

Modulation du traitement cortical des informations visuelles et somatosensorielles en situation d'incongruence: une approche électroencéphalographique

Nicolas Lebar

▶ **To cite this version:**

Nicolas Lebar. Modulation du traitement cortical des informations visuelles et somatosensorielles en situation d'incongruence: une approche électroencéphalographique. Neurosciences. Aix Marseille Université, 2016. Français. NNT : . tel-01461448

HAL Id: tel-01461448
https://amu.hal.science/tel-01461448

Submitted on 8 Feb 2017

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

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



Aix-Marseille Université

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé
UFR Sciences et Technologies
Laboratoire de Neurosciences Cognitives (CNRS UMR 7291)

THESE

Présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur de l'Université d'Aix-Marseille
Discipline : Neurosciences

Modulation du traitement cortical des informations visuelles et somatosensorielles en situation d'incongruence: une approche électroencéphalographique

Présentée par
Nicolas LEBAR

Sous la direction du docteur Jean BLOUIN
Soutenue publiquement le 30 septembre 2016

Composition du Jury

Yann COELLO	PR CNRS	Université de Lille	Rapporteur
Alessandro FARNE	DR-INSERM	Université Lyon 1	Rapporteur
Nicole MALFAIT	CR-HDR CNRS	Aix-Marseille Université	Examinatrice
François BONNETBLANC	MCU-HDR-INSERM	Université de Bourgogne	Examinateur
Michel GUERRAZ	PR-CNRS	Université Savoie Mont-Blanc	Examinateur
Jean BLOUIN	DR-CNRS	Aix-Marseille Université	Directeur

“En science, la phrase la plus excitante que l'on peut entendre, celle qui annonce des nouvelles découvertes, ce n'est pas "Eureka" mais c'est "drôle".”

Isaac Asimov



Résumé de la thèse

Au moins depuis Woodworth (1899), la communauté scientifique reconnaît l'importance de la vision dans le contrôle du mouvement volontaire. Parallèlement, nous savons que l'utilisation des informations somatosensorielles dans la production de mouvements, dont l'étude a largement été initiée par Sherrington également au début du siècle dernier, est également indispensable. Cependant, la littérature reste relativement pauvre concernant les corrélats neuronaux du traitement des informations sensorielles pendant le contrôle du mouvement. L'objectif du présent travail de thèse vise à mieux comprendre l'implication des informations visuelles et somatosensorielles dans la réalisation de mouvements volontaires fluides et adaptés aux contraintes du monde qui nous environne. Plus précisément, nos travaux visent à étudier les mécanismes de pondération des informations visuelles et somatosensorielles dans le contrôle du mouvement volontaire visuoguidé de la main lorsque les retours sensoriels de ces deux canaux véhiculent des informations spatiales congruentes ou incongruentes.

Une incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles apparaît dans la vie courante lorsque l'on porte des lunettes de correction ou que l'on utilise une souris d'ordinateur pour la première fois. Il est également possible de recréer expérimentalement cette situation d'incongruence, comme nous l'avons fait dans nos travaux, en décalant l'environnement visuel perçu des participants par l'intermédiaire de miroirs ou par l'utilisation d'un dispositif informatique. Dans de telles situations, nous avons demandé aux participants de suivre les contours d'une forme géométrique irrégulière avec un stylet sur une tablette graphique, au travers de protocoles expérimentaux qui permettaient ou non une adaptation à l'incongruence sensorielle. L'activité cérébrale des régions visuelles, somatosensorielles et pariétales postérieures a été enregistrée en électroencéphalographie, et quantifiée par la mesure de l'amplitude de potentiels évoqués visuels [Etude 1] et de la puissance des bandes de fréquences alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) et gamma (50-80 Hz) [Etudes 2 et 3]. Nous avons ainsi principalement mis en évidence que le mouvement visuoguidé entraînait une augmentation de l'activité au niveau des aires corticales visuelles. De plus, nous avons montré que le contrôle du mouvement en situation d'incongruence induisait une plus grande augmentation de l'excitabilité des cortex visuels, somatosensoriels et pariétaux postérieurs. Ces modulations reflèteraient des mécanismes de pondération du traitement de ces entrées sensorielles dans le but de s'adapter à cette situation. De manière intéressante, au niveau du cortex somatosensoriel, la situation d'incongruence sensorielle entraînait parallèlement une réduction

spécifique de puissance gamma, probable reflet d'un état non adapté des participants, et qui pourrait bénéficier au contrôle du mouvement par réduction de l'intensité de l'incongruence. Enfin, nous avons mis en évidence que l'apprentissage moteur (ou le sur-apprentissage moteur) lors d'une tâche sans conflit ainsi que l'adaptation visuomotrice lors d'une tâche avec conflit conduisait à la réduction de l'activité au niveau du cortex occipital postérieur et du cortex pariétal postérieur droit.

Nos travaux plaident en faveur de l'existence de mécanismes de pondérations sensorielles qui permettent aux individus d'interagir de la façon la plus adaptée avec leur environnement en fonction du contexte sensoriel du mouvement. Plus généralement, nos résultats soutiennent l'idée que notre système nerveux est en mesure de moduler localement son activité en fonction de la pertinence du traitement des informations pour répondre aux exigences imposées par le contexte.

Abstract

Since Woodworth (1899), vision is well recognized by the scientific community to be of a great importance to control voluntary movements. Besides, we know that somatosensory information is also essential for that purpose, as shown by works largely initiated by Sherrington at the beginning of the last century. However, the literature provides little information about the neural mechanisms underlying the processing of visual and somatosensory information during voluntary movements. The goal of our doctoral research was to better understand how the brain integrates visual and somatosensory information during the control of movement. More specifically, we investigated the weighting of these sensory inputs in conditions under which they provided either congruent or incongruent information about hand motion.

