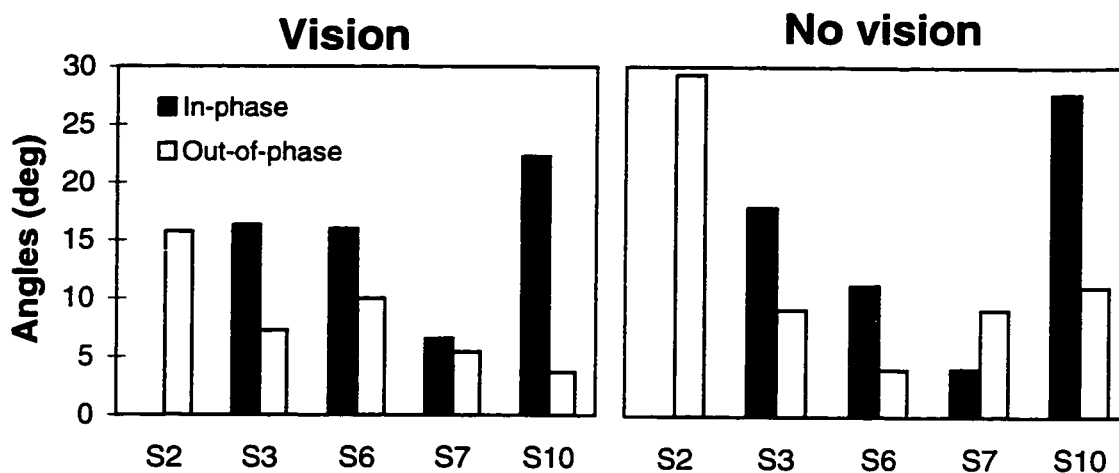


Figure 4.6 The discrepancies between two vector representations of the compensatory synergy (**B-A** and **C** in Figure 4.5) for different subjects and different conditions. Some columns (for subject S2) are missing for the cases in which the PC analysis could not be made in a reliable way.

4.6 Discussion

4.6.1 Afferent systems in pointing movements

The present data show that the shape and the direction of the endpoint trajectory were affected by trunk motion only in a minor way not only in the presence of vision as has been previously observed (Ma and Feldman 1995; Kaminski et al. 1995, Saling et al, 1996; Stelmach & Wang 1997) but also in the absence of vision during movement. In control trials without visual feedback, the endpoint moved in a direction which was usually different from that in control trials with visual feedback. For the majority of subjects, the movement directions in trials with trunk motion in the absence of visual feedback were related to the new direction specified in control trials (Figure 4.3, lower panels). The recruitment of the trunk prior to the onset and de-recruitment after the offset of movement of the endpoint was also preserved in the absence of vision. For the same target, changes in the elbow and shoulder angles associated with the two directions of trunk movement (forward and backward) were opposite but similar (Figure 4.4). Taken together, our data support the hypothesis that, even in the absence of vision during movement, the nervous system employs superposition of independent synergies as a way to simplify the coordination of a redundant number of DFs. The compensatory synergy is activated prior to and outlasts the reaching synergy (Figure 4.1C).

Note that visual feedback in the present experiments was terminated after the onset of the endpoint movement, not after the onset of the earlier trunk movement (see Methods). In other words, subjects had visual information about the target, the endpoint and trunk movement prior to the onset of endpoint movement. This information might be essential for planning the compensation of the effect of trunk motion on the endpoint trajectory. However, visual feedback was absent at the subsequent movement phases during which compensatory joint rotations were also observed - when the trunk and the endpoint movement were combined or the trunk moved alone after the endpoint shift. Indeed, our

data do not rule out the possibility that visual feedback before the movement onset might be essential for the specification of the arm-trunk compensatory synergy. It has been demonstrated that, in planning and execution of pointing movements not involving the trunk, not only visual information about the target and initial hand position before the movement onset but also proprioceptive information was essential (Rosetti et al. 1995; Rösblad 1997).

The most common finding in this and previous studies (Saling et al. 1996; Ma and Feldman 1995; Kaminski et al. 1995) is that the trunk movement outlasts the endpoint movement, despite substantial differences in the experimental paradigm. For example, in the present study, the trunk movement was not directed to the target: targets were located in the ipsilateral and contralateral workspace while the trunk moved in the sagittal plane. In Saling et al.'s experiment, trunk and endpoint movements were both directed to the target. Thus, compensatory joint rotations may be employed in different experimental conditions.

The principal component analysis was used to evaluate the hypothesis that the relationships between joint angles in individual arm and combined arm-trunk movements can be considered linear. By making the relationships linear, the system could minimize modifications of synergies to produce similar movements in different parts of the workspace despite substantial differences in the body geometries. In our analysis, only linear components of interjoint coordination were considered approximated by vectors in 3-dimensional joint space (elbow, shoulder and hip angles). We thus ignored small wrist movements. Movements of the trunk were basically considered as resulting from flexion or extension at the hip, although additional DFs along the spinal column were probably recruited. In addition, movements were sometimes performed with a protraction of the scapula, especially during backward movements of the trunk combined with the endpoint shift to the contralateral target. To diminish a potential error in computations, the principle component analysis was made only for the trials in which protraction was

practically absent. The percentage of explained variance (>93%) should be considered as an approximate estimation of the precision with which the relationships between different DFs in our experiments may be considered linear.

The principle components were identified as vectors **A**, **B**, **C** in joint space, for data recorded during control movements, combined arm and trunk movements, and trunk movements after the endpoint offset, respectively. Vector **C** represents the compensatory synergy after the end of the endpoint shift. Vector **B-A** represents the same synergy during the combined arm and trunk movements (Figure 4.5, bottom panel). The systematic discrepancy between the two vectors in terms of direction (mean about 13°) does not necessarily invalidate the principle of superposition of synergies. Rather, it implies that the relationships between joints in each synergy cannot be considered linear. As a consequence, these relationships may not be fixed but adjusted according to the changing nonlinear arm geometry. This adjustment may be based on the current proprioceptive feedback during movement.

Linearity was not required in testing of the superposition principle in Figure 4.4. Even though the relationships between joint angles within each synergy are nonlinear, the functional independency of synergies allows control systems to combine them as independent units (Figure 4.4) and thus utilize different coordinative patterns to perform the task at hand in a flexible way.

In the trials in which the trunk (and the head) moved, vestibular signals might provide inputs to motoneurons of shoulder and elbow muscles producing compensatory arm movements. In addition, proprioceptive information from all the muscles involved was likely also essential in the coordination of the arm and trunk movements. Further experimental analysis is necessary to estimate the relative role of visual information before the movement onset and vestibular and proprioceptive information during the movement in the compensation of trunk motion. The requirements for sensory

information may likely be different for different synergies. For instance, vestibular information may be only essential for the compensatory synergy, while the reaching synergy may rely solely on proprioceptive, and, if available, visual feedback, especially before the movement onset.

4.6.2 Comparison with the VOR

Our findings suggest that the arm-trunk coordination during reaching likely obeys rules similar to those in the eye-head coordination during a shift of the gaze. Such a coordination also has two functionally distinctive components: a saccade and the vestibulo-ocular reflex (VOR). The gain of the VOR usually equals 1 and thus nullifies the gaze shift elicited by the head rotation. In this sense, the VOR may correspond to the compensatory arm-trunk synergy while the saccade to the arm reaching synergy. The gain of the VOR may be attenuated when the gaze shift cannot be provided by eye movement alone (Johnson and Sharpe 1994). A similar control strategy may exist in arm-trunk coordination when the target is placed beyond the reach of the arm. In terms of the movement direction, our data show that even in pointing movements within arm's reach the compensation may be incomplete ($\text{gain} < 1$; see Results and Figure 4.3). Indeed, in movements to remote objects, the system should specify the gain of the compensatory synergy less than 1 in order to allow the trunk to contribute to movement of the endpoint. However, even in pointing movements to remote objects, a compensatory synergy with gain 1 can be used at the last phase when the endpoint has reached a final position and the trunk completes its motion.

4.6.3 Redundancy and Motor Equivalence

Theoretically, redundancy in DFs of the body makes it possible to select different interjoint coordinations and different endpoint trajectories to the same target, a phenomenon called motor equivalence (Lashley 1930; Bernstein 1967). For example, in their study of point-to-point movements involving the wrist, elbow and shoulder angles, Haggard et al. (1995) demonstrated that subjects made similar hand paths between two targets with different joint angles, suggesting that subjects did exploit the kinematic redundancy of the multi-joint arm in joint space. Similarly, in a pointing task during standing, arm joint angles vary while minimizing finger motion despite arm tremor and trunk sway (Morrison and Newell 1996). Subjects may also exploit motor equivalence by changing the arm endpoint trajectories depending on movement constraints (Desmurget et al., 1997). The validity of the concept of motor equivalence has also been demonstrated in speech production (Abbs and Gracco, 1984; Abbs et al. 1984), hammering movements (Bernstein 1935/1967), hand-eye-head movements (Carnahan and Marteniuk 1991), and in the wiping reflex in frogs *Rana temporaria* (Berkinblit et al. 1986), although not in frogs *Rana catesbiana* (Giszter et al. 1989). Indeed, the concept of motor equivalence does not exclude a conservative behavior producing stereotyped angular patterns when the context in which the movement is performed is reproducible (Feldman and Levin 1995). Such patterns have been demonstrated for different movements including automatic responses to stance perturbations (Nashner and Mc Collum 1985), pointing, grasping, throwing and eye movements (Flanders et al. 1992; Rosenbaum et al. 1995; Desmurget and Prablanc, 1997; Hore et al. 1992; Soechting and Lacquaniti 1983; Tweed and Vilis 1990). The capacity of subjects to produce different angular arm combinations for the same final position of the endpoint can be easily demonstrated by asking subjects to intentionally change the wrist angle (Koshland and Hasan 1994). In the present study, redundancy was also apparent in the changing coordination pattern during the movement (the individual trunk movement at the beginning, then combined trunk and endpoint movement and, again, individual trunk movement). The intentional recruitment of the

extra DFs associated with trunk movements influenced the values of the shoulder and elbow angles at the same final position of the endpoint (Figure 4.4; see also Saling et al. 1996). Thus, motor equivalence is a physiological phenomenon although not always explicitly observed in experiments made in stereotyped conditions. Our findings also suggest that the capacity to efficiently use different interjoint coordinations in pointing movements involving the trunk may not rely on current visual feedback.

4.6.4 Synergies: functionally independent units of action

As in our trajectory data, in prehensile tasks, kinematic parameters related to the grasp component were invariant regardless of whether the hand was delivered to the target by the arm only, the trunk only, or both (Saling et al. 1996; Stelmach and Wang 1997). The same data also suggest that, like in our movements, a combination of a compensatory and a reaching synergy was used. From our point of view, prehensile movements may be represented as a time-ordered sequence of three functionally independent components (the reaching, compensatory and grasp synergies). One may also suggest that the arm configuration related to the orientation of the object during grasping (Desmurget and Prablanc 1997) is planned and executed as an independent component coupled only temporarily with the other, transport components of movement according to a centrally specified sequence. The notion that movement may be represented as a time sequence of functionally independent components implies that the decision to produce a movement is primarily made in terms of the functional requirements associated with the motor task. This idea may likely be extended to postural stabilization during standing (Gurfinkel et al. 1971; Morrison and Newell 1996) or bending produced either intentionally, or in the framework of pointing movements (Lestienne and Gurfinkel 1988; Kaminski et al. 1992; Alexandrov et al. 1994; Crenna et al. 1987; Ramos and Stark 1990).

Despite the constraints imposed by a synergy, patterns of interjoint coordination may be flexible (see Figure 4.4). For example, the flexor reflex can be considered as a synergy

with the functional goal of retraction of the limb from the stimulus (Berkinblit et al. 1986). Mathematically, such a goal may be represented by a vector defining the direction of limb retraction in extrinsic space. Additional control parameters may influence the speed, duration, or amplitude of retraction. Parameters dealing with scaling of movement in terms of duration and amplitude may be common for different synergies and therefore are less specific determinants of synergies than functional goals.

The definition of synergies as functional units of interjoint coordination may be criticized based on the argument that the interjoint coordination or relationship between mechanical DFs cannot be specified independently by the nervous system. For example, a sudden external force applied to the arm during a movement may bring the arm to a new equilibrium configuration associated with a new position of the endpoint and new combination of joint angles, not predetermined by central commands (Weeks et al. 1995). This is reminiscent of Bernstein's notion that the relationship between central commands and the motor output is ambiguous (Bernstein 1935/1967). In other words, the nervous system may only predetermine the relationships between central commands indirectly influencing different DFs but not the relationships between DFs (joint angles) themselves. One can also say that central commands may only limit the set of possible configurations in joint space, never reducing them to a unique configuration. A specific configuration each time emerges from the dynamic interaction between the system's control, sensory and motor components and the environment represented by external forces, including gravity (Feldman and Levin 1995). In particular, such a central strategy may produce stereotyped patterns of interjoint coordination in movements made in stable external conditions.

In conclusion, our data show that even in the absence of vision during pointing movements, the influence of trunk movement on the endpoint is compensated by elbow and shoulder rotations. In addition, when the trunk is recruited, the movement direction is basically preserved by substantial modifications in the interjoint coordination. Our results

support the hypothesis on the existence of two functionally independent units of coordination during pointing movements involving the trunk.

4.7 Acknowledgments

This work was supported by grants from the MRC, NSERC and by a studentship to P.Pigeon from the Fonds pour la Formation des Chercheurs et l'Aide à la Recherche of Quebec. We thank Mindy Levin for the comments on the manuscript.

4.8 Conclusion

Dans cette étude, l'organisation temporelle du mouvement, la trajectoire de l'effecteur, et la coordination interarticulaire ont été analysées lors de tâches de pointage combinant un déplacement de l'effecteur vers une cible avec une flexion ou extension de la hanche. La comparaison des résultats obtenus dans les diverses conditions (avec ou sans feedback visuel, avec ou sans mouvement du tronc) a permis de tirer les conclusions suivantes.

D'abord, la synergie compensatrice est présente même en l'absence du feedback visuel, et son gain pourrait être sous le contrôle actif du système nerveux, à la manière du gain du réflexe vestibulo-oculaire. Deuxièmement, le recrutement d'un nouveau degré de liberté modifie considérablement la coordination interarticulaire du bras mais, au niveau d'une articulation individuelle, ces changements sont d'amplitude semblable pour des mouvements du tronc en direction opposées. Finalement, les coordinations entre les articulations au sein des synergies ne peuvent être considérées linéaires, mais les synergies elles-même pourraient être combinées par simple superposition.

Les études de tâches de pointage impliquant la manipulation d'un objet ont démontré que des changements dans les conditions de la tâche affectent différemment les composantes de préhension, de pointage et du mouvement du tronc (section 1.2.3.2). Ces résultats et ceux de l'article présenté ici suggèrent que le contrôle moteur pourrait être constitué d'une série de buts fonctionnels satisfaits par des synergies. Cette thèse n'avait pas pour but d'étudier la composante de la préhension, mais il serait intéressant dans une étude subséquente d'examiner comment une synergie responsable de l'ouverture des doigts (la synergie de préhension) est combinée aux synergies de pointage et compensatrice.

Le prochain article aborde de façon plus détaillée la question du contrôle du gain de la synergie compensatrice en examinant l'effet du recrutement du mouvement du tronc sur les erreurs de pointage et sur la variabilité en absence de la vision.

CHAPITRE V

5. ARTICLE #2: LA COORDINATION COMPENSATRICE ENTRE LE BRAS ET LE TRONC DANS LES MOUVEMENTS DE POINTAGE EST PRÉSERVÉE EN ABSENCE DE LA VISION

5.1 Situation de l'article dans la thèse

Le premier article a démontré qu'en l'absence de la vision, la synergie compensatrice qui annule la contribution du tronc au mouvement de l'effecteur est toujours fonctionnelle. Dans l'article qui suit, une analyse plus poussée examine l'impact du mouvement du tronc sur les variables caractérisant la position finale de l'effecteur au-dessus de la cible, soit les erreurs en termes de direction et d'amplitude et la variabilité des positions finales. À cause de limites d'espace, les résultats rapportés dans l'article ne concernent que la cible controlatérale. La section 7.3.1 fournit des résultats relativement aux mouvements vers la cible ipsilatérale.

Cet article examine plus en détails le contrôle du gain de la synergie compensatrice en analysant l'effet du changement de la direction du mouvement du tronc sur la direction, l'amplitude et la variabilité des positions finales. Pour les mouvements réalisés sans feedback visuel vers la cible controlatérale, les erreurs de direction et d'amplitude des essais avec recrutement du tronc ont été comparées aux erreurs enregistrées lors des mouvements contrôle. Pour examiner l'effet du tronc sur le patron de variabilité, des ellipses incluant en moyenne 95% des positions finales de l'effecteur ont été superposées aux données expérimentales. L'orientation et la forme de ces ellipses ont été calculées pour les diverses conditions afin d'évaluer statistiquement l'effet de la direction du mouvement du tronc sur la distribution des positions finales de l'effecteur.

**COMPENSATORY ARM-TRUNK COORDINATION IN POINTING
MOVEMENTS IS PRESERVED IN THE ABSENCE OF VISUAL FEEDBACK**

Pascale Pigeon¹ and Anatol G. Feldman¹⁻²

¹Institut de génie biomédical, École Polytechnique de Montréal and Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, H3C 3A7

²Centre de Recherche, Institut de Réadaptation de Montréal, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, H3S 2J4

Soumis pour publication à Brain Research, 9 octobre 1997

Keywords: vectorial representation of motion, reaching movements, arm-trunk coordination, confidence ellipses, motor control

Address correspondence to:

Pascale Pigeon, Institut de génie biomédical, Ecole Polytechnique de Montréal, C.P. 6079, Succursale Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3A7

Tel: (514)-340-4711, ext. 4968. Fax: (514)-340-4611. E-mail: pigeon@grbb.polymtl.ca

Fax: (514)-340-4611

e-mail: pigeon@grbb.polymtl.ca

5.2 Abstract

The distribution of final hand positions, the extent and direction of the hand trajectory, although dependent on visual conditions, were basically preserved when arm pointing was combined with trunk movement. The results imply that two functionally independent units of coordination are used in pointing regardless of visual feedback - one producing arm movement to the target (the reaching synergy) and the other coordinating trunk and arm movements diminishing the influence of the trunk on the arm endpoint trajectory (the compensatory synergy).

5.3 Introduction

This study addresses the problem of redundancy in motor control associated with the ability of the nervous system to use different combinations of degrees of freedom (DFs) of the body in achieving the same motor goal (Berkinblit et al., 1986; Bernstein, 1967; Desmurget and Prablanc, 1997; Turvey, 1990).

In previous studies focusing on this problem, arm pointing movements were combined with voluntary or involuntary trunk movements (Kaminski et al., 1995; Ma and Feldman, 1995; Saling et al., 1996). These studies made it feasible to distinguish between three functionally different units of coordinations (synergies) used in pointing. The first is the reaching synergy involving only arm joints (the functional goal: to change the arm configuration in order to move the endpoint in the desired direction). The second is the compensatory arm-trunk synergy (the functional goal: to neutralize the potential influence of additional DFs on the endpoint movement produced by the first synergy). The third is the grasp synergy (the functional goal: to prepare the hand aperture for grasping an object [Carnahan and McFadyen, 1996; Jeannerod, 1984; Saling et al., 1996]).

The present study focused on the first two units of coordination (the compensatory and reaching synergies) in pointing movements involving the trunk. The hypothesis was tested that the functional subdivision of the control processes into two synergies does not rely on visual feedback during pointing.

5.4 Methods

Subjects (10 students) sat on a stool before a table. They wore liquid crystal glasses controlled by a pressure-sensitive switch. Before the movement onset they slightly lifted their right (dominant) arm while touching the switch with the index finger (the arm endpoint), thus keeping the glasses transparent. In response to an auditory signal, they quickly moved the endpoint from the initial target located near the midline of the chest to a final target (a light-emitting diode inlaid in the contralateral surface of the table at a distance of 35 cm from the initial target and at a 45° angle to the sagittal midline of the trunk). Once the movement was initiated the glasses became opaque. After a holding period of 200-500 ms in the final position, the arm moved back. Subjects were instructed not to make corrections and were allowed to touch the surface of the table only after the arm returned to the initial position. Movement errors were not reported to subjects. Similar movements were produced with full visual feedback in each trial.

In 10 control trials, the arm movement was produced while the trunk was motionless (Figure 5.1). In the subsequent 10 test trials, the arm and trunk movement were combined. In the "in-phase" coordination (Figure 5.1, the bottom left panel), the arm movement to the final target was combined with a forward sagittal trunk motion (about 15 cm at the level of the shoulder) produced by a hip flexion and then an extension when the arm moved backward. In the "out-of-phase" coordination, the direction of the trunk movement was reversed (Figure 5.1, the bottom middle panel). The combination of 10

control and 10 test trials was repeated for different conditions (vision/no vision, in-/out-of-phase trunk motion) in a random order.

Infra-red light-emitting diodes were placed on the tip of the index finger and sternum notch to record the position of the arm endpoint and the trunk using a 3D motion analysis system (Optotrak; sampling rate 200 Hz).

The effect of trunk recruitment on the extent, direction and the distribution of endpoint positions was analyzed. Pointing extent was computed for each movement to the final target as the length of the line joining the start and the end position of the arm endpoint. Pointing direction was defined as the least angle between this line and a sagittal plane. Repeated measures analyses of variance (ANOVAs) were performed on pointing extent and direction to assess the effect of trunk motion (no motion, in-phase, out-of-phase).

The efficiency of the compensation of the trunk influence on the endpoint position was estimated by two coefficients or gains, one for the extent (G_e) and the other for the direction (G_d):

$$G_e = 1 - \frac{e}{e_m}; G_d = 1 - \frac{d}{d_m} \quad (1)$$

where e_m and d_m are the theoretical (maximal) errors in the movement extent and direction which would be observed if the trunk contribution to the endpoint displacement were not compensated by appropriate rotations in the arm joints; e and d are respective experimental errors associated with the trunk recruitment. The e_m and d_m were found based on simple geometrical computations. For example, in our experiments, the endpoint would be deflected by about 15 cm in sagittal direction if the effect of the trunk movement were not compensated. Geometrically, the change in the movement direction would be about 11° clockwise or 21° counterclockwise depending the direction of the

trunk movement. The error in the movement extent would be an overshoot of the target by 12 cm and undershoot by 8 cm, respectively.

To test whether the trunk recruitment could also affect the distribution of the final endpoint positions, 95% "equal frequency ellipses" were fitted to the endpoint distribution for each subject in each experimental condition (Sokal et Rohlf, 1981). The elongation of the ellipses was measured by the ratio of the lengths of the major and minor axes and their orientation by the angle between the major (principal) axis and the sagittal plane.

5.5 Results

Endpoint trajectories were generally curved and, in the absence of vision, were less smooth and more variable (Figure 5.1). In control trials (no trunk motion), the mean error in the movement direction was in the range $\pm 1^\circ$ for all subjects when vision was available and typically increased by absolute value for most subjects when vision was blocked. Thereby, the changes in the direction varied depending on the subject from -5 to 12° (Figure 5.2).

In the presence of vision, the error in the movement extent was in the range of ± 1 cm. In the absence of vision, subjects usually overshoot the target (by up to 10 cm; the mean overshoot for the group was about 4 cm; Figures 5.1 and 5.2).

The scatter of final endpoint positions was substantially greater in the absence of vision (Figure 5.3).

In control trials performed without vision and trunk motion, the final positions of endpoints usually covered an area not including the target (Figures 5.2 and 5.3) implying that subjects pointed to a new virtual rather than the actual target.

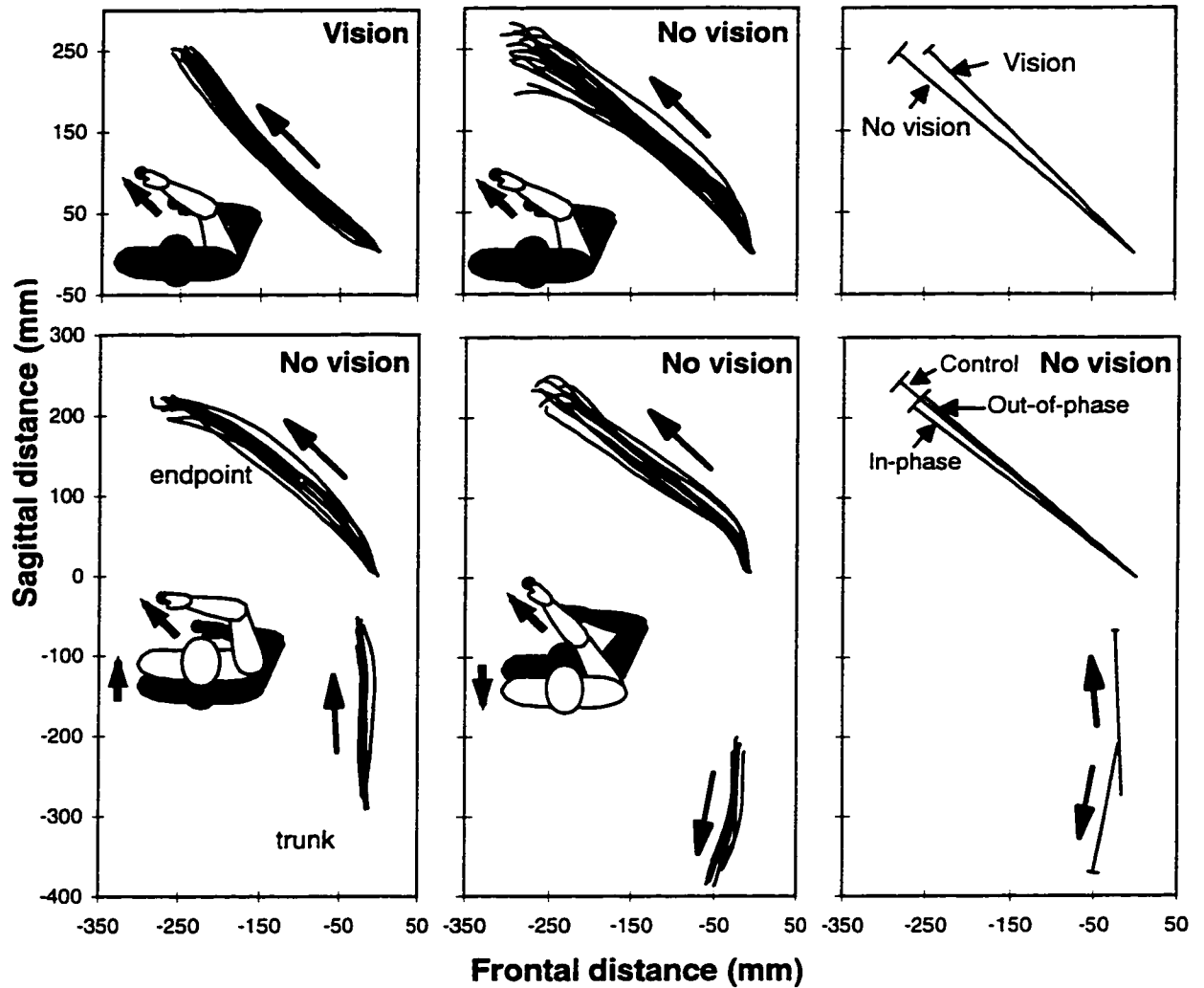


Figure 5.1 Endpoint trajectories (large diagonal arrows) in control trials (no trunk motion; two upper left panels) and test trials (two lower left panels; lower trajectories are for trunk motion; subject S4). The inserts illustrate the experimental paradigm. Upper right panel: mean (\pm SD) movement direction for control trials in two visual conditions. Lower right panel: mean (\pm SD) for test trials and for the control trials without vision.

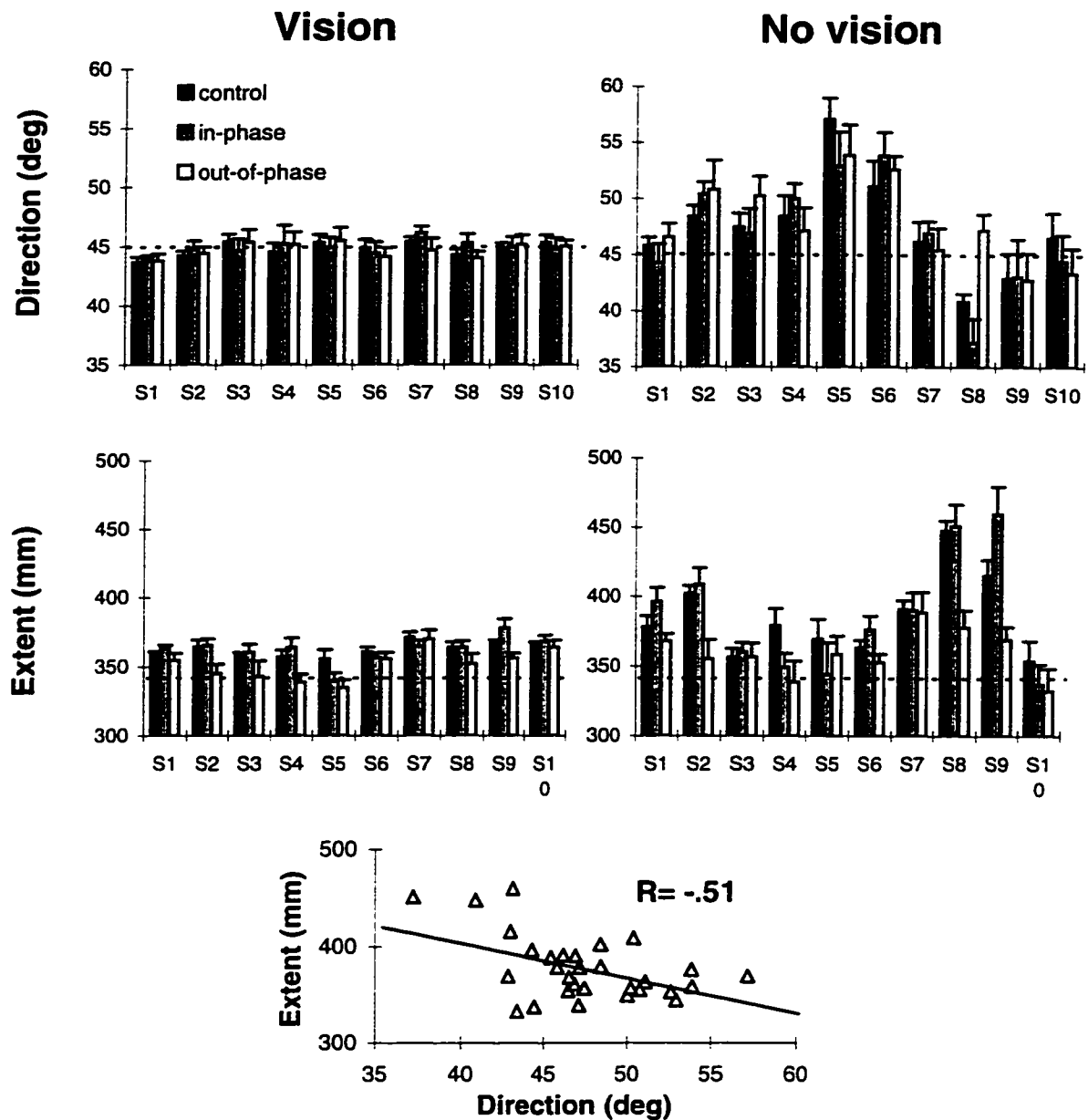


Figure 5.2 Mean (\pm SD) pointing directions and extents for different conditions. Horizontal dashed lines: pointing direction and extent to the target. Bottom panel: the correlation between the mean movement direction and extent for control and test trials without vision for all subjects.

When vision was available, the direction and extent of the movement were affected by trunk motion in a minimal way (typically, by less than 1° and 1.5 cm, respectively; Figure 5.2).

When vision was blocked and the trunk was recruited, the direction and extent values in in- and out-of-phase trials for many subjects were centered around the values associated with the pointing to the virtual target without vision, rather than to the actual target (Figure 5.2). When trunk motion direction was changed from in- to out-of-phase, a clockwise change in movement direction was observed in a half and a counterclockwise change in the other half of subjects but all subjects except one produced movements with a shorter extent. Thus, changing the direction of trunk motion had a more systematic effect on the pointing extent than direction. However, there was a small, although significant negative correlation between the direction and extent across subjects ($r = -0.51$, $p < .01$; Figure 5.2).

When vision was blocked, the direction and extent generally deviated less than 3° and 3 cm from the control values when the trunk was recruited. The changes were insignificant for subjects S4, S7 and S9 for the direction and S3 and S7 for the extent. For in-phase trunk motion, the degree of compensation for the direction estimated in terms of gains was: $G_d > 1-1/11 = 0.91$ in trials with visual feedback and $G_d > 1-3/11 = 0.73$ in trials without visual feedback. For the extent, the respective gains were $G_e > 1-1.5/12 = 0.88$ and $G_e > 1-3/12 = 0.75$. Thus, even without vision, the potential effects of trunk motion on the direction and extent of endpoint movement were compensated (although not always completely) by appropriate arm joint rotations.

For no vision conditions, there were 4 blocks of trials for each subject and thus 40 blocks for 10 subjects. In the majority of blocks (33 out of 40), the distribution of endpoint positions could be represented by ellipses and only in 7 blocks by circles. Without vision, the elongation of ellipses changed insignificantly when trunk was involved ($p > .05$; means

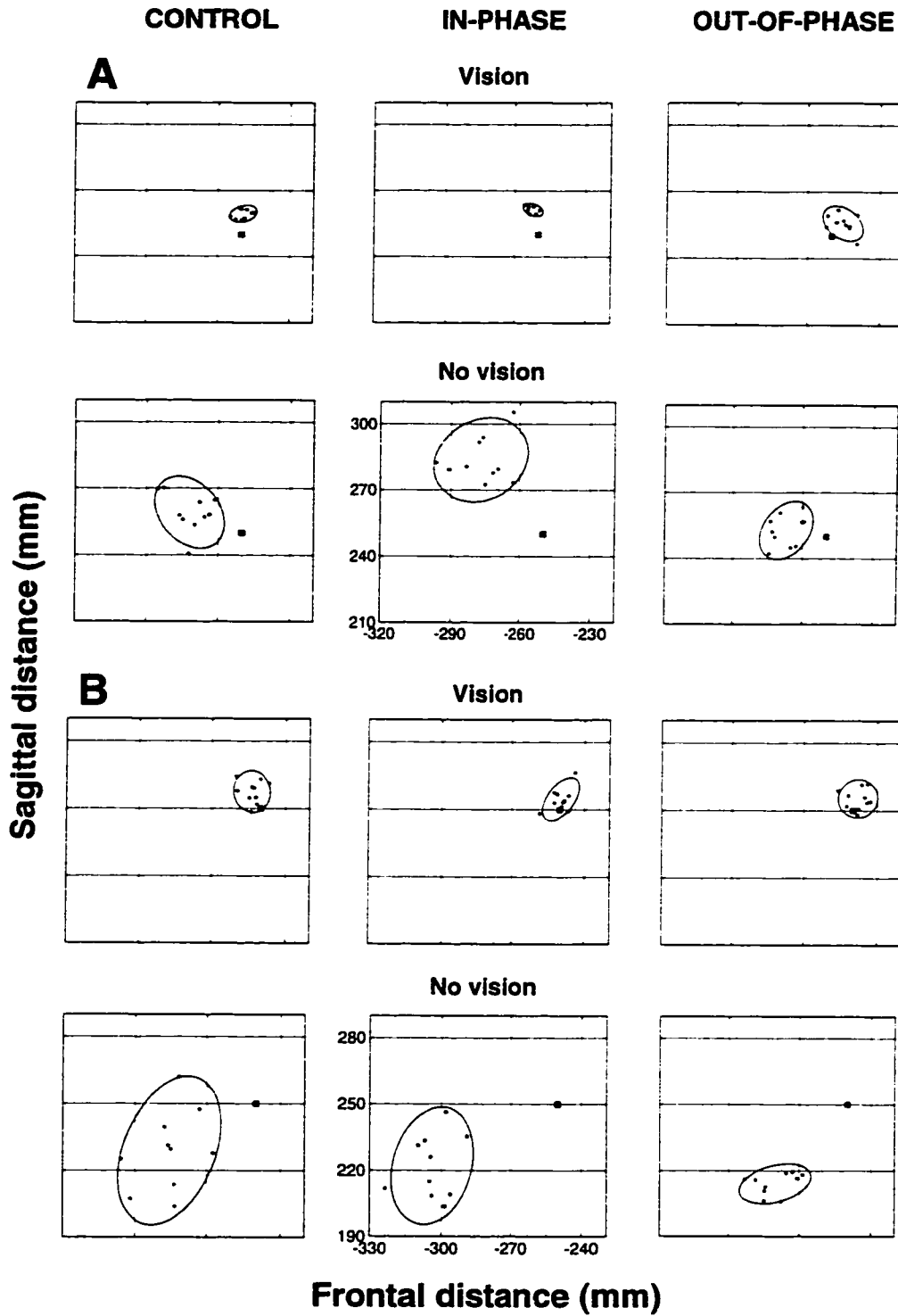


Figure 5.3 Final endpoint positions (dots) and 95% confidence ellipses for movements in different conditions for two subjects (S1 in A and S6 in B). Filled square: target position.

of major-to-minor axes ratios: 1.67, 1.63 and 1.86 for control, in- and out-of-phase trials, respectively). The degree of elongation of ellipses could vary between subjects (Figure 5.3). In all subjects, the confidence limits for the directions of the major axis of the ellipses for test and control trials differed insignificantly ($p > 0.05$). Thus, trunk motion insignificantly affected the orientation of the endpoint ellipses.