A visuo-somatosensory incongruence arises in our day-to-day life, for example, when we wear eyeglasses or when we use a computer mouse for the first time. It can also be induced experimentally, as we have done in our experiments, by shifting the visual feedback of the environment with a mirror or a computer device. In experimental paradigms that provided either congruent or incongruent visual and somatosensory information, we asked participants to follow precisely the outline of an irregular shape with a stylus on a digitizing tablet. Brain activity was recorded with an electroencephalographic device, and quantified by measuring visual evoked potentials amplitudes [Study 1], and the power in the alpha (8-12 Hz), beta (15-

25 Hz) and gamma (50-80 Hz) frequency-bands [Studies 2 and 3]. We first evidenced that visually-guided hand movements increased the sensitivity to visual inputs of a large cortical network. Moreover, we showed that controlling movement in a situation with an incongruence between visual and somatosensory input led to a further increase of visual, somatosensory and posterior-parietal cortical excitability. We suggest that these modulations reflect sensory weighting mechanisms in order to attempt to adapt to the sensory incongruence. Interestingly, in the somatosensory areas, we found that the sensory incongruent condition led to a reduction of gamma power, suggesting a reduced integration of somatosensory inputs for controlling movements which might have attenuated the sensory incongruence. Finally, we reported that motor learning (or over-learning) in a task without sensory incongruence and visuomotor adaptation in a task with sensory incongruence both resulted in a reduced activity of the posterior occipital and right posterior parietal cortices.

Taken together, our findings are in line with the existence of a general sensory gain control mechanism driven by the state of adaptation of the sensorimotor system in a given sensory context. More generally, our results argue for the idea that sensory processing is function of the context-dependent relevance of the sensory inputs.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier Jean Blouin sans qui le travail qui est présenté ici n'aurait simplement pas pu voir le jour. Je voudrais notamment le remercier pour sa disponibilité, pour sa patience lors des multiples discussions que nous avons eues, et pour la liberté qu'il m'a laissée dans l'expression de mes idées.

Merci également à toute l'équipe des bases neurales de la sensorimotricité ainsi qu'aux membres du Laboratoire de Neurosciences Cognitives qui m'ont accueilli durant ces années.

Merci à l'équipe des docs et post-docs pour l'ambiance au quotidiens, les blagues pourries, mais aussi les bonnes discussions et les conseils, les repas, les bières, la présence tout simplement et parfois le soutiens. Parmi la fine équipe je pense notamment à Ana, déesse immaculée (hum…) de la guerre, à Romain (… de Pictavien qu'il est !), à Mec Manson à l'humeur et aux piments à la force toujours égale (et capable de s'endormir n'importe où !), au capitaine Tintin toujours à la proue (et jamais à la poupe, ou rarement…), à Olivia et son beau petit chat dans le bureau, à Sylvain le beau Troll BG (tant pour ses conseils sur Matlab que pour sa présence toute magnifique à Baufland !), à Mathieu, ses airs de violon et son divin fromage de la ferme Martin, à Eva pour les apéros les repas et les discussions, à Jérem et Gaëtan pour ces belles discussions dans la mise en place des manips, à Christina (et sa poutine ?), Melle Fontan, Johanna, Svetlana, Simon, Céline, et j'en oublie bien entendu….

Merci à toute la bande des Bij' de la première heure, ceux qui sont et qui ne sont plus, Romain, Rémi, Ralo, Chérin (le dauphin), Maxime, Fred, Emma. Ils sont au début de cette histoire, et sont aussi devenus des amis chers.

Merci à tous les participants aux expériences (on les oublie toujours) !

Merci également aux étudiants que j'ai eu en cours. Ils ne s'en doutent probablement pas, mais ils m'ont aussi beaucoup appris.

Merci à toute la bande des « tontons » et « tatas » que je ne nommerais pas ici (par souci de sécurité, et de place ^^). Qu'ils sachent qu'ils ont toutes zé tous, à leur manière, plus que largement contribué à l'élaboration de ce travail !

Un grand merci à mes parents, Claire et Frédéric pour leur soutien au long de ces années, ainsi qu'à mon frère et ma sœur, Alexandre et Sophie pour leur belle affection.

Merci aussi à mes grands-parents, pour ce qu'ils m'ont apporté et m'apportent encore.

Bien entendu, première entre tous, merci à Agnès pour tout ce qu'elle me donne et sans qui cette partie du chemin n'aurait pas été parcourue. Et merci à mes deux enfants Robin et Gayané qui m'illuminent de leur présence radieuse !

Merci enfin à toutes les personnes que j'ai oublié de remercier et qui se reconnaissent dans cette ligne ! ☺

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE 1

PARTIE A : CONCEPTIONS THEORIQUES 4

CHAPITRE I: ORGANISATION ANATOMIQUE ET FONCTIONNELLE DES SYSTEMES VISUELS, SOMATOSENSORIELS ET MOTEURS 4

I.1 Définitions : mouvement et système nerveux 4

I.2 Organisation du système visuel : du rayon lumineux aux cortex extra-striés 6

I.2.1 L'œil et la rétine 6

I.2.2 Voies visuelles 9

I.2.3 Cortex visuel primaire (strié) 11

I.2.4 Cortex visuels extra-striés 12

I.2.5 Voie ventrale et voie dorsale 15

I.3 Organisation du système somatosensoriel : des capteurs périphériques aux cortex somatosensoriels associatifs 19

I.3.1 Les capteurs périphériques 20

I.3.1.1 Les mécanorécepteurs proprioceptifs 20

I.3.1.2 Les mécanorécepteurs tactiles 21

I.3.2 Voies somatosensorielles 22

I.3.3 Cortex somatosensoriel primaire (SI) 24

I.3.4 Cortex somatosensoriels associatifs 26

I.4 Organisation du système nerveux responsable de la motricité volontaire 28

I.4.1 Niveau segmentaire 28

I.4.2 Centres supra-segmentaires 29

I.4.2.1 Sous ensemble cortical 29

I.4.2.2 Sous ensemble du tronc cérébral, du cervelet, et des noyaux gris centraux 32