The orientation of ellipses and the pointing direction could be considered coinciding in only 5 of 33 cases (Figure 5.3A). In 11 cases, the orientation of the ellipses was almost perpendicular to the mean pointing direction (Figure 5.3A and 5.3B). In other words, the endpoint ellipses were rarely ($\approx 15\%$) aligned with the mean movement direction.

5.6 Discussion

In the present study, subjects produced forward and backward trunk movements which could considerably change the basic characteristics of pointing (the direction, extent and distribution of final endpoint positions), unless the trunk effects were compensated by appropriate arm joint rotations. Our finding that these characteristics were affected in a minimal way suggests that the trunk recruitment was combined with compensatory arm joint rotations. The present findings also indicate that, to be effective, the compensatory arm-trunk synergy may not require visual feedback during the movement. Future studies may thus focus on the role of vestibulo-spinal and proprioceptive afferent systems in providing the appropriate compensation of the effects of trunk recruitment.

Although not in all subjects, the gains of the compensation (G_e and G_d) were different from 1, implying that the influence of trunk recruitment on the endpoint movement was not completely compensated. This phenomenon is reminiscent of the vestibulo-ocular reflex (VOR) which may contribute to gaze shifts when the gain of the VOR is different from 1 (Johnson and Sharpe, 1994). One may suggest that the gains of the compensatory of arm-trunk synergy are also controlled by the nervous system according to the task

requirements. The feasibility of this suggestion may be tested by comparison of the gains during pointing to targets in and beyond the arm's reach.

In all trunk conditions, few endpoint ellipses were orientated in the direction of pointing which is consistent with the finding of a diminished correlation between the same variables in pointing of a large extent (Desmurget et al., 1997; Messier and Kalaska, 1997). In fact, in some cases in the present study, the ellipses were oriented almost perpendicular to the movement direction implying that the subjects were more focused on the stabilisation of the movement extent than direction, in contrast to what is observed in short-distance movements (Gordon et al., 1994). The correlation between the extent and direction (Figure 5.2) in the present study also indicates that subjects had a tendency to specify more precisely one but not simultaneously two basic characteristics of movement.

The present results are consistent with the hypothesis that a vector central command(s) underlies pointing movement (de Graaf et al., 1996; Rosetti et al., 1995; Vindras and Viviani, 1997). Specifically, according to the λ model for motor control (Feldman and Levin, 1995), pointing movements results from shifts in the origin (\mathbf{E}) of a system of coordinate provided by afferent (in particular, proprioceptive) signals to arm muscles:

$$\mathbf{E} = \mathbf{E}_0 + sT \quad (2)$$

where \mathbf{E}_0 and \mathbf{E} are the initial and the final location of the origin represented in an external, motionless Cartesian frame of reference; s is the rate and T is the duration of the shift in the origin. According to the same hypothesis, the shift results in a change in the arm configuration such that the arm endpoint moves in some direction. This direction may not coincide with the direction to the target but, in the presence of vision, the direction of the shift (s) may be adjusted so that the endpoint will move to the target. In the absence of vision, the error will remain, which is consistent with a regular finding of a

constant error in movement without vision. Based on this hypothesis, one can reproduce typical kinematic patterns of pointing (Flanagan et al., 1993).

The model allows an independent control of the pointing extent and direction. The former is controlled by the time (T) or the absolute value of the vector s and the latter by the direction of the vector s . Trial-to-trial variations of these control parameters will produce a distribution of the final errors described by ellipses or circles.

In this model, the trunk recruitment may be associated with an additional control vector governing the trunk movement. The influence of the trunk movement on the arm endpoint, according to our results, is substantially neutralized by compensatory arm movements.

5.7 Acknowledgments

This work was supported by grants from the NSERC and by a studentship to P.Pigeon from the Fonds pour la Formation des Chercheurs et l'Aide à la Recherche of Quebec.

5.8 Conclusion

Ce deuxième article était basé sur l'étude de tâches de pointage réalisées avec ou sans mouvements sagittaux du tronc vers la cible controlatérale. Dans ce cas-ci, l'attention était portée sur l'effet du recrutement du tronc sur les variables caractérisant les positions finales de pointage. En particulier, l'analyse avait pour but d'étudier l'effet du changement de la direction du mouvement du tronc sur les erreurs de direction et d'amplitude et sur la distribution des positions finales à la cible controlatérale, en absence de feedback visuel.

Les résultats démontrent que les sujets compensent majoritairement l'effet du mouvement du tronc à l'aide de rotations compensatrices du coude et de l'épaule, et que le gain de la synergie compensatrice demeure élevé (> 0.7) même en l'absence de la vision. Les variations en terme de direction et d'amplitude de pointage sont néanmoins significatives chez la majorité des sujets. Le changement de la direction du mouvement du tronc a un effet plus systématique sur l'amplitude que sur la direction des mouvements vers la cible controlatérale. Aucun effet du mouvement du tronc n'a été détecté sur l'orientation ou la forme des ellipses.

Le prochain et dernier article concerne le quatrième objectif de cette thèse, soit l'étude de la non-linéarité dans les relations entre la configuration anatomique du membre supérieur et les bras de levier et longueurs musculaires.

CHAPITRE VI

6. ARTICLE #3: LES BRAS DE LEVIER ET LONGUEURS MUSCULAIRES DE MUSCLES DU MEMBRE SUPÉRIEUR HUMAIN EN FONCTION DES ANGLES D'ARTICULATIONS

6.1 Situation de l'article dans la thèse

La non-linéarité, une des caractéristiques qui semble augmenter la complexité du contrôle du système neuromusculosquelettique, se retrouve au sein de la coordination interarticulaire, tel que vu dans les deux articles précédants, mais également dans les relations entre la configuration corporelle et certains paramètres anatomiques comme les bras de levier et les longueurs musculaires. Plusieurs études anatomiques et mathématiques de la musculature humaine ont rapporté les variations des longueurs et des bras de levier des muscles du membre supérieur suite aux mouvements des articulations. Par contre, aucune d'entre elles n'a quantitativement décrit ces variations par des équations reliant ces deux paramètres à la configuration corporelle. De telles équations seraient utiles aux modèles biomécaniques du membre supérieur nécessitant des descriptions mathématiques plus précises des structures anatomiques.

Les modèles biomécaniques intègrent de plus en plus l'architecture musculaire et le contrôle nerveux de l'activation musculaire. Une approche au contrôle moteur considère que les commandes motrices provenant des centres supérieurs reflètent les interrelations anatomiques entre les longueurs réelles des muscles (le principe de la correspondance biomécanique, voir section 1.1.4). Cette approche permet de résoudre la redondance musculaire. Dans le développement de modèles biomécaniques plus physiologiquement plausibles, il convient de combiner les connaissances relativement au contrôle du nombre

redondant de muscles (le principe de la correspondance biomécanique) et d'articulations (les synergies fonctionnelles indépendantes) à des descriptions mathématiques précises des structures anatomiques contrôlées. Relativement au développement de modèles du mouvement du membre supérieur vers des cibles, cette thèse contribue à une meilleure description de deux synergies présentes dans la coordination entre le membre supérieur et le tronc (la synergie de pointage et compensatrice) et deux paramètres anatomiques que sont les bras de levier et les longueurs musculaires.

Dans ce troisième article, les relations entre les bras de levier, les longueurs musculaires et les angles d'articulations sont dérivées pour 13 muscles du membre supérieur. Les muscles choisis sont ceux contribuant au mouvement horizontal et planaire du bras selon trois degrés de liberté: la flexion/extension de l'épaule, la flexion/extension du coude et soit la flexion/extension ou la déviation radio/cubitale du poignet. Pour obtenir les relations entre les bras de levier et la configuration spatiale du membre supérieur, des données anatomiques sur les variations des bras de levier, déjà publiées dans la littérature, sont interpolées par des polynômes. Les équations des longueurs musculaires sont quant à elle dérivées en sommant une partie variable, fonction des angles des articulations, à une longueur musculaire constante.

Les équations formulées dans cette étude fournissent une description systématique des variations du bras de levier et de la longueur de muscles contribuant au mouvement du membre supérieur dans un plan horizontal.

**MOMENT ARMS AND LENGTHS OF HUMAN UPPER LIMB MUSCLES AS
FUNCTIONS OF JOINT ANGLES**

Pascale Pigeon¹, L'Hocine Yahia¹ and Anatol G. Feldman²⁻³

¹Institut de génie biomédical, École Polytechnique de Montréal, Montréal, Québec,
Canada, H3C 3A7

²Institut de génie biomédical, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, H3C
3J7

³Centre de Recherche, Institut de Réadaptation de Montréal, Montréal, Québec, Canada,
H3S 2J4

Publié dans Journal of Biomechanics Vol. 29, pp 1365-1370 (octobre 1996)

Keywords: Biomechanic models, human upper limb, moment arms, muscle lengths, joint angles.

Corresponding author:

Pascale Pigeon, Institut de génie biomédical, École Polytechnique de Montréal, C.P.
6079, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3A7.

Tel: 514-340-4711 ext. 4968. Fax: 514-340-4611. E-mail: pigeon@grbb.polymtl.ca

6.2 Abstract

Modeling of musculoskeletal structures requires accurate data on anatomical parameters such as muscle lengths (MLs), moment arms (MAs) and those describing the upper limb position. Using a geometrical model of planar arm movements with three degrees of freedom, we present, in an analytical form, the available information on the relationship between MAs and MLs and joint angles for thirteen human upper limb muscles. The degrees of freedom included are shoulder flexion/extension, elbow flexion/extension, and either wrist flexion/extension (the forearm in supination) or radial/ulnar deviation (the forearm in mid-pronation). Previously published MA/angle curves were approximated by polynomials. ML/angle curves were obtained by combining the constant values of MLs (defined by the distance between the origin and insertion points for a specific upper limb position) with a variable part obtained by multiplying the MA(joint radius) and the joint angle. The MAs of the prime wrist movers in radial/ulnar deviation were linear functions of the joint angle ($R^2 \geq 0.9954$), while quadratic polynomials accurately described their MAs during wrist flexion/extensions. The relationship between MAs and the elbow angle was described by 2nd, 3rd or 5th-order polynomials ($R^2 \geq 0.9904$), with a lesser quality of fit for the anconeus ($R^2 \geq 0.9349$). In the full range of angular displacements, the length of wrist, elbow and shoulder muscles can change by 8.5, 55 and 200%, respectively.

6.3 Introduction

In some biomechanical models, motor control is essentially associated with the anatomical arrangement of muscles (Feldman and Levin, 1993; Flanagan et al., 1993; Flash and Mussa-Ivaldi, 1990). These and other models require precise data relating muscle lengths (MLs) and moment arms (MAs) with joint angles. Such data have not been presented in a systematic form for the human upper limb, and, in addition, were simplified by assuming that MAs are constant (Zajac et al., 1984; Happee, 1994) and MLs are linear functions of joint angles (Flanagan et al., 1993). Trigonometric models of the arm were also used to estimate MAs (Stern, 1971; Yeo, 1976; Van Zuylen et al., 1988). In the present report, we derive the equations for the relationship between the MAs, MLs and joint angles for 13 upper limb muscles subserving three degrees of freedom (DFs) for horizontal planar arm movements: shoulder flexion/extension, elbow flexion/extension, and either wrist flexion/extension or wrist radial/ulnar deviation. The approach involves curve fitting previously published MA/angle data and formulation of equations for ML/angle curves.

6.4 Methods

The equations relating MAs and joint angles were obtained using anatomical or model data (Horii et al., 1993; Amis et al., 1979; Wood et al., 1989; Winters and Kleweno, 1993). The MatLab Polyfit function (The MathWorks, Inc., 1992) was used for the fitting. Based on these equations, we then derived the equations for MLs. A ML was a function of the joint angles, MAs and also included a constant representing a portion of the length ($L_1 + L_3$ or $L_1 + L_3 + L_5$ in Figure 6.1(A), similar to Figure 2 in Winters and Stark, 1988). This constant was taken for each muscle from the measurements made by Seireg and Arvikar (1989) who used Braus' scaled diagrams (Braus, 1954). Seireg and Arvikar (1989) modeled muscles as strings between the points of origin and insertion in the bone-fixed coordinate system. They measured MLs for an erect body posture with the

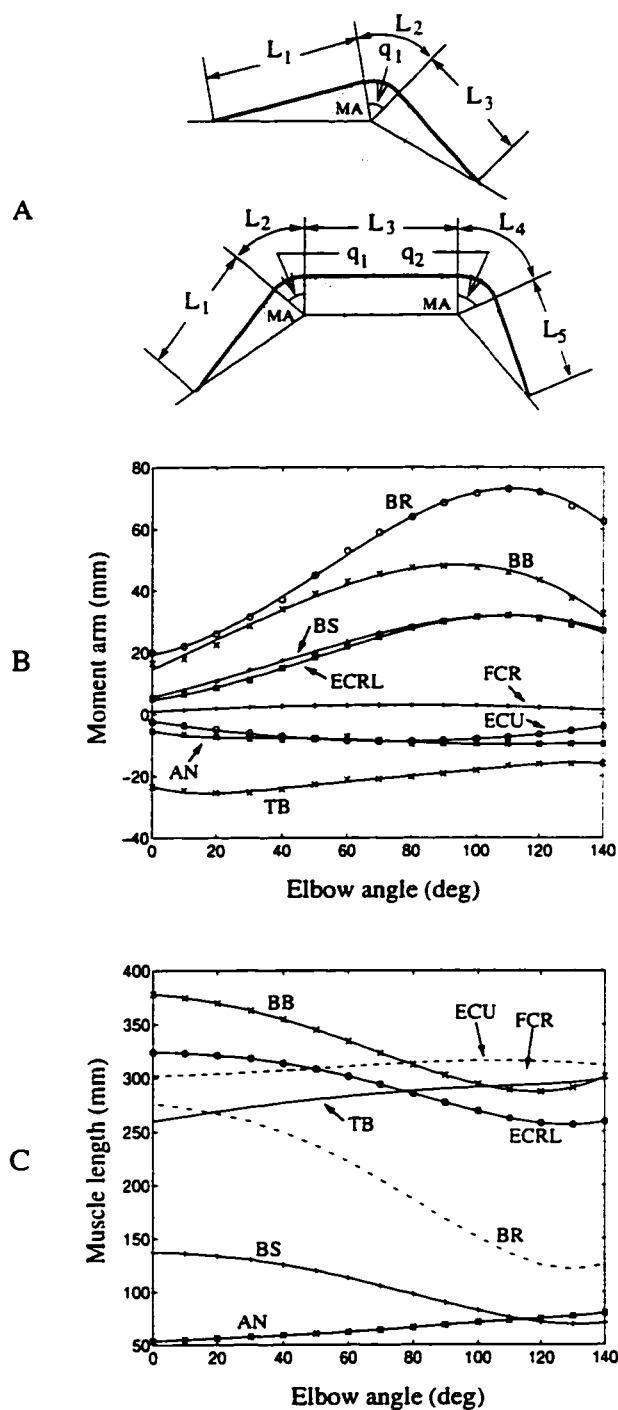


Figure 6.1 (A) Schematic representation of the relationship between joint angles and MLs showing the constant portion of the length of mono- ($L_1 + L_3$) and bi-articular ($L_1 + L_3 + L_5$) muscles as well as the changes in the length (L_2 and L_4) due to joint rotation (q_j). (B) MA/angle curves of elbow muscles. Except for the FCR, the MAs of flexors are described by third-order polynomials. Fifth-order interpolations were used for the MAs of

AN and TB while a quadratic one was used for the MA of the ECU. The MA of the BB is sensitive to forearm rotation and is shown here for a mid-pronated forearm. The symbols on the curve represent the previously published MA data (Amis et al., 1979; Winters and Kleweno, 1993) used in the interpolations. (C) ML/angle curves of elbow muscles. Some flexors shorten by only 1% (FCR) whereas others by 55% (BR). Some extensor MLs increase with elbow flexion by only 3% (ECU) and others by 49% (AN). The values at 0° (fully extended elbow) correspond to the constant portion of MLs (Table 6.1). Unlike in (B), the symbols on the curve are used to distinguish between different curves.

upper limb hanging vertically and forearm supinated. To obtain a ML for any limb position, we multiplied the MA (radius of the joint) by the joint angles and added it to the constant portion of the length defined above. Thus, if a MA for a DF was described by a second-order polynomial, the order of the polynomial for the ML increased by a unit. For a laterally extended limb (when the wrist radial/ulnar deviation as well as the wrist, elbow, and shoulder flexion/extensions are zero), the ML coincided with its constant portion [$q_j = 0^\circ$, Figure 6.1(A)]. Ulnar deviations, extensions of the wrist, and elbow and shoulder flexions were considered positive and the sign of the MAs remained constant in the full range of movements since no muscle changed the direction of its mechanical action [i.e., from flexion to extension, Figure 6.1(B)].