I.5 Note sur la plasticité des cartes corticales 33

CHAPITRE II : INTEGRATION DES INFORMATIONS VISUELLES ET SOMATOSENSORIELLES POUR LE CONTROLE DU MOUVEMENT VOLONTAIRE 35

II.1 Représentations spatiales et mouvement volontaire 35

II.1.1 Représentation multisensorielle de la position de l'effecteur manuel et des cibles visuelles contenues dans l'espace péri-personnel 35

II.1.1.1 Référentiels spatiaux 35

II.1.1.2 Codage spatial de la position de l'effecteur 36

II.1.1.3 Codage spatial de la position d'une cible visuelle 38
II.1.2 Utilisation des informations spatiales dans la planification et la correction en ligne des erreurs de mouvements volontaires 38
II.1.2.1 Informations spatiales et planification de la commande motrice 38
II.1.2.2 Informations spatiales et correction en ligne des erreurs motrices 39
II.1.2.3 Cartes corticales visuelles et somatosensorielles 41
II.1.3 Mise en coïncidence et représentations spatiales visuelles et somatosensorielles cohérentes 41
II.1.4 Corrélats neuronaux de l'intégration visuo-somatosensorielle pour le contrôle du mouvement manuel 43
II.1.5 Modèle bayésien de l'intégration des informations sensorielles 43
II.2 Incongruence entre vision et proprioception comme méthode d'investigation des phénomènes de pondérations sensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire 46
II.2.1 Définitions et aspects historiques 46
II.2.2 Adaptation comportementale à la situation d'incongruence entre vision et somesthésie 49
II.2.2.1 Erreurs initiales 51
II.2.2.2 Réduction des erreurs initiales : phénomène d'adaptation 51
II.2.2.3 Adaptation et erreurs consécutives (post-effets) 52
II.2.3 Mécanismes impliqués dans l'adaptation à la situation d'incongruence entre vision et somesthésie 53
II.2.3.1 Ajustement postural 53
II.2.3.2 Correction en ligne et « recalibration stratégique » 53
II.2.3.3 Réalignement spatial 54
II.3 Pondération sensorielle en situation d'incongruence entre vision et somesthésie .. 55
II.3.1 Avantage de l'absence de retours proprioceptifs dans les tâches de dessin en miroir 55
II.3.2 Cortex sensoriels et afférences périphériques 56
II.3.2.1 Etudes en potentiels évoqués 56
II.3.2.2 Etudes microneurographiques 59
II.3.2.3 Différences entre les études en potentiels évoqués et en microneurographie 60
II.3.2.4 Analyse fréquentielle des cortex sensoriels en situation d'incongruence 63
II.3.3 Cortex pariétal postérieur (CPP) et autres régions corticales 64

CHAPITRE III : MODULATIONS CONTEXTUELLES DU TRAITEMENT DES INFORMATIONS VISUELLES ET SOMATOSENSORIELLES 67
III.1 Modulations du traitement des informations visuelles 67
III.1.1 Modulations du traitement des informations visuelles par l'attention volontaire 67

III.1.1.1 Attention spatiale 67
III.1.1.2 Attention portée aux attributs des stimuli 70
III.1.2 Modulation du traitement des informations visuelles par les caractéristiques de la tâche 72
III.1.3 Modulation des informations visuelles par le mouvement visuoguidé 74
III.2.1 Modulations du traitement des informations somatosensorielles par l'attention volontaire 75
III.2.1.1 Attention spatiale 75
III.2.1.2 Attention portée aux attributs des stimuli 77
III.2.2 Modulation des informations somatosensorielles par le mouvement volontaire et les caractéristiques de la tâche 78
III.3 Supports anatomiques de la modulation du traitement contextuel et modèle explicatif 83
III.3.1 Thalamus 83
III.3.2 Cortex préfrontal 85
III.3.2.1 Modulations visuelles 85
III.3.2.2 Modulations somatosensorielles 87
III.3.3 Autres structures cérébrales impliquées dans la modulation des informations sensorielles corticales 88
III.3.4 Modèles internes du mouvement volontaire 90
III.4 Note sur les différences interindividuelles dans l'utilisation des informations sensorielles 93
III.5 Note préliminaire sur l'interprétation des potentiels évoqués et des analyses fréquentielles en EEG 94
III.5.1 Potentiels évoqués 94
III.5.2 Analyses fréquentielles 95

PARTIE B: HYPOTHESES DE TRAVAIL ET CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES 98

CHAPITRE IV: HYPOTHESES DE TRAVAIL 98
IV.1 Définition de la problématique 98
IV.1.1 Retours visuo-somatosensoriels congruents 98
IV.1.2 Retours visuo-somatosensoriels incongruents 99
IV.2 Volets de recherche, hypothèses et prédictions 100
IV.2.1 Retours visuo-somatosensoriels congruents 100
Volet N°1: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et intégratives lors du contrôle du mouvement volontaire en l'absence d'incongruence 100
IV.2.2 Retours visuo-somatosensoriels incongruents 101

Volet N°2: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et associatives pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle 101
Volet N°3: modulation de la sensibilité aux informations somatosensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle 101
Volet N°4: modulation de l'activité au niveau des régions associatives, et plus particulièrement au niveau du cortex pariétal postérieur pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle 102
Volet N°5: modulation de l'activité au niveau des régions visuelles, somatosensorielles et associatives au cours de l'adaptation effective (phases tardives d'adaptation) à la situation d'incongruence 102