Eight mono- and five bi-articular muscles contributing to torques about the three DFs with the arm held horizontally at shoulder level were considered: the flexor carpi ulnaris (FCU), extensor carpi radialis brevis (ECRB), anconeus (AN), brachialis (BS), brachioradialis (BR), the clavicular portion of pectoralis (PC) and the anterior (DA) and posterior (DP) portions of the deltoid muscle; the flexor carpi radialis (FCR), extensor carpi radialis longus (ECRL), extensor carpi ulnaris (ECU), biceps brachii (BB) and triceps brachii (TB). The MA equations were obtained based on the available data for the wrist flexion/extension and radial/ulnar deviation (Horie et al., 1993) and for the elbow flexion/extension (Amis et al., 1979; Winters et Kleweno, 1993). Data for the AN, FCR, ECU and TB were taken from Amis et al. (1979) and those for the BS, BR, ECRL and

BB from Winters and Kleweno (1993). Two MA/angle BB curves (Winters and Kleweno, 1993) for elbow flexion/extension, one for pronation and the other for supination, were averaged to get a curve for a mid-pronation. MAs of the DA, DP, PC, BB and TB (Wood et al., 1989) measured on a cadaver for one specific position were used for shoulder flexion/extension. MAs and MLs were described by the following equations:

$$MA_m^{DF} = x_n q_j + x_{n-1} q_j^{n-1} + \dots + x_1 q_j + x_0, \quad (1)$$

$$\begin{aligned} ML_m &= cst + e_m^{wRU} \text{ (or } e_m^{wFE} \text{)} + e_m^{eFE} + e_m^{sFE} \\ &= cst + \sum_{j=1}^3 (y_n q_j^n + y_{n-1} q_j^{n-1} + \dots + y_1 q_j), \end{aligned} \quad (2)$$

where MA_m^{DF} is the moment arm, in mm, of muscle m for a particular DF; x_i stands for coefficients a_i , b_i , c_i or d_i for wrist radial/ulnar deviation (wRU), wrist flexion/extension (wFE), elbow flexion/extension (eFE), or shoulder flexion/extension (sFE), respectively; i varies from 0 to n ; n is the order of the polynomial fitting the data; q_j is the joint angle, in degrees (q_1 , q_2 , q_3 for wrist radial/ulnar deviation or wrist flexion/extension, elbow flexion/extension and shoulder flexion/extension, respectively), ML is the length of muscle m in mm; cst is the constant ML portion; e_m is the excursion of muscle m due to rotation in a specific DF; y_i stands for coefficients r_i , s_i , t_i or u_i for wrist radial/ulnar deviation, wrist flexion/extension, elbow flexion/extension, and shoulder flexion/extension; j is the DF causing the excursion.

MAs were functions of a single joint angle while MLs were functions of one or two joint angles for mono- and bi-articular muscles, respectively. Since we considered only horizontal planar movements of the upper limb held at shoulder level, the wrist DF in equation (2) depended on the forearm orientation (for a mid-pronated forearm, wrist radial/ulnar deviation was the DF producing horizontal planar movements of the hand; wrist flexion/extension did the same for a supinated forearm). The goodness of fit was

estimated by the coefficient of determination, R^2 (correlation coefficient squared). The order of the interpolation polynomial was found when R^2 was not less than 0.99.

6.5 Results

MAs of the FCU and ECRB were interpolated by linear functions for wrist radial/ulnar deviations, and quadratic polynomials for wrist flexion/extensions (Table 6.1). The slope (a_1) of MA/angle curves for ECRB and ECRL for wrist radial/ulnar deviations was small (Table 6.2) compared to other muscles.

The MLs of single-joint wrist muscles were calculated using equation (2). For example, the ML of the FCU (Table 6.3) for wrist radial/ulnar deviations is given by:

$$\begin{aligned} ML_{FCU} &= cst + e_{FCU}^{wRU} \\ &= 289,40 + 5,1871 \times 10^{-3} q_1^2 - 0,2853 q_1. \end{aligned} \quad (3)$$

In particular, when $q_1 = 5^\circ$, equation (3) yields $ML_{FCU} = 288,10$ mm. FCU shortens as the wrist moves into ulnar deviation. The length of the FCU and ECRB changes, respectively, by 3 and 1.5% for the full range of wrist radial/ulnar deviations or by 8.5 and 5.5% for full wrist flexion/extensions.

The MAs of single-joint elbow muscles (BS and BR) were described by third-order polynomials (Table 6.1). The R^2 value for the MA of AN reached the threshold 0.99 limit at $n = 11$. The R^2 values were however very close to the threshold at $n = 5$, and we chose this order for the AN interpolation. The same order was used for the interpolation of the MA of TB for elbow flexion/extensions. For other muscles, the R^2 values were greater than 0.99 when the order of the polynomials was 3 or less. For full elbow flexions, the

ML of the AN increased by 49% while MLs of the BS and BR shortened by 49% and 55%, respectively [Figure 6.1(C)].

Table 6.1 Coefficients of determination (R^2) of the polynomials for MAs for wrist radial/ulnar deviation (wRU), wrist flexion/extension and elbow flexion/extension

Coefficients of determination, R^2						
DF	wRU		Wrist flexion/extension			
n	1	2	1	2	3	4
FCU	0,9998*	0,9998	0,6374	0,9913*	0,9979	0,9992
ECRB	0,9978*	0,9978	0,9708	0,9969*	0,9996	0,9997
AN						
BS						
BR						
FCR	0,9989*	0,9989	0,7675	0,9957*	0,9961	0,9980
ECRL	0,9954*	0,9955	0,3823	0,9203	0,9944*	0,9944
ECU	0,9997*	0,9998	0,7476	0,9983*	0,9987	0,9998
BB						
TB						

Note: R^2 increased or remained constant with increasing order of the polynomial, n (the chosen order is indicated by an asterisk and, except for the AN, is defined as the minimal n at which $R^2 \geq 0.99$). Linear and quadratic interpolations were used for the wrist muscles (except for the ECRL) in radial/ulnar deviations and wrist flexion/extensions, respectively; second, third and fifth order polynomials were used for elbow MAs.

Table 6.1 Coefficients of determination (R^2) of the polynomials for Mas for wrist radial/ulnar deviation (wRU), wrist flexion/extension and elbow flexion/extension (followed)

Coefficients of determination, R^2					
DF	Elbow flexion/extension				
n	1	2	3	4	5
FCU					
ECRB					
AN	0,8016	0,8790	0,8792	0,9056	0,9349*
BS	0,8427	0,9783	0,9988*	0,9989	0,9991
BR	0,8528	0,9533	0,9989*	0,9994	0,9994
FCR	0,0438	0,9975*	0,9979	0,9981	0,9995
ECRL	0,8470	0,9596	0,9986*	0,9995	0,9996
ECU	0,0795	0,9966*	0,9979	0,9995	0,9999
BB	0,4669	0,9612	0,9918	0,9972	0,9988
TB	0,9154	0,9270	0,9797	0,9837	0,9904*

The MAs for DA, DP and PC for shoulder flexion/extensions were constant (Table 6.2) resulting in linear ML functions. The ML of DP at 100° of shoulder flexion was twice as much as the ML at -45° while the opposite was true for the PC.

The MAs of double-joint muscles (FCR, ECRL and ECU) for wrist radial/ulnar deviations and wrist flexion/extensions were approximated by linear and quadratic polynomials, respectively, except for the MA of the ECRL for wrist flexion/extensions which required a third order interpolation. The MLs changed by 1-7% during the wrist

Table 6.2 Coefficients a_i , b_i , c_i and d_i of equation (1) for the MA/angle curves

Moment arm coefficients						
DF	wRU		Wrist flexion/extension			
Muscle	a_1	a_0	$b_3 \times 10^6$	$b_2 \times 10^4$	$b_1 \times 10^2$	b_0
FCU	-0,2972	16,349		8,3020	-2,6875	-16,247
ECRB	-0,0842	-10,124		-1,8656	2,5315	10,780
AN						
BS						
BR						
DA						
DP						
PC						
FCR	-0,1445	-6,6164		10,111	-3,6152	-15,079
ECRL	0,0411	-17,475	4,7731	-3,2685	0,0892	7,9605
ECU	-0,2205	19,726		-9,2926	3,6494	6,0834
BB						
TB						

Note: The first eight muscles are mono-articular and the last 5 are bi-articular. Depending on forearm orientation, the MAs for either wrist radial/ulnar deviations (forearm mid-pronated) or wrist flexion/extensions (forearm supinated) were used. Constant values in the last column reflect the lack of experimental data on the variations of shoulder MAs during planar shoulder flexion/extensions. For abbreviation, some coefficients of MAs were multiplied by powers of 10 (e.g., for the FCU, $b_2 \times 10^4 = 8.3020$, thus $b_2 = 8.3020 \times 10^{-4}$).

Table 6.2 Coefficients a_i , b_i , c_i and d_i of equation (1.1) for the MA/angle curves (followed)

Moment arm coefficients							
DF	Elbow flexion/extension						sFE
Muscle	$c_5 \times 10^9$	$c_4 \times 10^7$	$c_3 \times 10^5$	$c_2 \times 10^3$	$c_1 \times 10^1$	c_0	d_0
FCU							
ECRB							
AN	-2,7306	10,448	-14,329	8,4297	-2,2841	-5,3450	
BS			-2,0530	2,3425	2,3080	5,5492	
BR			-6,5171	10,084	1,6681	19,490	
DA							33,02
DP							-78,74
PC							50,80
FCR				-0,3627	0,5375	0,9351	
ECRL			-3,0229	4,4347	1,2590	4,7304	
ECU				1,1491	-1,7386	-2,1826	
BB			-2,9883	1,8047	4,5322	14,660	29,21
TB	-3,5171	13,277	-19,092	12,886	-3,0284	-23,287	-25,40

full rotation. For the same muscles acting at the elbow joint, the second and third orders were used for interpolations (Table 6.1). The MA of the FCR appeared nearly constant for elbow flexion/extensions but a good fit was only reached when a second order interpolation was used. The MLs of the FCR and ECU changed less than 5% with elbow flexion/extensions, while ECRL by 20% [Figure 6.1(C)].

The MAs of the BB and TB for elbow flexion/extensions were described by a third and a fifth ordered curve, respectively. The MA of the BB changed substantially

Table 6.3 Table 3: Coefficients r_i , s_i , t_i and u_i of equation (2) for ML/angle curves computed based on the MA/angle data

Muscle length coefficients							
	DF	wRU		Wrist flexion/extension			
Muscle	cst (mm)	$r_2 \times 10^3$	r_1	$s_4 \times 10^8$	$s_3 \times 10^6$	$s_2 \times 10^4$	s_1
FCU	289,40	5,1871	-0,2853		-14,490	4,6906	0,2836
ECRB	316,03	1,4696	0,1767		3,2561	-4,4183	-0,1881
AN	53,57						
BS	137,48						
BR	276,13						
DA	172,84						
DP	157,64						
PC	155,19						
FCR	309,19	2,5220	0,1155		-17,647	6,3097	-0,2632
ECRL	324,06	-0,7173	0,3050	-8,3306	5,7046	-0,1557	-0,1389
ECU	301,90	3,8485	-0,3443		16,219	-6,3694	-0,1062
BB	378,06						
TB	260,05						

Note: Values in the second column (cst) give constant portion of MLs for a laterally extended limb (the wrist radial/ulnar deviation angle as well as the wrist, elbow, and shoulder flexion/extension angles are 0°). As in Table 6.2, for abbreviation, some coefficients of MLs were multiplied by powers of 10.

Table 6.3 Table 3: Coefficients r_i , s_i , t_i and u_i of equation (2.2) for ML/angle curves computed based on the MA/angle data (followed)

Muscle length coefficients								
	DF	Elbow flexion/extension						sFE
Muscle	cst(mm)	$t_6 \times 10^{11}$	$t_5 \times 10^8$	$t_4 \times 10^7$	$t_3 \times 10^5$	$t_2 \times 10^3$	$t_1 \times 10^2$	$u_1 \times 10^1$
FCU	289,40							
ECRB	316,03							
AN	53,57	4,7658	-1,8235	25,008	-14,713	3,9865	9,3288	
BS	137,48			3,5832	-4,0884	-4,0282	-9,6852	
BR	276,13			11,374	-17,600	-2,9114	-34,017	
DA	172,84							-5,7631
DP	157,64							13,743
PC	155,19							-8,8663
FCR	309,19				0,6330	-0,9381	-1,6321	
ECRL	324,06			5,2706	-7,7400	-2,1974	-8,2561	
ECU	301,90				-2,0056	3,0344	3,8094	
BB	378,06			5,2156	-3,1498	-7,9101	-25,587	-5,0981
TB	260,05	6,1385	-2,3174	33,321	-22,491	5,2856	40,644	4,4331

more than that of the TB [Figure 6.1(B)]. The BB shortened by 20% and 18% during elbow and shoulder flexions, respectively, while the TB lengthened by 15% and 27% [Figure 6.1(C)].

The MA and ML equations (Tables 6.2 and 6.3) were valid in the ranges: -17° to 10° , for wrist radial/ulnar deviations; -45° to 45° , for wrist flexion/extensions; 0° (complete extension) to 140° , for elbow flexion/extensions; and -45° to 100° for shoulder flexion/extensions.

6.6 Discussion

The models of motor control tend to become more complex by integrating the mechanical, control and reflex mechanisms (Feldman and Levin, 1993; Flanagan et al., 1990; Flash and Mussa-Ivaldi, 1990), requiring, in particular, an improvement of the mathematical description of anatomical structures (Winters and Stark, 1988). In the present study, based on previously published data we derived the equations describing MA/angle and ML/angle relationships for 13 muscles and planar arm movements. Our results support the notion that the MAs of upper limb muscles depend considerably on position and that the assumption of constant MAs is inaccurate for all muscles except for the ECRB and ECRL for wrist radial/ulnar deviations. Furthermore, the assumption that the MAs of elbow flexors vary sinusoidally with elbow angle suggested in trigonometric models (Van Zuylen et al., 1988; Yeo, 1976) results in an error by predicting negligible MAs near full extension. The error in these models occurs since they ignore the fact that muscle tendons arc the bony prominences and surrounding soft tissues (Winters and Stark, 1988; Kleweno and Winters, 1988).

The equations presented here have limitations partly related to those of the data used in the present study. For example, the data on the MAs of shoulder muscles measured on an embalmed cadaver (Wood et al., 1989) do not account for variations in the MAs during planar shoulder flexion/extensions. In contrast, during abduction, the MAs of the anterior and posterior portions of the deltoid are reported to vary between 19.9 and 15.8 mm, and 2.3 and 25.6 mm, respectively (Pio et al., 1993), thus suggesting that the MA of this muscle may also change during horizontal planar motion at the shoulder. *In situ*, the constant portion of MLs (Seireg and Arvikar, 1989) depends on the initial limb position. For example, when the arm is raised, the humeral ball translates laterally increasing the initial ML of the BB. Full pronation stretches the ML of BB up to 2-3 cm (Winters and Kleweno, 1993); thus, during wrist radial/ulnar deviations when the forearm is mid-pronated, the ML of BB increases. The MA of the BB during elbow flexion/extensions

depends somewhat on the initial forearm position (Winters and Kleweno, 1993). Neglecting this dependency, one may underestimate the ML by about 5 mm when the elbow angle is 140° and the forearm is supinated. Finally, muscles with multiple heads (the BB and TB) are considered to have unique MAs and MLs. Actually, only the long head of the TB spans the shoulder joint, and the MAs of the two heads of the BB have a disparity of 2.5 mm during shoulder flexion/extensions (Wood et al., 1989).

The MAs of muscles during wrist flexion/extensions described by Jacobson et al. (1993) resemble those obtained by Horii et al. (1993). The MAs measured for elbow flexion/extensions (An et al., 1984; Jorgensen and Bankov, 1971) and wrist radial/ulnar deviations and flexion/extensions (Ohnishi et al., 1991; Tolbert et al., 1985) are within the range given by our equations. The maximal and minimal values of the MA of the TB are reached when the elbow joint angle is about 30° and 115° , respectively (Gerbeaux et al., 1993; Murray et al., 1995). The peak value of the MAs of elbow flexors (the BR, BB and BS) is reached when the angle is greater than 75° (Murray et al., 1995), which resembles to our interpolations [Figure 2.1(B)]. The experimental shoulder MLs measured at one position (Van der Helm and Venbaas, 1991) are consistent with our values. Also, the large changes in the MLs of the DP and PC for shoulder flexion/extensions in our equations are consistent with the published data for humeral abduction (Van der Helm, 1994).

Our analysis shows that the more a MA varies with joint angle, the greater order of polynomial is required to accurately describe the ML/angle relationship. A good example is the MA of the BB at the elbow [Figure 6.1(B)] for which a linear interpolation results in a low R^2 value (0.4669, Table 6.1). An acceptable accuracy is reached when the order of the MA curve is 3 so that the order of the ML/angle curve is 4 [Figure 6.1(C)]. Generally, elbow MAs require a higher order interpolation than wrist MAs. MAs are maximal for the elbow flexors. Wrist MAs vary linearly with radial/ulnar deviation, and for all wrist muscles except ECRL, MA/angle relationships for wrist flexion/extensions

are quadratic. The MA/angle curves of shoulder muscles for horizontal flexion/extensions at the shoulder are likely linear as is the case for adduction/abductions (Kuechle et al., 1993; Pio et al., 1993). Changes in MLs during full joint excursions may be small (e.g. 1% for the FCR during elbow flexion/extensions) and large (200% for the DP during shoulder flexion/extensions).

6.7 Acknowledgments

This study was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Council of Canada (NSERC), the Medical Research Council of Canada (MRC) and the Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la recherche (FCAR) of Quebec. The authors acknowledge Dr. Yang Yang, Ph.D., for helpful discussions.

6.8 Conclusion

Cette étude a présenté les relations entre les bras de levier et les longueurs de muscles du membre supérieur et trois degrés de liberté lors de mouvements réalisés dans un plan horizontal. Les résultats démontrent que l'hypothèse selon laquelle les bras de leviers demeurent constants et les longueurs musculaires varient linéairement en fonction des mouvements articulaires est fautive pour tous les muscles traversant le coude et le poignet, sauf deux (ECRB et ECRL en déviation radio/cubitale). Les bras de levier au coude requièrent des interpolations d'ordre plus élevée que celles des bras de levier au poignet. De façon générale, plus un bras de levier varie avec la position articulaire, plus la relation entre sa longueur et l'angle articulaire sera d'ordre élevée. Les modèles biomécaniques du membre supérieur voulant être exacts dans leur description des structures musculosquelettiques doivent donc tenir compte de la non-linéarité existant entre les longueurs musculaires et l'angle du coude.

À cause d'un manque de données expérimentales, cette étude n'a pas permis de quantifier l'ordre des équations reliant les bras de levier des muscles de l'épaule à la flexion/extension de cette articulation dans le plan horizontal. Malgré cette limite, cette étude constitue une bonne source d'information quantitative sur les relations entre les longueurs musculaires, les bras de levier, et la position de trois articulations du membre supérieur lors de mouvements dans un plan horizontal.