CHAPITRE V: CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES 103
V.1 Dispositif expérimental, enregistrement et analyse des données comportementales 103
V.1.1 Dispositif expérimental: miroir et dispositif informatique 103
V.1.1.1 Tâche de dessin en miroir 103
V.1.1.2 Dispositif informatique 105
V.1.2 Enregistrement 106
V.1.2 Analyse des données comportementales 106
V.2 Electroencéphalographie 107
V.2.1 Origine du signal enregistré : genèse des potentiels de surface 107
V.2.1.1 Dipôle élémentaire 107
V.2.1.2 Nécessité d'une sommation des courants 108
V.2.1.3 Matériel d'enregistrement 110
V.2.2 Prétraitement du signal 111
V.2.3 Traitement du signal 112
V.2.3.1 Technique de moyennage et d'analyse des potentiels évoqués 112
V.2.3.2 Décomposition fréquentielle et analyse de l'activité induite 113
V.2.3.2.1 Décomposition fréquentielle 113
V.2.3.2.2 Décomposition Temps-fréquence 114
V.2.3.2.3 Transformation ERD/ERS 115
V.2.4 Techniques d'amélioration de la résolution spatiale 116
V.2.4.1 Localisation topographique au niveau du scalp : Laplacien de surface 117
V.2.4.2 Localisation de sources 117
V.2.4.2.1 Résolution du problème direct 118
V.2.4.2.2 Résolution du problème inverse 119

PARTIE C : CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES.....120

CHAPITRE VI ETUDE N°1: CORRELATS NEURONAUX DES FACILITATIONS DU TRAITEMENT DE L'INFORMATION VISUELLE EN FONCTION DE SA PERTINENCE POUR GUIDER LE MOUVEMENT VOLONTAIRE VISUOGUIDE.....120

VI.1 Résumé de l'article N°1 120

VI.2 Article N°1 122

CHAPITRE VII ETUDE N°2: 135

VII.1 Résumé de l'article N°2 135

VII.2 Article N°2..... 136

VII.3 Complément méthodologique de l'article N°2 : les statistiques robustes 182

VII.3.1 Bootstrap et ANOVA..... 182

VII.3.2 Corrections pour comparaisons multiples 184

VII.3.3 Taille d'effet robuste 186

CHAPITRE VIII ETUDE N°3: 187

VIII.1 Résumé de l'article N°3 187

VIII.2 Article N°3 188

PARTIE D : DISCUSSION 224

CHAPITRE IX REPONSES APPORTEES PAR LES CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES AUX HYPOTHESES FORMULEES DANS CHACUN DES VOLETS DE RECHERCHE 225

IX.1 Volet N°1: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et intégratives lors du contrôle du mouvement volontaire en l'absence d'incongruence 225

IX.1.2 Cortex visuels..... 225

IX.1.2 Cortex somatosensoriels 227

IX.2 Volet N°2: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et associatives pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle..... 228

IX.3 Volet N°3: modulation de la sensibilité aux informations somatosensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle 230

IX.4 Volet N°4: modulation de l'activité au niveau des régions associatives, et plus particulièrement au niveau du cortex pariétal postérieur (CPP) pour le contrôle du

mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle 232
IX.5 Volet N°5: modulation de l'activité au niveau des régions visuelles, somatosensorielles et associatives au cours de l'adaptation effective (phases tardives d'adaptation) à la situation d'incongruence 233
IX.6 Modulation de l'activité corticale en situation d'incongruence : conclusion 235

CHAPITRE X ORIGINALITE DES CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES DU PRESENT TRAVAIL DE THESE 235

CHAPITRE XI LIENS ENTRE POTENTIELS EVOQUES ET ANALYSES FREQUENTIELLES : EXEMPLE DU TRAITEMENT DE L'INFORMATION SOMATOSENSORIELLE DANS LE CONTROLE DU MOUVEMENT 237

CHAPITRE XII LIMITES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES 239
XII.1 Evaluation de l'état de réalignement des représentations spatiales 239
XII.2 Adaptation effective 240
XII.3 Investiguer les liens entre potentiels évoqués et analyses fréquentielles 241
XII.4 Analyses d'essais uniques 241

CONCLUSION 241

LISTE DES PUBLICATIONS 243

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 244

Table des illustrations

Chapitre I

Figure I.1: Précis de la face palmaire d'une main. 5
Figure I.2 : Coupe sagittale de l'œil humain. 8
Figure I.3 : Les différentes couches de cellules nerveuses de la rétine responsables de la transduction et de la transmission de l'information visuelle. 9
Figure I.4 : Cheminement des informations visuelles depuis les nerfs optiques jusqu'au niveau du cortex visuel primaire 10
Figure I.5 : Magnification corticale du cortex visuel 11
Figure I.6 : Le cortex visuel 13
Figure I.7 : Position anatomique de l'aire visuelle V5 chez l'Homme 14
Figure I.8 : Voies visuelles ventrales et dorsales 17
Figure I.9 : Illusion de Müller-Lyer 19
Figure I.10 : Fuseau neuro musculaire et organe tendineux de Golgi. 21
Figure I.11 : Les mécanorécepteurs cutanés. 22
Figure I.12 : voies tri synaptique véhiculant les informations proprioceptives et tactiles. 24
Figure I.13 : Représentation du cortex somatosensoriel primaire (SI). 25
Figure I.14 : Somatotopie du cortex somatosensoriel primaire. 26
Figure I.15 : Aires somatosensorielles et motrices. 28
Figure I.16 : Activité Bold enregistrée en IMRf chez un participant au cours d'une tâche de mouvement des doigts 31
Figure I.17 : Plasticité du cortex sensorimoteur. 34