CHAPITRE VII

7. AUTRES RÉSULTATS

Certains résultats de l'étude de la coordination entre le membre supérieur et le tronc dans les tâches de pointage n'ont pas pu être intégrés dans les articles par souci de concision ou parce qu'ils n'étaient pas directement reliés aux questions expérimentales. Parmi ces résultats, les plus intéressants sont rapportés et discutés dans ce chapitre.

7.1 L'influence de la vision et de la direction du mouvement du tronc sur l'organisation temporelle des mouvements

Chez la majorité des sujets, les mouvements combinant les déplacements de l'effecteur et du tronc sont organisés selon la séquence suivante: le tronc amorce son mouvement le premier, puis l'effecteur débute son déplacement en direction de la cible environ 70 ms plus tard, l'effecteur s'arrête à proximité de la cible, et le tronc termine son mouvement quelques 50-250 ms plus tard (Figure 4.1). Ces résultats ont été interprétés comme démontrant la présence d'une synergie compensatrice utilisée avant et après le déplacement de l'effecteur. Sans changer fondamentalement l'ordre de recrutement de l'effecteur et du tronc, la présence de la vision et la direction du mouvement du tronc ont des effets significatifs sur les délais relatifs entre les mouvements de ces deux composantes (Pigeon et al., 1996). Ces effets sont ici examinés séparément.

7.1.1 L'influence de la vision

Lorsque les mouvements de pointage sont réalisés sans la vision, la durée du mouvement du tronc précédant celui de l'effecteur est prolongée de 25 ms pour la cible ipsilatérale et de 20 ms pour la cible controlatérale ($F_{1,9} \geq 6.42$, $p < .04$).

Ce résultat peut être interprété de la façon suivante. L'augmentation de la phase où le tronc est en mouvement mais l'effecteur est immobile pourrait constituer une stratégie de la part des sujets. Rappelons que les sujets continuent de recevoir du feedback visuel lors du mouvement du tronc précédant le départ de l'effecteur de sa position initiale car l'index applique toujours une pression sur le capteur. Qu'elle soit consciente ou non, cette stratégie permet d'augmenter la période d'acquisition d'information visuelle concernant le mouvement du tronc et la position de la cible de quelques dizaines de millisecondes. Une telle stratégie constituerait un exemple de contrôle actif du moment d'initiation de la synergie de pointage (point b à la Figure 2.1) par rapport à celui de l'initiation de la synergie compensatrice (point a).

7.1.2 L'influence de la direction du mouvement du tronc

Par rapport au début du mouvement de l'effecteur, le mouvement du tronc déplacé vers l'avant (en phase) commence plus tôt que celui du tronc déplacé vers l'arrière (hors phase; différence de 55 ms; $F_{1,9} \geq 15.47$, $p < .01$). Après la fin du mouvement de l'effecteur, le mouvement résiduel du tronc déplacé vers l'avant dure moins longtemps que celui du tronc déplacé vers l'arrière (différence de 60 ms environ; $F_{1,9} \geq 6.52$, $p < .04$).

Pendant la partie du mouvement associée au retour de l'effecteur à sa position initiale, le redressement du tronc penché vers l'avant commence plus de temps avant le mouvement de l'effecteur que celui du tronc revenant de l'arrière (différence significative d'environ

30 ms pour les pointages contralatéraux; $F_{1,9} = 8.24$, $p < .02$). De même, le redressement du tronc revenant d'un mouvement avant dure moins longtemps après l'arrêt de l'effecteur que celui du tronc revenant d'un mouvement arrière (différence significative de 115 ms pour les pointages ipsilatéraux; $F_{1,9} = 13.43$, $p < .01$).

Si on considère la synergie de pointage comme une référence temporelle fixe, on constate que le tronc est plus rapidement accéléré ou décéléré dans les mouvements réalisés vers l'avant que vers l'arrière. Ce résultat apparaît compatible avec l'expérience quotidienne de la position assise qui fait intervenir plus de flexions et de redressements du tronc projeté vers l'avant du corps que vers l'arrière. Les mouvements du tronc vers l'avant sont probablement plus stables car ils risquent moins de déplacer le centre de masse du corps à l'extérieur de la zone de support. D'autres facteurs tels la rapidité du développement de la force ou le moment total généré dans les abdominaux par rapport aux muscles extenseurs du dos peuvent également contribuer à expliquer ces différences temporelles.

7.2 L'influence du numéro de l'essai sur la position finale de l'effecteur

Un phénomène intéressant concerne l'effet du numéro de l'essai sur la position finale de l'effecteur en absence de la vision. Cet effet est associé à une augmentation ou une diminution progressive de l'amplitude des mouvements de pointage en fonction du numéro de l'essai compris entre 1 et 10 pour chaque série de pointages réalisés dans les mêmes conditions (par exemple: cible ipsilatérale, tronc en phase). Ce phénomène n'est pas relié à l'apprentissage de la tâche puisque les sujets ne reçoivent aucune information relativement à la position finale ou à la précision de leur pointage; ils ne sont donc pas conscients de ces changements.

Pour les pointages vers la cible ipsilatérale, l'amplitude du mouvement de l'effecteur augmente selon le numéro de l'essai. L'amplitude moyenne passe de 366 à 371 mm ($F_{9,81}$

= 2,91; $p < 0,01$). Pour la cible controlatérale, l'effet du numéro de l'essai varie selon la condition du mouvement du tronc. Sans mouvement du tronc, l'amplitude moyenne du déplacement de l'effecteur augmente de 378 à 391 mm ($F_{9,81} = 2,60$; $p < 0,05$). Lorsque le tronc est en extension vers l'arrière, l'amplitude moyenne diminue de 361 à 349 mm selon le numéro de l'essai ($F_{9,81} = 2,99$; $p < 0,01$), alors que lorsque le tronc est fléchi vers l'avant, l'amplitude moyenne de pointage n'est pas affectée par le numéro de l'essai ($p > 0,05$). La figure 7.1 illustre l'effet du numéro de l'essai chez un sujet pointant vers la cible ipsilatérale. En plus d'augmenter la distance parcourue par l'effecteur, l'effet du numéro de l'essai peut diminuer progressivement la précision du pointage.

La tendance des mouvements de pointage à dériver vers l'hypermétrie en absence de la vision a déjà été observée par Vindras et Viviani (1997). Selon ces auteurs, elle est attribuable à un biais systématique dans la relation entre le codage visuel et proprioceptif de la position de pointage: au début de l'expérience, le calibrage sensorimoteur fournit une bonne correspondance entre la configuration finale du bras évaluée de manière proprioceptive et la position mémorisée de la cible perçue visuellement. Une petite erreur dans la spécification des commandes motrices peut cependant causer une erreur de position imperceptible, mais capable d'influencer le calibrage sensorimoteur initial. Il s'ensuit une addition successive d'erreurs de calibrage, avec comme conséquence que chaque nouveau mouvement sera progressivement déplacé un peu plus loin de la cible.

Une augmentation ou diminution de l'amplitude du mouvement du tronc en fonction du numéro de l'essai pourrait également causer l'accroissement graduel de l'amplitude du mouvement ipsilatéral de l'effecteur. Toutefois, aucune différence significative n'est observée entre les amplitudes du premier et dernier mouvement du tronc réalisés soit vers l'avant, soit vers l'arrière ($p > 0,05$). De plus, la possibilité que le tronc soit responsable de l'effet du numéro de l'essai ne permet pas d'expliquer pourquoi l'effet apparaît également lorsque le tronc n'est pas recruté.

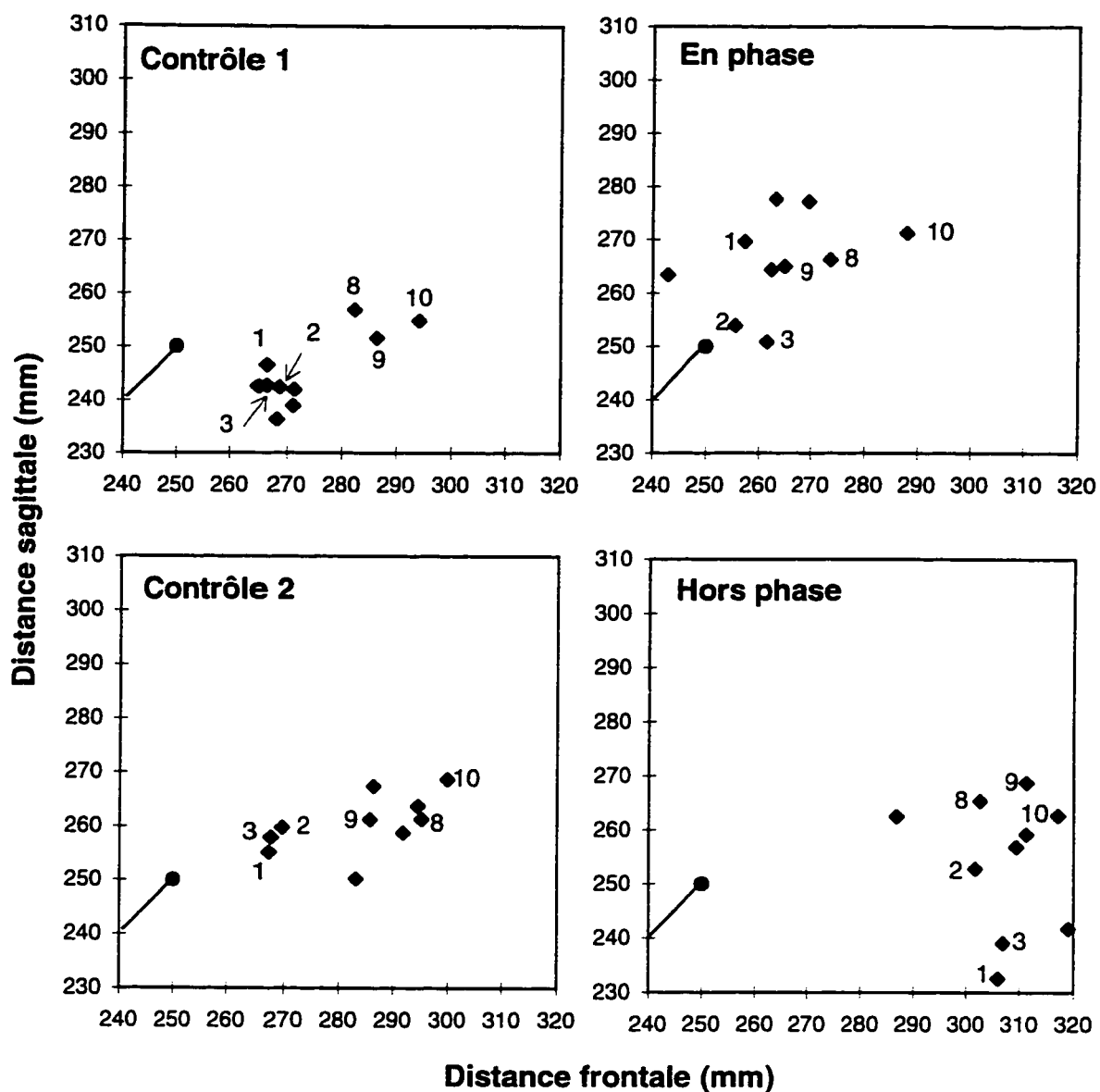


Figure 7.1 Les positions finales de l'effecteur lors de mouvements de pointages vers la cible ipsilatérale réalisés sans la vision par un sujet (S1). Le cercle plein représente la position de la cible. La ligne diagonale est un segment de la ligne reliant la cible ipsilatérale à la position de départ de l'effecteur. Les numéros d'essai de quelques mouvements illustrent l'augmentation progressive de la distance parcourue par l'effecteur.

7.3 La compensation des effets du mouvement du tronc en absence de la vision

En absence de la vision, les effets du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur sont considérablement atténués par des rotations compensatrices des articulations du membre supérieur (section 2.1.4). Dans les analyses quantitatives rapportées aux chapitres 4 et 5, l'effet du recrutement du tronc a été étudié individuellement chez chaque sujet. Dans cette section, les positions finales de tous les pointages réalisés sans la vision sont regroupées afin d'observer qualitativement les tendances générales associées à l'une ou l'autre des directions du mouvement du tronc et d'examiner la portion restante des effets du tronc sur la position finale de l'effecteur à la cible.

7.3.1 L'effet résiduel du mouvement du tronc sur les positions finales à la cible ipsilatérale

Les positions finales de l'effecteur dans tous les mouvements de pointage réalisés par les dix sujets vers la cible ipsilatérale en absence de la vision sont illustrées à la Figure 7.2. L'ellipse de confiance des essais contrôle est à peu près orientée selon un angle de 45° (indiqué par le segment de la ligne reliant la cible ipsilatérale à la l'origine) Ce résultat concorde avec l'observation d'une corrélation entre l'orientation de l'ellipse des positions finales et la direction moyenne du mouvement de l'effecteur (Desmurget et al., 1997; Gordon et al., 1994; Messier et Kalaska, 1997). Il est important de noter toutefois qu'il s'agit ici d'une ellipse entourant les positions finales de pointages réalisés par différents sujets. Lorsque le tronc est recruté, les rotations articulaires produites par la synergie compensatrice modifient la direction du mouvement de l'effecteur relativement à l'épaule en mouvement. Cet effet se reflète en partie dans les orientations des ellipses des mouvements impliquant le tronc.

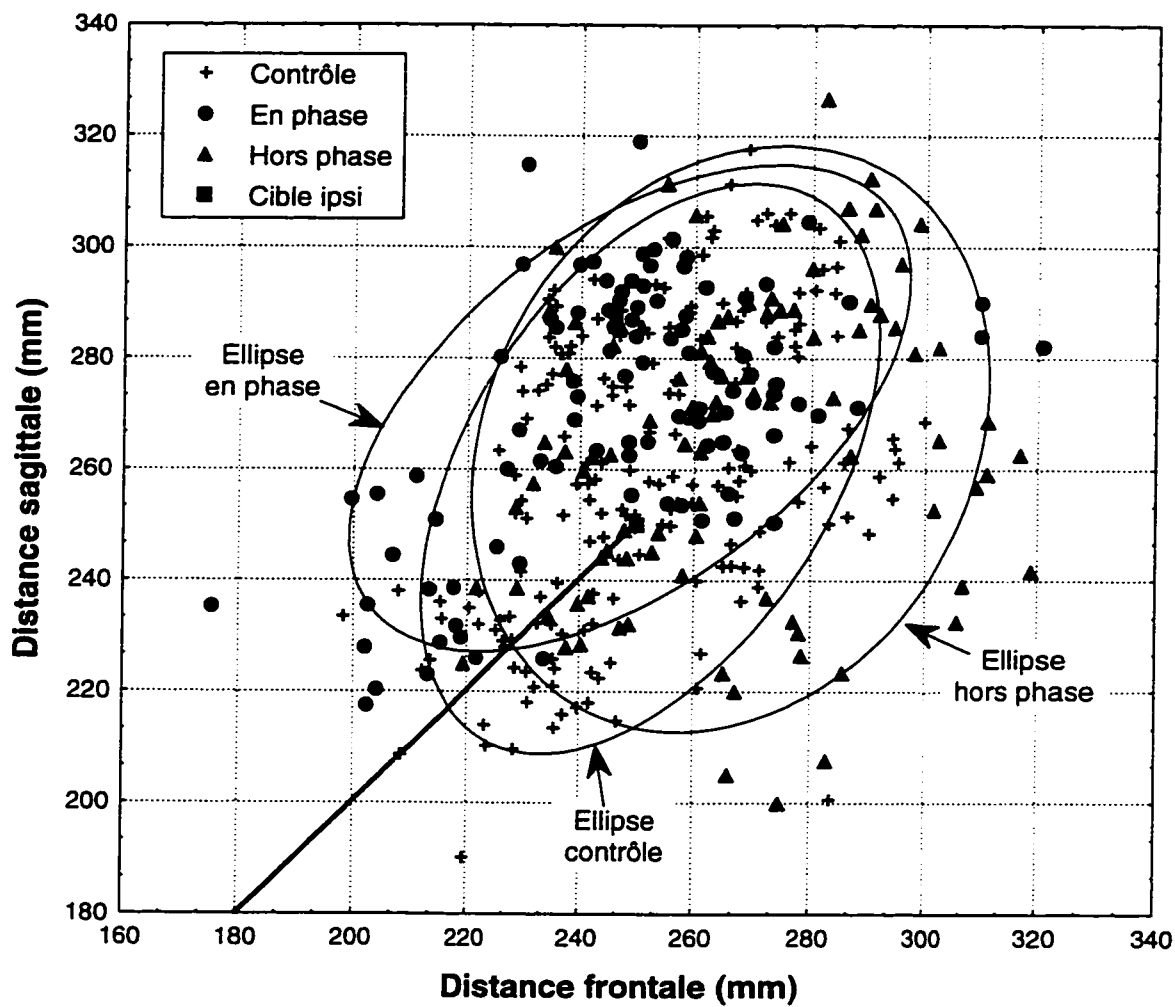


Figure 7.2 Positions finales de l'effecteur dans tous les mouvements de pointage vers la cible ipsilatérale réalisés sans la vision. Pour chaque condition du mouvement du tronc, les ellipses de confiance à 95% sont tracées. La ligne diagonale est un segment de la ligne reliant la cible ipsilatérale à la position de départ de l'effecteur.