Chapitre II

Figure II.1 : A priori et illusions visuelles 45
Figure II.2 : Situation d'incongruence entre vision et informations somatosensorielles. 48
Figure II.3 : Amélioration de la performance avec le temps d'exposition active à l'incongruence. 50
Figure II.4 : Les différentes phases de l'adaptation prismatique. 52

Figure II.5 : Adaptation visuomotrice chez une patiente déafférentée. 56
Figure II.6 : Evolution de l'amplitude de la P27 et de la performance lors d'une tâche de suivi de contour d'une forme dans un miroir. 57
Figure II.7 : Protocole expérimental d'incongruence avec miroir placé entre les deux mains... 58
Figure II.8 : Réduction de l'amplitude des potentiels évoqués visuels en fonction du niveau d'adaptation à la situation d'incongruence. 59
Figure II.9 : Microneurographie des afférences proprioceptives durant l'adaptation à une situation d'incongruence. 62
Figure II.10 : Activité Gamma et incongruence visuo-tactile. 64

Chapitre III

Figure III.1 : Attention spatiale visuelle..... 69
Figure III.2 : Modulation de l'activité de base au niveau des aires V4 et V5. 71
Figure III.3 : Influence de la difficulté de la tâche sur l'activité de neurones du cortex visuel primaire. 73
Figure III.4 : Activité dans les cortex visuels et somatosensoriels. 75
Figure III.5 : Attention spatiale et stimuli tactiles. 77
Figure III.6 : Variation attentionnelle de l'utilité de stimuli vibratoires de l'index droit..... 78
Figure III.7 : Modulation des potentiels évoqués lors de l'exécution d'un mouvement volontaire. 79
Figure III.8 : Modulation du seuil de perception et vitesse du mouvement. 80
Figure III.9 : Potentiels évoqués lors de l'utilisation des contraintes gravitaires pour effectuer un pas en avant..... 82
Figure III.10 : Inactivation sélective du noyau du pulvinar latéral du thalamus et activité au niveau de V1 suite à une stimulation visuelle chez le singe 85
Figure III.11 : Représentation du cortex préfrontal dorsolatéral (gauche) chez l'Homme..... 86
Figure III.12 : Potentiels évoqués visuels en EEG et lésions du cortex préfrontal dorsolatéral chez l'Homme 87
Figure III.13 : Schéma simplifié du principe de réafférence développé par Von Holst et Mittelstaedt 91
Figure III.14 : Rythmes alpha enregistrés par Hans Berger en 1929..... 96

Chapitre V

Figure V.1: Dispositifs utilisés dans nos protocoles expérimentaux 104

Figure V.2: Dipôle élémentaire et lignes de courant. Un neurone peut être comparé électriquement à un dipôle élémentaire..... 108

Figure V.3 : Représentation du positionnement de 64 électrodes selon le système standard international 10-20..... 111

Figure V.4 : Représentation d'un potentiel évoqué visuel standard. 113

Figure V.5 : Représentation d'une ondelette de Morlet. 115

Figure V.6 : Représentation temps-fréquence de l'activité pariétale postérieure lors de la préparation et de l'exécution d'un mouvement volontaire de la main..... 116

Chapitre VII

Figure VII.1 : ANOVA et Bootstrap. 184

Introduction générale

Il est saisissant de constater l'importance que les sociétés humaines attribuent au mouvement. J'entends par là, les mouvements du corps humain. Dans nos conceptions, un « bon » contrôle du mouvement et l'entretien quotidien de nos capacités motrices sont associés à une bonne santé, et sont perçus comme des éléments positifs, sains. A l'inverse, les pathologies du mouvement, de la « simple » fracture jusqu'à l'infirmité la plus complète, sont synonymes d'immobilité ou d'anormalité, et sont perçu comme des éléments négatifs, parfois même effrayants. L'importance attribuée au mouvement humain est également parfaitement reflétée par l'engouement que nous montrons à suivre, supporter, admirer et commenter les performances motrices des athlètes de hauts niveaux. N'avons-nous pas un ministère (curieusement) intitulé : « Ministère de la jeunesse **et des sports** », et des budgets considérables alloués à cette « culture » du mouvement (231 millions d'euros[a] pour le « budget sport » 2014)? Ceci, me semble-t-il, souligne que la compréhension des mécanismes de contrôle du mouvement humain est en réalité au centre d'un phénomène « sociétal » majeur.

Au moins depuis les écrits de l'Abbé de Condillac en 1754, l'idée s'est faite que la motricité et les informations sensorielles étaient, pour la plupart des êtres vivants, deux composantes qui se devaient de fonctionner en synergie. L'Abbé postule en effet que les organes de nos sens, que sont par exemple nos yeux, ne pourraient être à l'origine de phénomènes perceptifs s'ils n'étaient pas « déplacés », ou « orientés », par un système moteur capable de les diriger vers les stimuli pertinents. La mise à jour, un bon nombre de décennies plus tard, du réflexe optocinétique[b] (réflexe qui pousse l'œil à suivre une cible en mouvement) est un des multiples exemples de preuves que les sciences du vivant ont apporté à l'appui de cette idée. Mais si le mouvement est indispensable à l'extraction des régularités de notre environnement par l'intermédiaire de nos différents canaux sensoriels, ces informations véhiculées par nos sens

[a] Voir : http://www.sports.gouv.fr/accueil-du-site/a-la-une/article/Presentation-du-budget-2014-du-ministere-des-Sports-de-la-Jeunesse-de-l-Education-populaire-et-de-la-Vie-associative

[b] Voir Masseck et Hoffmann (2009) pour une revue

n'en sont pas moins indispensables pour le contrôle du mouvement lui-même. C'est en réalité autour de cette dernière conception que s'est organisé un vaste champ de recherche dont l'objectif principal a été de comprendre les mécanismes de fonctionnement de ce qui a été nommé « le système sensori-moteur ». Plus précisément, nous pouvons distinguer deux tendances principales parmi l'ensemble des études qui ont contribué à élaborer ce vaste champ d'investigation. Une première correspond aux études qui ont visé à saisir le rôle des informations sensorielles dans le contrôle du mouvement. Il s'agit alors de faire varier la quantité et/ou la qualité des informations sensorielles disponibles, et de mesurer l'impact de ces variations sur l'exécution de différents types de mouvement et/ou sur l'activité cérébrale des régions dédiées au traitement des informations sensorielles et motrices. Une deuxième est représentée par l'ensemble des études qui se sont attachées à comprendre les mécanismes de l'apprentissage moteur. Il s'agit alors de détailler les dynamiques des apprentissages dans différentes situations expérimentales, et pour différents types de mouvements. Là encore, un bon nombre d'études ont mis à profit les avancées technologiques pour investiguer les corrélats neuronaux de ces acquisitions motrices au niveau des cortex sensoriels et moteurs. En ce qui nous concerne, notre travail se situe précisément à la croisée de ces deux tendances puisque nous avons fait varier la qualité des informations visuelles disponibles dans le but d'étudier les corrélats neuronaux liés au contrôle du mouvement d'une part, et ceux liés à l'adaptation à ce nouveau contexte sensoriel d'autre part. Nous avons pour cela induit des situations dans lesquelles les informations visuelles et somatosensorielles étaient incongruentes. A titre d'exemple, cette situation apparaît lorsqu'on tente de contrôler les mouvements de sa main par l'intermédiaire d'un retour visuel dans un miroir. Si ce type d'incongruence visuo-somatosensorielle a déjà été largement utilisé dans des études qui visaient à comprendre les conséquences comportementales d'une telle modification de l'environnement perçu, les mécanismes neuronaux liés à l'induction et à l'adaptation à cette situation sont encore relativement peu compris. Nous aurons l'occasion d'en reparler.

Une notion semble émerger et gagner en importance depuis quelques années au sein de la littérature qui traite de l'utilisation des informations sensorielles à diverses fins, dont le contrôle de la motricité. Il s'agit de la notion de contexte. En effet, de multiples études soulignent que l'importance accordée à l'information sensorielle est en réalité fonction du contexte dans

laquelle elle se trouve. Le contexte est pris ici dans un sens large puisqu'il englobe tant l'environnement sensoriel disponible, que l'individu placé dans cet environnement qui va 'filtrer' les stimuli sensoriels disponibles en fonction de paramètres qui lui sont propres à un moment particulier (objectif, expérience, fatigue,…). En somme, il s'agit de la qualité de l'interrelation entre un individu dans un état particulier et son environnement à un moment donné. En ce qui nous concerne, ces conceptions théoriques très larges offrent un cadre dans lequel nous nous plaçons, et qui nous servira de support pour formuler nos hypothèses et interpréter nos résultats.

Enfin, depuis le pionnier Hans Berger (1929), le développement des méthodes d'investigation de l'activité oscillatoire présente au niveau des réseaux cérébraux, a permis l'émergence d'une communauté active de chercheurs en provenance de champs d'investigation divers. Depuis deux ou trois décennies, ces outils sont également employés dans l'étude du système sensorimoteur, et un bon nombre de travaux représentent à ce jour un support empirique relativement cohérent qui permet de mieux appréhender la compréhension de ce système sensorimoteur. Cependant, certaines incohérences subsistent encore au sein de la littérature, notamment entre les résultats issus de différentes méthodes d'investigation, et de nombreux « vides expérimentaux » et théoriques sont encore à remplir. Le présent travail de thèse a pour objectif de contribuer, modestement, à améliorer la compréhension de ce système sensorimoteur.

Dans une première partie, nous aborderons l'ensemble des conceptions théoriques qui nous ont conduits à formuler nos hypothèses de recherche. A ce titre, nous proposerons une revue de la littérature concernant le traitement des informations visuelles et somatosensorielles, le contrôle du mouvement ainsi que la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle, ces différents aspects étant au centre de notre travail. Dans une seconde partie, nous détaillerons ces hypothèses avant de formuler un certain nombre de considérations méthodologiques. Puis, dans une troisième partie, nous présenterons nos contributions expérimentales. Enfin, dans un quatrième chapitre, nous discuterons nos résultats à la lumière de nos hypothèses et des données issues de la littérature.

Partie A : Conceptions théoriques

Dans cette première partie, nous allons aborder l'ensemble des notions théoriques qui nous ont conduits à l'élaboration de nos hypothèses de recherche. Dans un premier chapitre, nous allons tout d'abord nous attacher à décrire les principaux aspects anatomiques et fonctionnels des systèmes visuels, somatosensoriels et moteurs qui sont au centre de ce présent travail de thèse. Dans un second chapitre, nous détaillerons la manière dont le cerveau humain utilise les représentations spatiales de la main et de cibles à atteindre pour contrôler le mouvement volontaire. Ce second chapitre nous permettra également de préciser en quoi la situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles est un outil intéressant pour étudier les mécanismes de pondération sensorielle dans le contrôle du mouvement volontaire, ainsi que de faire une synthèse sur les phénomènes de modulation de l'activité corticale liée à cette situation. Enfin, dans une troisième et dernière partie, nous montrerons que le traitement des informations visuelles et somatosensorielles est modulé par différents aspects contextuels, et notamment par le mouvement volontaire.