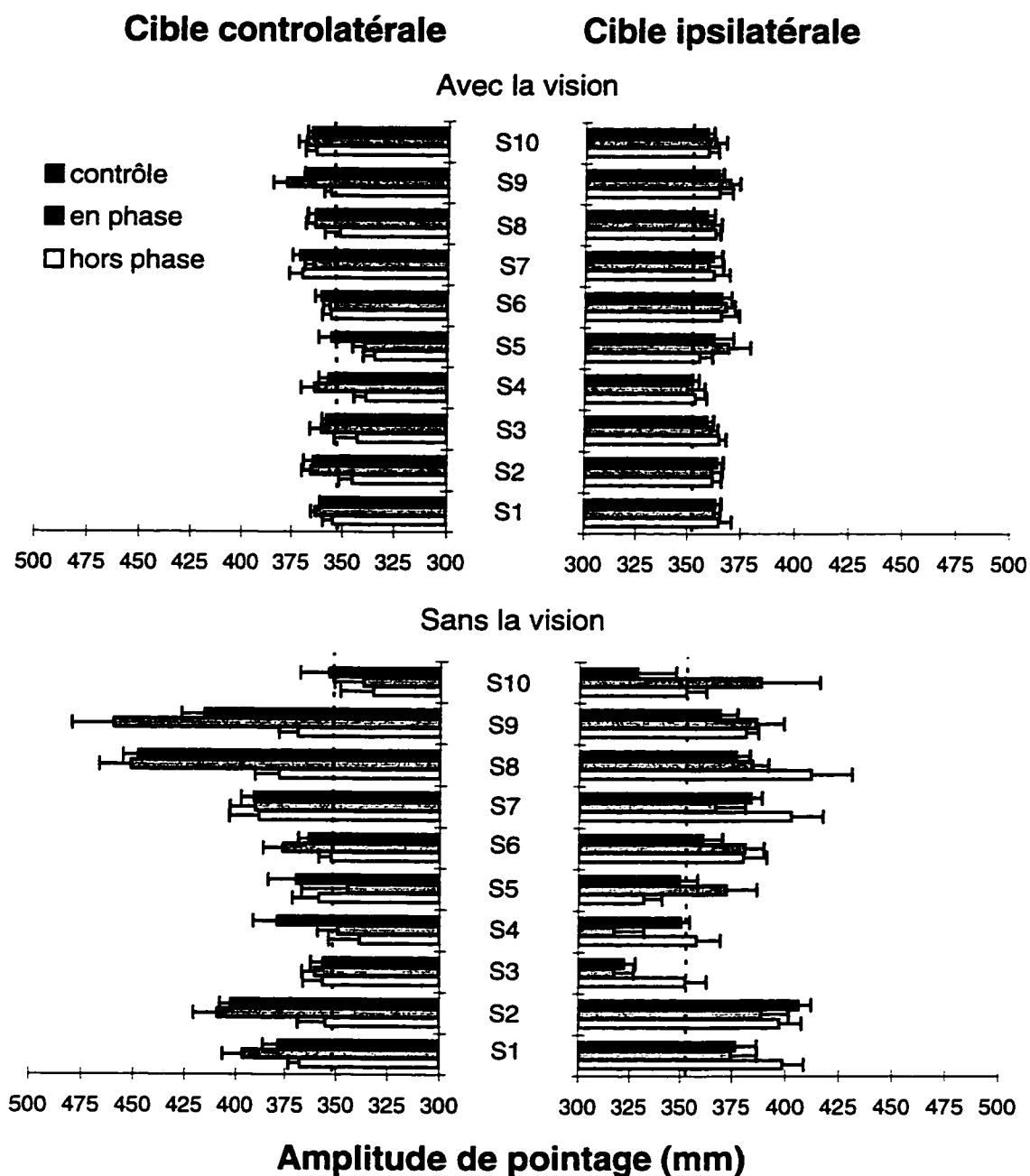


Figure 7.3 Amplitude moyennes de pointage lors de mouvements à la cible ipsi- ou controlatérale pour 10 sujets (S1-S10). Les lignes verticales pointillées indiquent la distance radiale aux cibles. Barres d'erreurs: écarts-type.

Malgré un recouvrement assez important des positions finales des mouvements contrôle (symbole +), en phase (cercles pleins) et hors phase (triangles pleins), les nuages peuvent être distingués et l'influence résiduelle du tronc sur la direction de pointage reconnue. En particulier, les pointages dirigés selon les directions les plus médiales (rotation anti-horaire par rapport à la cible) sont tous réalisés avec un mouvement en phase du tronc alors que ceux dirigés selon des directions les plus latérales (rotation horaire par rapport à la cible) sont tous associés au mouvement hors phase du tronc. En somme, l'effet résiduel du mouvement du tronc sur la direction de pointage vers la cible ipsilatérale est relativement systématique et prend la forme d'une sous-compensation.

L'effet résiduel du mouvement du tronc n'apparaît pas aussi clairement sur l'amplitude du mouvement de l'effecteur: les pointages de plus petite ou de plus grande amplitude sont réalisés avec l'une ou l'autre des directions du mouvement du tronc. L'effet du changement de la direction du tronc sur l'amplitude des pointages est également variable selon les individus. Chez 4 sujets, les mouvements avec le tronc en phase sont associés à une amplitude moyenne de pointage plus élevée, alors que l'opposé est vérifié chez les 6 autres sujets (Figure 7.3, panneau en bas, à droite).

7.3.2 L'effet résiduel du mouvement du tronc sur les positions finales à la cible controlatérale

Les positions finales de tous les pointages réalisés vers la cible controlatérale en absence de la vision sont illustrées à la Figure 7.4. Dans ce cas-ci, la correspondance entre la direction de pointage et l'orientation de l'ellipse de confiance des essais contrôle est moins bonne. Le mouvement en phase du tronc augmente légèrement la dispersion des positions finales mais n'affecte pas l'orientation de l'ellipse. Les pointages réalisés avec le tronc hors phase démontrent clairement la distance limitée pouvant être parcourue par l'effecteur dans ces essais. Ce phénomène est relié à des facteurs biomécaniques tels la longueur des segments du membre supérieur (voir la section 2.1.4.1).

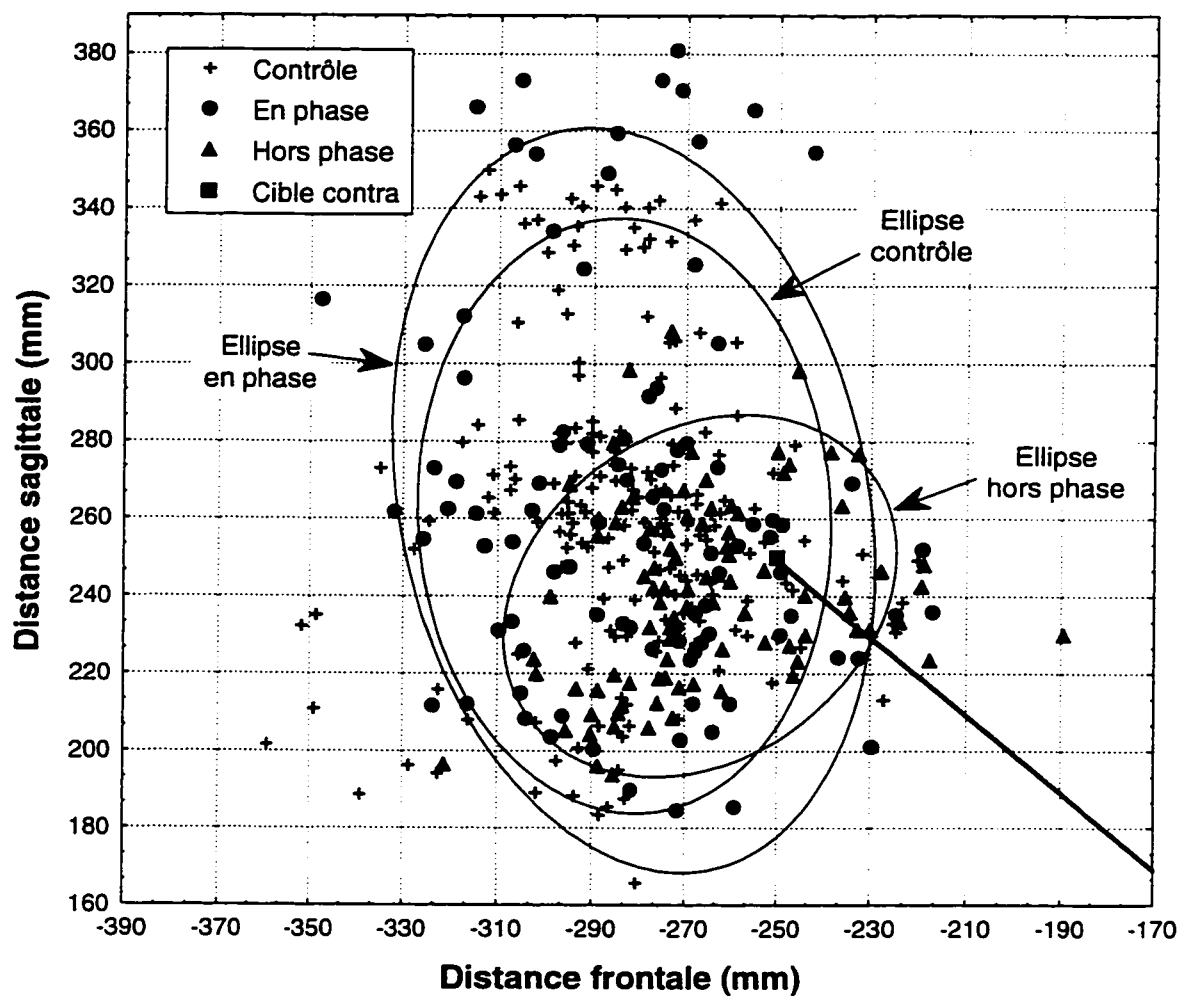


Figure 7.4 Positions finales de l'effecteur dans tous les mouvements de pointage vers la cible controlatérale réalisés sans la vision. Pour chaque condition du mouvement du tronc, les ellipses de confiance à 95% sont tracées. La ligne diagonale est un segment de la ligne reliant la cible controlatérale à la position de départ de l'effecteur.

Dans le cas des pointages vers la cible controlatérale, les positions finales les plus médiales ou latérales ne sont pas uniquement associées à des mouvements en phase ou hors phase du tronc respectivement, tel qu'observé pour la cible ipsilatérale. L'effet résiduel du tronc est cependant plus systématique sur l'amplitude des déplacements de l'effecteur: les pointages de plus grande amplitude sont associés au mouvement en phase du tronc, alors que les pointages de plus petite envergure sont souvent produits avec un mouvement hors phase du tronc. Ainsi, pour la cible controlatérale, le mouvement du tronc est sous-compensé relativement à son effet sur l'amplitude du mouvement de l'effecteur.

7.3.3 La spécificité de l'effet du changement de la direction du tronc

L'examen des effets résiduels du mouvement du tronc sur les positions finales de l'effecteur amène à la conclusion suivante: le changement de la direction du mouvement du tronc affecte différemment les variables de pointage selon la position de la cible. Pour la cible ipsilatérale, un tel changement affecte plus systématiquement la direction du mouvement de l'effecteur alors que pour la cible controlatérale, c'est l'amplitude qui est la variable la plus affectée. Ceci suggère que l'effet produit par la modification d'un paramètre (la direction du mouvement du tronc) peut dépendre de la valeur d'un autre paramètre de la tâche (la position de la cible). Des sensibilités différentes de la direction et de l'amplitude aux changements des conditions de la tâche ont déjà été observées dans divers mouvements de pointage (Ghez et al., 1993; Gordon et al.1994, Messier et Kalaska, 1997).

7.4 Les relations non-linéaires entre le mouvement du tronc et les angles articulaires

À la Figure 4.4 du premier article, une comparaison est établie entre la courbe angulaire des mouvements de pointages réalisés sans recrutement du tronc et la courbe angulaire moyenne des pointages réalisés avec le tronc en phase et hors phase. Cette comparaison a

permis d'établir que les mouvements du tronc d'amplitudes comparables mais de directions opposées produisaient des rotations angulaires au coude et à l'épaule approximativement égales et opposées. Cette comparaison est cependant légèrement abusive parce que les relations entre le mouvement du tronc dans le plan sagittal et les positions angulaires des articulations du membre supérieur ne sont pas parfaitement linéaires. Des mouvements sagittaux du tronc d'amplitudes parfaitement égales dans les deux directions (avant et arrière) ne sont pas en mesure de fournir des rotations équivalentes aux articulations.

Afin d'utiliser des graphiques à deux dimensions, la Figure 7.5 illustre ces relations non-linéaires pour une position fixe de l'effecteur, soit à la position de la cible ipsilatérale. Aux fins de cette modélisation simple, des valeurs approximatives des longueurs segmentaires et de la position de la cible par rapport au centre de rotation de l'épaule ont été calculées.

Le schéma du haut de la Figure 7.5 concerne la relation entre l'angle du coude et la distance sagittale séparant le tronc de l'effecteur. L'angle du coude augmente avec l'extension de l'articulation (180° correspond à l'extension complète du coude). La distance sagittale est estimée à 450 mm pour un pointage sans recrutement du tronc (contrôle) et correspond à la ligne pointillée centrale. Lors d'un mouvement en phase, la distance sagittale parcourue par le tronc est d'environ 150 mm, ce qui réduit à environ 300 mm la distance séparant le tronc et l'effecteur (ligne pointillée de gauche). Cette distance sera d'environ 600 mm pour un mouvement hors phase de même amplitude (ligne pointillée de droite).

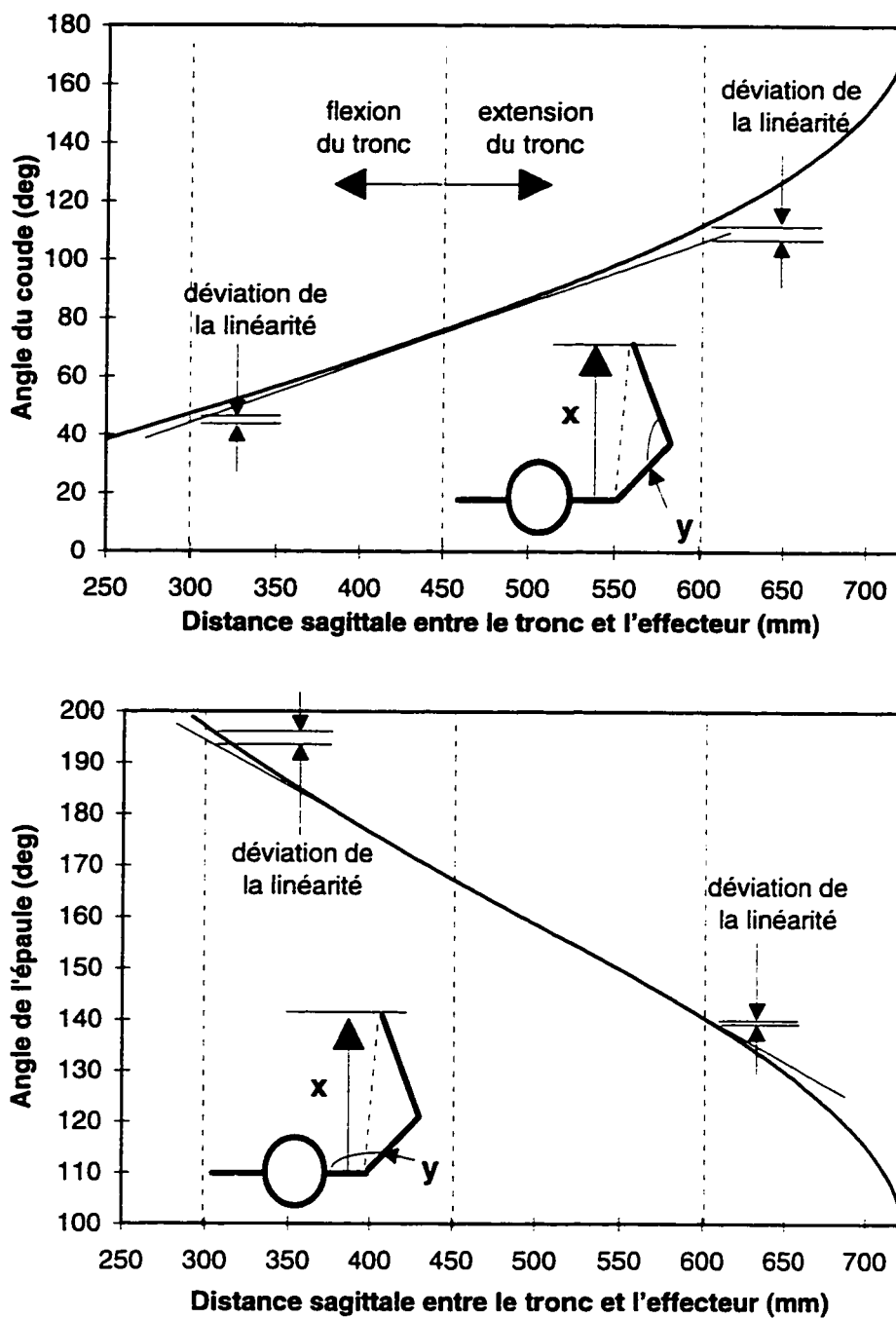


Figure 7.5 Les relations entre les angles du coude et de l'épaule et la distance sagittale séparant le tronc et l'effecteur. Les lignes verticales pointillées indiquent les distances finales moyennes séparant le tronc de l'effecteur lors d'essais avec le tronc en phase (300 mm), hors phase (600 mm) et sans mouvement du tronc (450 mm).

Une tangente à la courbe est tracée à 450 mm. Celle-ci démontre que la relation entre les deux variables est concave vers le haut, ce qui signifie que les valeurs absolues de flexion et d'extension du coude calculées par une relation linéaire sont respectivement sur-estimées et sous-estimées. Les valeurs exactes de ces erreurs dépendent des paramètres biomécaniques du sujet. Supposons qu'un sujet (ayant des paramètres semblables à ceux utilisés pour calculer la relation illustrée dans le haut de la Figure 7.5) produise des mouvements sagittaux du tronc d'une amplitude de 150 mm dans les deux directions en conservant son effecteur au-dessus de la cible ipsilatérale. La valeur moyenne des angles finaux du coude pour ces deux mouvements du tronc sera légèrement plus en extension que la position du coude lorsque le tronc demeure fixe (obtenue pour un mouvement contrôle). Pour la courbe illustrée à la Figure 7.5, cette surestimation pourrait atteindre 4 ou 5°.

La relation entre l'angle de l'épaule et la distance sagittale séparant le tronc de l'effecteur est illustrée dans le schéma du bas de la Figure 7.5. Contrairement au coude, la courbe prend l'allure d'une sigmoïde; les erreurs d'estimation en utilisant une relation linéaire sont donc en directions opposées. Ceci permet de minimiser l'erreur de comparaison entre la moyenne des angles de l'épaule obtenues lors de mouvements en phase et hors phase et l'angle de l'épaule dans un mouvement contrôle. Cependant, cette relation ne prend probablement jamais cette allure exacte car plusieurs autres degrés de liberté (dont la protraction/retraction) sont présents à l'épaule.

Dans l'article du chapitre 4 (section 4.5.3), la comparaison entre la moyenne des angles articulaires lors de mouvements avec recrutement du tronc et l'angle obtenu dans les mouvements contrôle fournit une différence d'environ 2° pour le coude et l'épaule. Cette valeur ne tient pas compte des différences angulaires existant au début des mouvements de pointage qui sont dues aux ajustements posturaux des sujets entre les mouvements contrôle, en phase ou hors phase. Même en présence de relations non-linéaires entre le mouvement du tronc et les angles articulaires (Figure 7.5) et du recrutement possible des

autres degrés de liberté de l'épaule (la protraction par exemple) et de la colonne vertébrale, le principe de la superposition linéaire est assez bien vérifié au niveau des articulations individuelles.

CHAPITRE VIII

8. CONCLUSION

Les principaux résultats de cette thèse sont les suivants:

1. Même en l'absence de la vision, l'analyse de la coordination entre le membre supérieur et le tronc dans les mouvements de pointage est compatible avec l'hypothèse de l'utilisation de deux synergies indépendantes, la synergie de pointage et la synergie compensatrice.

Le premier objectif de cette thèse consistait à vérifier si l'information visuelle acquise durant un mouvement de pointage impliquant le tronc est cruciale à la subdivision du mouvement global en synergies fonctionnelles indépendantes. La conclusion principale de cette thèse est que, même dépourvu de la vision, le système nerveux semble organiser les mouvements de pointage multiarticulaires sous formes de synergies. La synergie compensatrice est activée avant la synergie de pointage et sa présence est observée pendant encore quelques centaines de millisecondes après la fin de la synergie de pointage.

2. La synergie compensatrice annule substantiellement les effets du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur même lorsque la vision est obstruée. En d'autres mots, le gain de la synergie demeure proche de 1.

Le second objectif visait à étudier les effets du recrutement du tronc sur les erreurs de pointage dans les mouvements réalisés sans la vision. Dans les essais avec un tronc fixe, les sujets génèrent une erreur systématique de pointage, c'est-à-dire que la distribution

des positions pointées ne comprend généralement pas la position de la cible. Ceci suggère qu'ils pointent vers une cible « virtuelle » ayant une position autre que la cible réelle. Un autre résultat important de cette thèse est que, lorsque le tronc est recruté, les nouvelles positions pointées sont reliées non pas à la cible réelle, mais à la cible virtuelle associée aux mouvements sans recrutement du tronc. Chez plusieurs sujets, les valeurs d'amplitude et de direction associées aux mouvements impliquant le déplacement en phase ou hors phase du tronc sont centrées sur celles obtenues lors des pointages sans recrutement du tronc. Ce résultat indique que le gain de la synergie compensatrice est proche de 1. Ainsi, la synergie compensatrice est toujours apte, en l'absence de la vision, à produire des rotations articulaires qui annulent substantiellement l'effet du mouvement du tronc sur la position de l'effecteur. L'information d'origine proprioceptive ou vestibulaire pourrait jouer un rôle dans la production de ces rotations compensatrices.

Une observation intéressante est reliée à l'influence du changement de la direction du mouvement du tronc sur les variables d'amplitude et de direction. Lorsque les sujets pointent vers la cible ipsilatérale, le changement d'un mouvement en phase à hors phase du tronc semble se refléter plus sur la direction que sur l'amplitude des pointages. Du côté controlatéral, c'est l'effet inverse. Ce résultat est peut-être relié aux observations déjà rapportées dans la littérature selon lesquelles les changements aux conditions de la tâche ont des effets différents sur l'amplitude et la direction des mouvements de pointage.

3. Le gain de la synergie de pointage pourrait être sous le contrôle du système nerveux.

La pleine compensation de l'influence du tronc n'est observée que lors d'essais réalisés en présence de la vision. Lorsque la vision est absente, le gain de la synergie compensatrice diffère de 1 dans une majorité de sujets. Ce phénomène se traduit généralement par une sous-compensation de l'influence du tronc dont une partie est transmise à l'effecteur. Cette capacité de conserver une partie de la contribution d'un degré de liberté au mouvement de l'effecteur rappelle le contrôle actif du gain du réflexe

vestibulo-oculaire dans la coordination des mouvements des yeux et de la tête. Dans cette coordination, les mouvements de la tête peuvent contribuer en partie au déplacement du regard vers une cible visuelle lorsque le seul déplacement des yeux est insuffisant. Une semblable stratégie motrice dans la coordination entre le membre supérieur et le tronc pourrait être mise au profit de la réalisation de mouvements de pointage vers des cibles placées hors de la zone d'atteinte des articulations du membre supérieur.

4. Le système nerveux pourrait utiliser des combinaisons linéaires des deux synergies lors des mouvements impliquant le tronc, en accord avec le principe de la superposition. Cependant, les synergies elles-mêmes ne peuvent pas être représentées par des vecteurs.

Le troisième objectif de cette thèse concernait les relations entre les articulations au sein des synergies et le mode de combinaison de ces synergies. L'analyse par composantes principales démontre que la première composante (pouvant être représentée par un vecteur dans l'espace articulaire) permet d'expliquer une importante partie de la variance associée à la synergie de pointage, à la synergie compensatrice, et à l'utilisation simultanée des deux synergies. Le vecteur associé à la synergie compensatrice a été comparé avec celui obtenu par soustraction vectorielle. Une différence angulaire non-négligeable existe entre ces deux vecteurs. Le principe de la superposition est cependant vérifié au niveau des articulations individuelles lorsque la linéarité n'est pas requise. Ceci suggère que la différence angulaire entre les deux vecteurs associés à la synergie compensatrice est due à la supposition incorrecte que les coordinations au sein des synergies sont linéaires. En effet, les synergies ne peuvent pas être représentées par des vecteurs dans l'espace articulaire tel que fait avec l'analyse par composantes principales.

5. Les relations entre les longueurs musculaires, les bras de levier et la configuration anatomique peuvent être fortement non-linéaires, surtout à l'articulation du coude.

Le quatrième objectif avait pour but de quantifier la non-linéarité présente dans les relations entre les positions des degrés de liberté articulaires et deux paramètres des muscles du membre supérieur, soit leurs longueurs et leurs bras de levier. Les équations exprimant les longueurs musculaires et les bras de levier en fonction des angles du poignet, du coude et de l'épaule du membre supérieur ont été établies pour 13 muscles pour des mouvements planaires. Un résultat important est que les variations de longueurs musculaires peuvent être fortement non-linéaires (ordre ≥ 3) en fonction de la configuration du membre, surtout lorsque les bras de levier du muscle étudié varient fortement eux-mêmes en fonction des positions angulaires. Les équations dérivées peuvent être utiles à la prédiction des forces musculaires basée sur le principe de la correspondance biomécanique. Cette étude souligne également l'importance de considérer la non-linéarité des structures musculosquelettiques dans le développement de modèles biomécaniques.

Quelques suggestions d'expériences peuvent être formulées suite aux résultats obtenus dans cette étude. D'abord, il serait intéressant d'examiner l'organisation temporelle des synergies dans un protocole expérimental où le feedback visuel serait retiré au premier mouvement du tronc ou de l'effecteur. Avec le montage expérimental utilisé ici, les sujets ont peut-être sciemment laissé l'effecteur plus longtemps à sa position initiale lors des essais réalisés avec les lunettes afin de bénéficier plus longtemps de la vision de la cible et du mouvement du tronc. Si, en utilisant un appareil permettant le retrait immédiat de la vision au premier mouvement, le délai entre le mouvement de l'effecteur et du tronc est également plus long dans les essais sans vision, il est possible que la vision joue un rôle dans l'initiation de la synergie de pointage. Il serait également intéressant d'étudier plus en détail le contrôle du gain de la synergie compensatrice lorsque la cible est éloignée du sujet de façon à ne pas pouvoir être atteinte par les seules rotations des articulations du membre supérieur. L'étude de l'effet de prismes -qui déplacent virtuellement la position d'une cible dans le champ visuel- sur la synergie compensatrice pourrait également être intéressante. Une étude présentement en cours se situant directement dans le

prolongement des expériences réalisées dans le cadre de cette thèse consiste à causer l'arrêt brusque et imprévu du tronc dans les mouvements de pointage et d'observer l'effet sur la trajectoire de l'effecteur (Feldman et al., en préparation).

En résumé, la redondance et la non-linéarité sont des phénomènes couramment observés dans l'appareil neuromusculosquelettique. De plus, il n'existe pas de correspondance unique entre les commandes centrales émises des zones motrices du cerveau et la production motrice à la périphérie. Toutefois, en l'absence de désordres neurologiques, toutes ces caractéristiques ne semblent pas causer de difficultés au système nerveux dans son contrôle des mouvements volontaires normaux. Cette thèse s'est intéressée aux stratégies que pourrait utiliser le système nerveux face à la redondance articulaire. Les résultats de cette étude suggèrent que, même en l'absence de la vision, le système nerveux pourrait utiliser des synergies indépendantes pour contrôler les systèmes articulaires redondants. De plus, la combinaison des synergies pourrait s'accomplir selon le principe de la superposition.

RÉFÉRENCES

ABBS, J.H. et GRACCO, V.L. (1984) Control of complex motor gestures: orofacial muscle responses to load perturbations of lip during speech. J. Neurophysiol., 51, 705-723.

ABBS, J.H., GRACCO, V.L. et COLE, K.J. (1984) Control of multimovement coordination: Sensorimotor mechanism in speech motor programming. J. Motor Behav., 16, 194-231.

ADAMOVICH, S.V., LEVIN, M.F. et FELDMAN, A.G. (1994) Merging different motor patterns: Coordination between rhythical and discrete single-joint movements. Exp. Brain Res., 99, 325-337.

ALEXANDROV, A., FROLOV, A., et MASSION, J. (1994) Voluntary forward bending in humans: A principal components analysis of axial synergies. Vestibular and neural front, K. Taguchi, M. Igarashi, S. Mori, Elsevier, Amsterdam, 345-348.

AMIS, A.A., DOWSON, D. et WRIGHT, V. (1979). Muscle strengths and musculo-skeletal geometry of the upper limb. Engineering in Medicine, 8, 41-48.

AN, K.N., KWAK, B.M., CHAO, E.Y. et MORREY, B.F. (1984). Determination of muscle and joint forces: a new technique to solve the indeterminate problem. J. Biomech. Engng, 106, 364-367.

ARCHAMBAULT, P., PIGEON, P., FELDMAN, A.G. et LEVIN, M.F. (1997) Recruitment of different degrees of freedom during pointing movements involving the trunk in healthy and hemiparetic subjects. Exp. Brain Res., soumis.

BERKINBLIT, M.B., FELDMAN, A.G. et FUKSON, O.I. (1986) Adaptability of innate motor patterns and motor control mechanisms. Behav. Brain Sc., 9, 585-638.

BERKINBLIT, M.B. et FELDMAN, A.G. (1988) Some problems of motor control. J. Motor Behav., 20, 369-373.

BERNSTEIN, N.A. (1935) The problem of interrelation between coordination and localization. Archives of Biological Science, 38, 1-35 (en russe)

BERNSTEIN, N.A., (1967) The co-ordination and regulation of movements. Pergamon Press, Oxford.

BISHOP, G., MAH, C.D., HULLIGER, M., et WOJCIECHOWSKI, A. (1996) A new quantitative analysis of quadrupedal gait. Society for Neuroscience Abstracts, 804, 2042.

BOGDUK, N., MACINTOSH, J.E. et PEARCY, M.J. (1992) A universal model of the lumbar back muscles in the upright position. Spine, 17, 897-913.

BRAND, R.A., PEDERSEN, D.R. et FRIEDERICH, J.A. (1986) The sensitivity of muscle force predictions to changes in physiologic cross-sectional area. J. Biomechanics, 19, 589-596.

BRAUS, H. (1954). Anatomic Der Menschen, Springer-Verlag, Berlin.

BUCHANAN, T.S., MONIZ, M.J., DEWALD, J.P. et RYMER W.Z. (1993) Estimation of muscle forces about the wrist joint during isometric tasks using an EMG coefficient method. J. Biomechanics, 26, 547-560.

BUCHANAN, T.S. et SHREEVE, D.A. (1996) An evaluation of optimization techniques for the prediction of muscle activation patterns during isometric tasks, J. Biomech. Engng, 118, 565-574.

BURKE, R.E. (1990) Selective recruitment of motor units. Motor control: concepts and issues, D.R. Humphrey et H.-J. Freund, Wiley, Toronto, 5-21.

CARNAHAN, H. et MARTENIUK, R.G. (1991) The temporal organization of hand, eye and head movements during reaching and pointing. J. Motor Behav., 23, 109-119.

CARNAHAN, H. et MCFADYEN, B.J. (1996) Visuomotor control when reaching toward and grasping moving targets. Acta Psychologica, 92, 17-32.

CHOLEWICKI, J. et MCGILL S.M. (1994) EMG assisted optimization: a hybrid approach for estimating muscle forces in an indeterminate biomechanical model. J. Biomechanics, 27, 1287-1289.

CHOLEWICKI, J., MCGILL S.M. et NORMAN, R.W. (1995) Comparison of muscle forces and joint load from an optimization and EMG assisted lumbar spine model: towards development of a hybrid approach. J. Biomechanics, 28, 321-331.

COHEN, A.H., ERMENTROUT, G.B., KIEMEL, T., KOPELL, N., SIGVARDT, K.A. et WILLIAMS, T.L. (1992) Modelling of intersegmental coordination in the lamprey central pattern generator for locomotion. Trends Neurosci., 15, 434-438.

COHEN, A.H, ROSSIGNOL, S. et GRILLNER, S. (1988) Neural control of rhythmic movements in vertebrates, Wiley, New York.

CRENNA, P., FRIGO, C., MASSION, J., et PEDOTTI, A. (1987) Forward and backward axial synergies in man. Exp. Brain Res., 65, 538-548.

CROWNINSHIELD, R.D. (1978) Use of optimization techniques to predict muscle forces, J. Biomech. Engng, 100, 88-92.

CROWNINSHIELD, R.D. et BRAND, R.A. (1981) A physiologically based criterion on muscle force prediction in humans. J. Biomechanics, 14, 793-801.

CRUSE, H., WISCHMEYER, E., BRUWER, M., BROCKFIELD, P. et DRESS, A. (1990) On the cost functions for the control of the human arm movement, Biol. Cybern., 62, 519-528.

DE GRAAF, J.B., DENIER VAN DER GON et J.J., SITTING, A.C. (1996) Vector coding in slow goal-directed arm movements. Perception & Psychophysics, 58, 587-601.

DEAN, J. et BRUWER, M. (1994) Control of human arm movements in two dimensions: paths and joint control in avoiding simple linear obstacles. Exp. Brain Res., 97, 497-514.

DESMURGET, M., JORDAN, M., PRABLANC, C. et JEANNEROD, M. (1997) Constrained and unconstrained movements involve different control strategies. J. Neurophysiol., 77, 1644-1650.

DESMURGET, M. et PRABLANC, C. (1997) Postural control of three-dimensional prehension movements. J. Neurophysiol., 77, 452-464.

DESMURGET, M., ROSETTI, Y., JORDAN, M., MECKLER, C. et PRABLANC, C. (1997) Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. Exp. Brain Res., 115, 180-186.

DUL, J., TOWNSEND, M.A., JOHNSON, R. et SHIAMI, R. (1984a) Muscular synergism. I. On criteria for load sharing between synergistic muscles. J. Biomechanics, 17, 663-673.

DUL, J., JOHNSON, R., SHIAMI, R. et TOWNSEND, M.A. (1984b) Muscular synergism. II. A minimum fatigue criterion for load sharing between synergistic muscles. J. Biomechanics, 17, 675-684.

FELDMAN, A.G., ARCHAMBAULT, P., MA, S., MITNITSKI, A. et LEVIN, M.F. (1997) Referent body configuration in the control of multiple muscles during human movements, J. Neurophysiol., soumis.

FELDMAN, A.G. et LEVIN, M.F. (1993). Control variables and related concepts in motor control. Concepts in Neuroscience, 4, 25-51.

FELDMAN, A.G. et LEVIN, M.F. (1995) The origin and use of frames of reference in motor control. Behav. Brain Sc., 18, 723-806.

FLANAGAN, J.R., OSTRY, D.J. et FELDMAN, A.G. (1990). Control of human jaw and multi-joint arm movements. Cerebral control of speech and limb movements, G.E. Hammond, Springer-Verlag, London, 29-58.

FLANAGAN, J.R., OSTRY, D.J. et FELDMAN, A.G. (1993). Control of trajectory modifications in target-directed reaching. J. Motor Behav., 25, 140-152.

FLANDERS, M., HELMS TILLERY, S.I., et SOECHTING, J.F. (1992) Early stages in sensori-motor transformations. Behav. Brain Sc., 15, 309-362.

FLASH, T. et MUSSA-IVALDI, F. (1990). Human arm stiffness characteristics during the maintenance of posture. Exp. Brain Res., 82, 315-326.

FLASH, T. (1987) The control of hand equilibrium trajectories in multi-joint arm movements, Biol. Cybern., 57, 257-274.

GEORGOPOULOS, A.P., KETTNER, R.E. et SCHWARTZ, A.B. (1988) Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neuronal population. J. Neurosci., 8, 2928-2937.

GERBEAUX, M., PERTUZON, E., TURPIN, E. et LENSEL-CORBEIL, G. (1993). Determination of the length of the lever arm of the triceps brachii. J. Biomechanics, 26, 795.

GIELEN, C.C.A.M. et VAN INGEN SCHENAU, G.J. (1992) The constrained control of force and position by multilink manipulators. IEEE Trans. on Systems, Man and Cybernetics, 22, 1214-1219.

GISZTER, S.F., MCINTYRE, J. et BIZZI, E. (1989) Kinematic strategies and sensorimotor transformations in the wiping movements of frogs. J. Neurophysiol., 62, 750-767.

GORDON, J., GHILARDI, M.F. et GHEZ, C. (1994) Accuracy of planar reaching movements I. Independence of direction and extent variability. Exp. Brain Res., 99, 97-111.

GRACOVETSKY, S., FARFAN, H. et LAMY, C. (1981) The mechanism of the lumbar spine, Spine, 249-262.

GURFINKEL, V.S., KOTS, Y.M., PALTSEV E.I. et FELDMAN A.G. (1971) The compensation of respiratory disturbances of the erect posture of man as an example of the organization of inter-articular interaction. Models of the structural-functional organization of certain biological systems, I.M. Gelfand, V.S. Gurfinkel, S.V. Fomin, M.L. Tsetlin, MIT Press, Cambridge MA, 310-321.