Chapitre I: Organisation anatomique et fonctionnelle des systèmes visuels, somatosensoriels et moteurs

I.1 Définitions : mouvement et système nerveux

Le mouvement biologique, tel que présent chez l'animal et l'humain, peut être défini comme le déplacement de l'ensemble ou d'une partie des segments corporels qui composent l'organisme d'un être vivant. Cette mobilité corporelle nous permet une interaction quotidienne avec notre environnement, et représente ainsi le support d'activités variées telles que la recherche et la consommation de nourriture, les interactions sociales, la recherche de stimuli plaisants ou la fuite. Classiquement, on distingue les mouvements volontaires (actifs), résultats d'une commande motrice élaborée par l'individu qui les réalise, des mouvements involontaires (passifs, réflexes) qui ne résultent pas d'une commande motrice. De même chez la plupart des

animaux, dont l'Homme, on distingue classiquement la motricité somatique de la motricité viscérale. La motricité viscérale désigne les mouvements réalisés par les muscles lisses présents au niveau des viscères et des glandes, sous la dépendance du système nerveux végétatif. Nous ne parlerons pas de cette motricité viscérale dans nos travaux. La motricité somatique, qui va nous intéresser ici, concerne la panoplie des mouvements exécutés par la synergie des muscles striés commandés par le système nerveux somatique. Le système moteur somatique désigne ainsi l'ensemble des effecteurs musculo-squelettiques et du système nerveux somatique dont ils dépendent. Pour le corps humain, ce système moteur somatique organise l'activité coordonnée de pas moins de 600 muscles, diversement insérés sur environ 200 segments osseux, dont 36 muscles et 27 os pour une seule main dont le contrôle moteur va spécifiquement nous intéresser dans notre travail (Figure I.1).

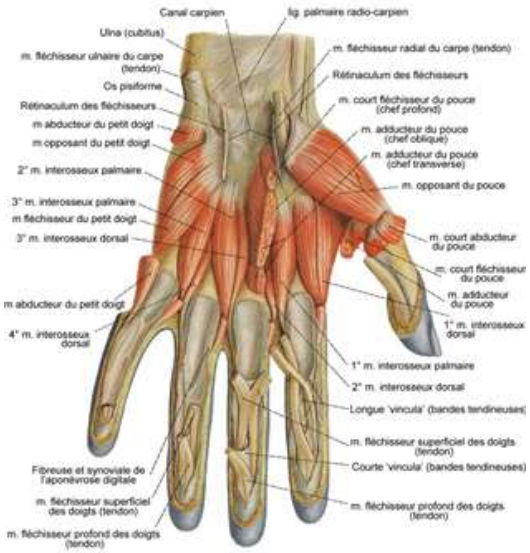


Figure I.1: Précis de la face palmaire d'une main*. Une partie de la complexité de la musculature de cet effecteur y est représentée, et témoigne des grandes possibilités qu'elle offre sur le plan de la diversité des mouvements réalisables. Adapté de* http://www.corpshumain.ca/muscle_bras.php

De manière didactique et organisationnelle, le système nerveux est communément scindé en deux grandes parties: le système nerveux périphérique (SNP) et le système nerveux central (SNC). Le SNC comprend l'ensemble du tissu nerveux contenu dans les enveloppes méningées et osseuses. Le SNP, lui, désigne les nerfs rachidiens et crâniens afférents et efférents, qui « rejoignent » ou « quittent » le système nerveux central. En réalité cependant, ces deux subdivisions centrale/périphérique sont fonctionnellement indissociables.

Nous savons maintenant que le système nerveux bénéficie d'une multitude de retours sensoriels qui lui permettent de contrôler finement le mouvement volontaire. Au moins depuis Woodworth (1899), la communauté scientifique reconnaît l'importance de la vision dans le

contrôle du mouvement volontaire (e.g., Elliot et al., 1995, 2001). Parallèlement, l'utilisation des informations somatosensorielles dans la production de mouvements adaptés à notre environnement, dont l'étude a largement été initiée par Sherrington, a été également bien investiguée depuis lors. De fait, ces deux canaux sensoriels représentent des sources d'informations incontournables pour permettre l'organisation et l'exécution de mouvements volontaires fluides et adaptés aux contraintes du monde qui nous environne. Plus précisément, les informations visuelles et somatosensorielles sont nécessaires pour le contrôle du mouvement volontaire à au moins deux niveaux. D'une part, ces informations sensorielles permettent l'émergence de représentations spatiales de la position de l'effecteur manuel et d'une cible à atteindre, qui sont à l'origine de l'élaboration de commandes motrices adaptées aux contraintes environnementales. D'autre part, ces informations sensorielles permettent la mise en place de mécanismes de correction de l'erreur motrice au cours de l'exécution du mouvement lui-même, corrections que nous dénommerons « en ligne » dans ce document.

L'objectif principal du présent travail de thèse vise à mieux comprendre l'implication des informations visuelles et somatosensorielles dans le contrôle du mouvement volontaire. Dans ce premier chapitre, nous allons ainsi successivement détailler les organisations anatomiques et fonctionnelles de ces deux systèmes sensoriels avant de nous pencher sur celles du système nerveux responsable de la motricité volontaire. Nous conclurons ce chapitre par une note sur la plasticité des systèmes nerveux sensoriels et moteurs.

I.2 Organisation du système visuel : du rayon lumineux aux cortex extra-striés

Le système visuel est composé d'un certain nombre de structures qui vont permettre à l'information visuelle de transiter, nous le verrons, de manière plus ou moins sérielle au travers de différentes structures, et permettre ainsi son utilisation à des fins diverses dont le contrôle du mouvement.