GUTFREUND, Y., FLASH, T., YAROM, Y., FIORITO, G., SEGEV, I. et HOCHNER, B. (1996) Organisation of octopus arm movements: a model system for studying the control of flexible arms. J. Neuroscience, 16, 7297-7307.

HAGGARD, P., HUTCHINSON, K. et STEIN, J. (1995) Patterns of coordinated multi-joint movement. Exp. Brain Res., 107, 254-266.

HAPPEE, R. (1994). Inverse dynamic optimization including muscular dynamics, a new simulation method applied to goal directed movements. J. Biomechanics, 27, 953-960.

HASAN, Z. (1986) Optimized movement trajectories and joint stiffness in unperturbed, inertially loaded movements, Biol. Cybern., 53, 373-382.

HENNEMAN, E. et OLSON, C.B. (1965) Relations between structure and function in the design of skeletal muscles. J. Neurophysiol., 28, 581-598.

HERZOG, W. et LEONARD, T.R. (1991) Validation of optimization models that estimate the forces exerted by synergistic muscles, J. Biomechanics, 24(S1), 31-39.

HORAK, F.B. et NASHNER, L.M. (1986) Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations. J. Neurophysiol., 55, 1369-1381.

HORE, J., WATTS, S. et VILIS, T. (1992) Constraints on arm position when pointing in three dimensions: Donder's law and the Fick gimbal strategy. J. Neurophysiol., 68, 374-383.

HORII, E., AN, K.N. et LINSCHIED, R.L. (1993). Excursion of prime wrist tendons. J. Hand Surg., 18A, 83-90.

JACOBSON, M.D., YEATMAN, P., SOKOLOFF, B. et LIEBER, R.L. (1993). Relationship between moment arms and muscle properties during wrist joint rotation. Trans. of the Orthopaedic Research Society, 18, 318.

JEANNEROD, M. (1984) The timing of natural prehension movements. J. Mot. Behav., 16, 235-254.

JEANNEROD, M. (1988) The neural and behavioral organization of goal-directed movements, Oxford University Press, Oxford.

JOHNSON, J.L. et SHARPE, J.A. (1994) The initial vestibulo-ocular reflex and its visual enhancement and cancellation in humans. Exp. Brain Res., 99, 302-308.

JOHNSON, R.A. et WICHERN, D.W. (1992) Applied multivariate statistical analysis, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

JORGENSEN, K. et BANKOV, S. (1971). Maximum strength of elbow flexors with pronated and supinated forearm. Medicine and Sport, Biomechanics II, Vol. 6, J. Vredenburg, J. Wartenweiler, S Karger, Basel, 181-184.

KALASKA, J.F. (1991) What parameters of reaching are encoded by discharges of cortical cells? Motor control: concepts and issues, D.R. Humphrey et H.-J. Freund, Wiley, Toronto, 307-330.

KAMINSKI, T.R., BOCK, C., et GENTILE, A.M. (1995) The coordination between trunk and arm motion during pointing movements. Exp. Brain Res., 106, 457-466.

KELSO, J.A., TULLER, B., VATIKIOTIS-BATESON, E. et FOWLER, C.A. (1984) Functionally specific articulatory cooperation following jaw perturbations during speech: evidence for coordinative structures. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform., 10, 812-832.

KLEWENO, D.G. et WINTERS, J.M. (1988). Sensitivity of upper-limb strength curves to 3-d geometry: model results. Advances in Bioengineering, BED-8, ASME Winter Annual Meeting, 159-162.

KOSHLAND, G.F. et HASAN, Z. (1994) Selection of muscles for initiation of planar, three-joint arm movements with different final orientations of the hand. Exp. Brain Res., 98, 157-162.

KUECHLE, D.K., NEWMAN, S.R., ITOI, E., MORREY, B.F. et NIEBUR, G.L. (1993). Rotator cuff function during humeral elevation in 4 planes. Trans. of the Orthopaedic Research Society, 18, 138.

- LASHLEY, K.S. (1930) Basic neural mechanisms in behavior. Psychological Review, 37, 1-24.
- LATASH, M. (1993) Control of human movement, Human Kinetic, Champaign, IL.
- LESTIENNE, F.G. et GURFINKEL, V.S. (1988) Postural activity in weightlessness: A dual process underlying adaptation to an unusual environment. Trends in Neuroscience, 11, 359-363.
- MA, S. ET FELDMAN, A.G. (1995) Two functionally different synergies during arm reaching movements involving the trunk. J. of Neurophysiol. 73, 2120-2122.
- MACPHERSON, J.M. (1991) How flexible are muscle synergies? Motor control: concepts and issues, D.R. Humphrey et H.-J. Freund, Wiley, Toronto, 33-47.
- MAH, C., HULLIGER, M., LEE, R.G., et O'CALLAGHAN, I.S. (1994) Quantitative analysis of human movement synergies: Constructive pattern analysis for gait. J. Motor Behav., 26, 83-102.
- MCGILL, S.M. et NORMAN, R.W. (1986) Partitioning of the L4-L5 dynamic moment into disc, ligamentous, and muscular components during lifting, Spine, 11, 666-678.
- MESSIER, J. et KALASKA, J.F. (1997) Differential effect of task conditions on errors of direction and extent of reaching movements, Exp. Brain Res., 115, 469-478.
- MORRISON, S. et NEWELL, K.M. (1996) Inter- and intra-limb coordination in arm tremor. Exp. Brain Res., 110, 455-464.
- MURPHY, P.R. et HAMMOND, G.R. (1991) The role of cutaneous afferents in the control of gamma motoneurons during locomotion in the decerebrate cat. J. Physiol. (Londres), 434, 525-547.
- MURRAY, W.M., DELP, S.L. et BUCHANAN, T.S. (1995). Variation of muscle moment arms with elbow and forearm position. J. Biomechanics, 28, 513-525.
- MUSSA-IVALDI, F.A., MORASSO, P. et ZACCARIA, R. (1989) Kinematic networks. A distributed model for representing and regularizing motor redundancy. Biol. Cybern., 60, 1-16.
- NASHNER, L.M. et MCCOLLUM, G. (1985) The organisation of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis. Behav. Brain Sc., 8, 135-172.

- OHNISHI, N., RYU, J., COLBAUGH, R. et ROWEN, B. (1991). Moment arms of the prime wrist motors and extrinsic finger motors at the wrist. Trans. of Orthopaedic Research Society, 16, 567.
- PAILLARD, J. et BROUCHON, M. (1974) A proprioceptive contribution to the spatial encoding of position cues for ballistic movements. Brain Res., 71, 273-284.
- PEDOTTI, A., KRISHNAN, V.V. et STARK, L. (1978) Optimization of muscle force sequencing in human locomotion. Math. Biosciences, 38, 57-76.
- PENROD, D.D., DAVY, D.T. et SINGH, D.P. (1974) An optimization approach to tendon force analysis. J. Biomechanics, 7, 123-129.
- PIGEON, P., FELDMAN, A.G. et YAHIA, L.H. (1996) The coordination of arm and trunk movements during pointing in the absence of vision. Engineering Foundation's 9th International Conference on Biomechanics and Neural Control of Movement, p. 69-70.
- PIGEON, P., YAHIA, L.H., MITNISKI, A.B. et FELDMAN, A.G. (1997) Vector analysis of independent kinematic synergies in arm-reaching movements involving the trunk. Society for Neuroscience Abstracts, p. 2089.
- PIO, A., RENDINA, M., GRASSI, F. et CECILIANI, L. (1993). Abductor muscle excursions and moment arm determinations in the shoulders. J. Biomechanics, 26, 795.
- PRABLANC, C., ECHALLIER, J.E., JEANNEROD, M. et KOMILIS, E. (1979) Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. Biol. Cybern., 35, 183-187.
- RAIKOVA, R. (1992) A general approach for modelling and mathematical investigation of the human upper limb, J. Biomechanics, 25, 857-867.
- RAMOS, C.F. et STARK, L.W. (1990) Postural maintenance during fast-forward bending: a model simulation experiment determines the "reduced trajectory". Exp. Brain Res., 82, 651-657.
- RÖSBLAD, B. (1997) Role of visual information for control of reaching movements in children. J. Motor Behav., 29, 174-182.
- ROSENBAUM, D.A., ENGELBRECHT, S.E., BUSHE, M.M. et LOUKOPOULOS, L.D. (1993), Knowledge model for selecting and producing reaching movements, J. Motor Behav., 25, 217-227.

- ROSENBAUM, D.A., LOUKOPOULOS, L.D., MEULENBROEK, R.G., VAUGHAN, J. et ENGELBRECHT, S.E. (1995) Planning reaches by evaluating stored postures. Psychological Review, 102, 28-67.
- ROSETTI, Y., DESMURGET, M. et PRABLANC, C. (1995) Vectorial coding of movement: vision, proprioception or both? J. Neurophysiol., 74, 457-463.
- ROSETTI, Y., MECKLER, C. et PRABLANC, C. (1994a) Is there an optimal arm posture? Deterioration of finger localization precision and comfort sensation in extreme arm-joint postures. Exp. Brain Res., 99, 131-136.
- ROSETTI, Y., STELMACH, G., DESMURGET, M., PRABLANC, C. et JEANNEROD, M. (1994b) The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and variability. Exp. Brain Res., 101, 323-330.
- SALING, M., STELMACH, G.E., MESCHERIAKOV, S. et BERGER M. (1996) Prehension with trunk assisted reaching. Behav. Brain Res., 80, 153-160.
- SCHULTZ, A.B. et ANDERSSON, G.B. (1981) Analysis of loads on the lumbar spine. Spine, 6, 76-82.
- SEIF-NARAGHI, A.H. et WINTERS, J.M. (1990) Optimized strategies for scaling goal-directed dynamic limb movements. Multiple Muscle Systems, J.M. Winters et S.L.-Y. Woo, Springer-Verlag, New York, 312-334.
- SEIREG, A. et ARVIKAR, R.J. (1973). A mathematical model for evaluation of forces in lower extremities of the musculo-skeletal system. J. Biomechanics, 6, 313-326.
- SEIREG, A. et ARVIKAR, R.J. (1989). Biomechanical analysis of the musculoskeletal structure for medicine and sports, Hemisphere Publishing Corporation, New York.
- SOECHTING, J.F. et LACQUANTI, F. (1983) Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location. J. Neurophysiol., 49, 548-564.
- SOKAL, R.R. et ROHLF F.J. (1981) Biometry, 2^e édition, W.H. Freeman and Company, New York.
- STELMACH, G. et WANG, J. (1997) How does the trunk assist reach-to-grasp movements during prehensile tasks? International Society for Postural and Gait Research Abstracts.
- STERN, J.T. (1971). Investigations concerning the theory of 'spurt' and 'shunt' muscles. J. Biomechanics, 4, 437-453.

ST-ONGE, N., ADAMOVICH, S.V., et FELDMAN, A.G. (1997) Control processes underlying elbow flexion movements may be independent of kinematic and electromyographic patterns: experimental study and modelling. Neuroscience, 79, 295-316.

THE MATHWORKS, INC. (1992). MATLAB Reference Guide, Natick, MA.

TOLBERT, J.R., BLAIR, W.F., ANDREWS, J.G. et CROWNINSHIELD, R.D. (1985). The kinetics of normal and prosthetic wrists. J. Biomechanics, 18, 887-897.

TURVEY, M.T. (1990) Coordination. American Psychologist, 45, 938-953.

TWEED, D. et VILIS, T. (1990) Geometric relations of eye position and velocity vectors during saccades. Vision Research, 30, 111-127.

UNO, Y., KAWATO, M. et SUZUKI, R. (1989) Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement: minimum torque-change model. Biol. Cybern., 61, 89-101.

VAN BOLHUIS, B.M. et GIELEN, C.C.A.M. (1997) The relative activation of elbow-flexor muscles in isometric flexion and in flexion/extension movements. J. Biomechanics, 30, 803-811.

VAN DER HELM, F.C.T. et VEENBAAS, R. (1991). Modelling the mechanical effect of muscles with large attachment sites: application to the shoulder mechanism. J. Biomechanics, 24, 1151-1163.

VAN DER HELM, F.C.T. (1994). Analysis of the kinematic and dynamic behavior of the shoulder mechanism. J. Biomechanics, 27, 527-550.

VAN ZUYLEN, E.J., VAN VELZEN, A. et DENIER VAN DER GON, J.J. (1988). A biomechanical model for flexion torques of human arm muscles as a function of elbow angle. J. Biomechanics, 21, 183-190.

VINDRAS, P. et VIVIANI, P. (1997) Frames of reference and control parameters in visuo-manual pointing. J. Exp. Psych.: Human Percept. Performance, sous presse.

WEEKS, D.L., AUBERT, M.P., FELDMAN, A.G. et LEVIN, M.F. (1996) One-trial adaptation of movement to changes in load. J. Neurophysiol., 75, 60-74.

WINDHORST, U.R. (1991) What are the output units of motor behavior and how are they controlled? Motor control: concepts and issues, D.R. Humphrey et H.-J. Freund, Wiley, Toronto, 101-119.

WINTERS, J.M. et KLEWENO, D.G. (1993). Effect of initial alignment on muscle contributions to isometric strength curves. J. Biomechanics, 26, 143-153.

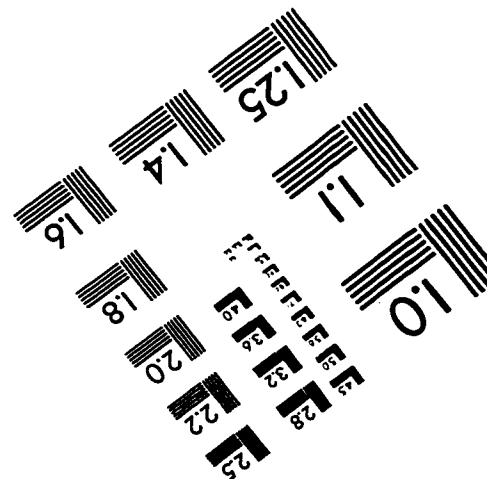
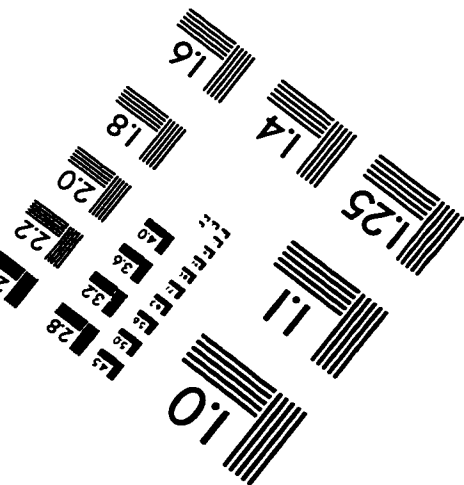
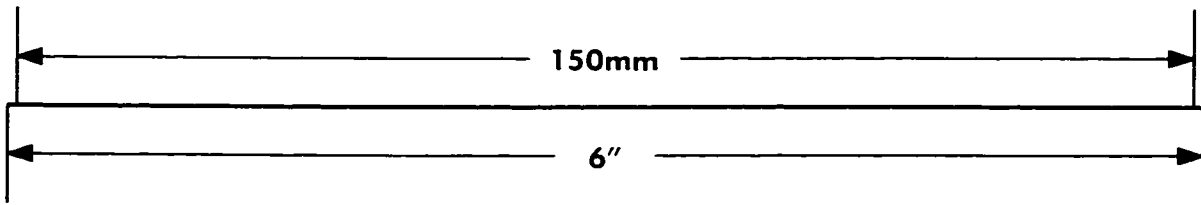
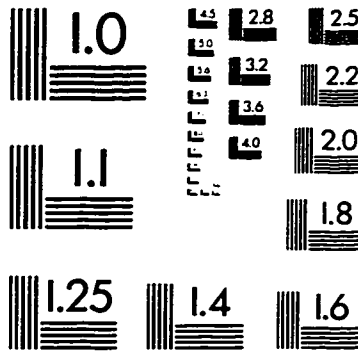
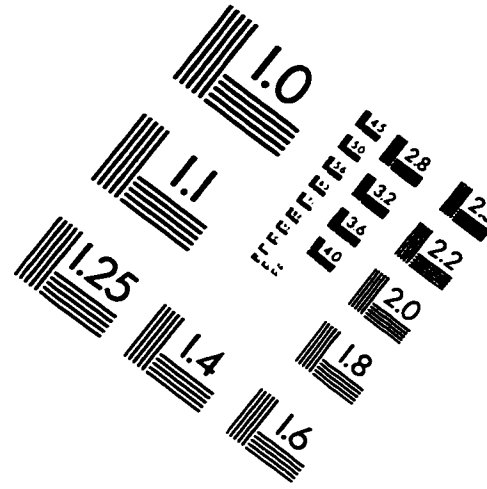
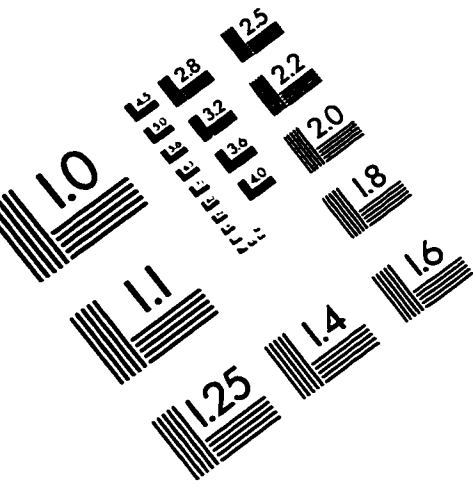
WINTERS, J.M. et STARK, L. (1988). Estimated mechanical properties of synergistic muscles involved in movements of a variety of human joints. J. Biomechanics, 21, 1027-1041.

WOOD, J.E., MEEK, S.G. et JACOBSEN, S.C. (1989). Quantitation of human shoulder anatomy for prosthetic arm control - ii. anatomy matrices. J. Biomechanics, 22, 309-325.

YEO, B.P. (1976). Investigations concerning the principle of minimal total muscular force. J. Biomechanics, 9, 413-416.

ZAJAC, F.E., WICKE, R.W. et LEVINE, W.S. (1984). Dependence of jumping performance on muscle properties when humans use only calf muscles for propulsion. J. Biomechanics, 17, 513-523.

IMAGE EVALUATION TEST TARGET (QA-3)



APPLIED IMAGE, Inc
1653 East Main Street
Rochester, NY 14609 USA
Phone: 716/482-0300
Fax: 716/288-5989

© 1993, Applied Image, Inc., All Rights Reserved