I.2.1 L'œil et la rétine

Même s'il possède une très grande variabilité organisationnelle en fonction des espèces animales au nombre desquelles nous nous rangeons, l'œil est le capteur universel de l'information visuelle. Ce capteur est sensible à la lumière, composée des différentes longueurs

d'ondes de radiations électromagnétiques dont le spectre du visible pour l'être humain s'étend d'environ 400 (violet) à 700 (rouge) nanomètres. Chez l'Homme, l'œil est un capteur globulaire composé de différents tissus dont la partie photosensible, au fond de l'œil, est constituée par la rétine (Oyster, 1999; Figure I.2). Après avoir traversé différents milieux transparents comme l'humeur aqueuse, le cristallin et l'humeur vitrée, les rayons lumineux vont atteindre et exciter les cellules photoréceptrices de la rétine que sont les cônes et les bâtonnets. La répartition des cônes et des bâtonnets est inhomogène sur la rétine (Osterberg, 1935). Environ 4.5 millions de cônes sont présents sur l'ensemble de la rétine, mais la plus grande majorité y sont concentré dans sa partie centrale, formant ainsi la macula. Leur concentration s'accroît encore au fur et à mesure que l'on se rapproche du centre de la macula : la fovéa. Cette concentration de cônes atteint une proportion de près de 1 pour 200 entre la fovéa et la rétine périphérique. A l'inverse, la concentration des bâtonnets est faible au niveau de la fovéa, et s'accroît au niveau des régions périphériques de la rétine (Oyster, 1999). C'est au niveau de ces cellules photoréceptrices (cônes et bâtonnets) que l'énergie lumineuse va être transformée en potentiels d'actions (phénomène de transduction). Ces potentiels d'actions, acheminés aux cellules ganglionnaires par l'intermédiaire des cellules bipolaires, vont gagner les différents relais des voies visuelles en empruntant le nerf optique (Figure I.3). Il est également important de souligner ici que les cônes et les bâtonnets possèdent un degré de convergence différent vers les cellules ganglionnaires. Les cônes présentent des connections souvent proches de un-pour-un avec les cellules ganglionnaires, ce qui permet à la fovéa d'être à l'origine d'une haute acuité visuelle, déterminant ainsi la direction du regard. A l'inverse, les bâtonnets possèdent un degré de convergence plus élevé, puisqu'un plus grand nombre de ces derniers vont converger vers une seule cellule ganglionnaire, limitant par là-même l'acuité visuelle des régions périphériques de la rétine (Baylor et al, 1971; Baylor, 1987). Pour chaque œil, le nerf optique prend naissance au niveau de la partie postérieure de la rétine, et délimite ainsi une zone dépourvue de cellules photoréceptrices, à l'origine d'un « angle mort » d'environ 5° au niveau du champ visuel également appelé « tache aveugle ». Cette tache aveugle est située à environ 15° par rapport à la fovéa.

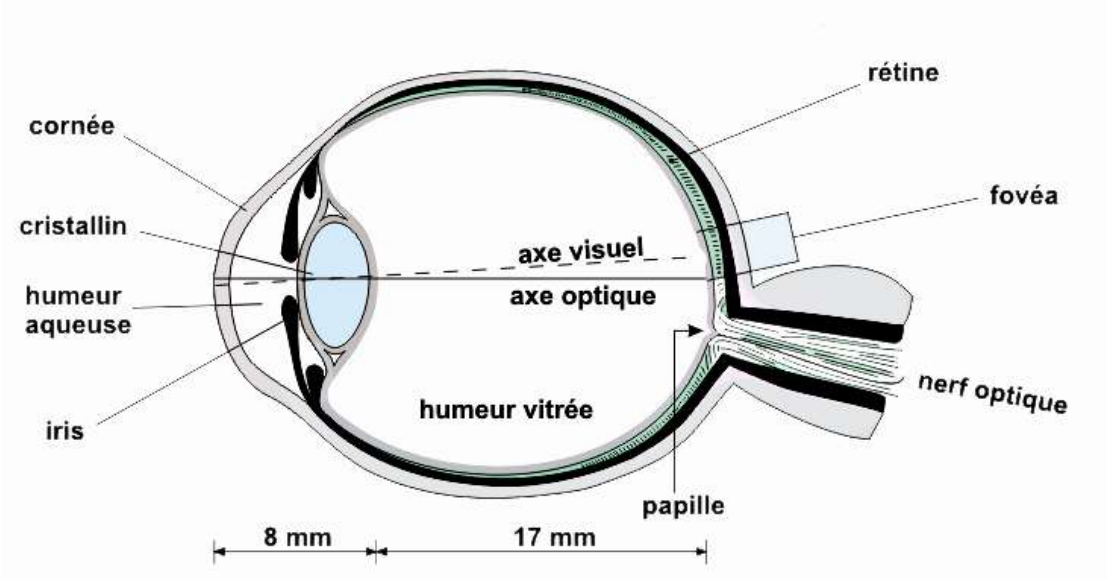


Figure I.2 : Coupe sagittale de l'œil humain. *La lumière traverse différents milieux transparents avant d'exciter les cellules photoréceptrices qui se trouvent au niveau de la rétine. Au niveau de celle-ci, l'énergie lumineuse est traduite en potentiel d'action avant d'être acheminée vers différentes structures du système nerveux central par l'intermédiaire du nerf optique. L'œil peut être orienté notamment par 6 paires de muscles extra oculaires de manière à ce que les rayons lumineux d'intérêts qui se trouvent dans l'axe visuel viennent exciter les cellules de la fovéa. Adapté de http://serge.bertorello.free.fr/*

Le champ visuel correspond à la partie de l'espace en provenance de laquelle la lumière est captée par la rétine. Classiquement, chaque rétine peut être divisée en 4 cadrans par rapport au point de fixation central permis par la fovéa. Mais, si nous nous limitons pour chaque œil à séparer le champ visuel uniquement par une ligne verticale passant par l'axe du regard, il est possible de délimiter pour chacun des deux capteurs visuels un hémi-champ visuel gauche et un hémi-champ visuel droit. Nous ne détaillerons pas plus en avant l'organisation spatiale de la rétine, mais il est cependant à noter que depuis les travaux d'Inouye en 1909, et Holmes en 1918, nous savons que cette organisation rétinienne des informations visuelles est conservée jusque au niveau de ses cibles centrales comme le cortex visuel primaire. On parle alors de rétinotopie.

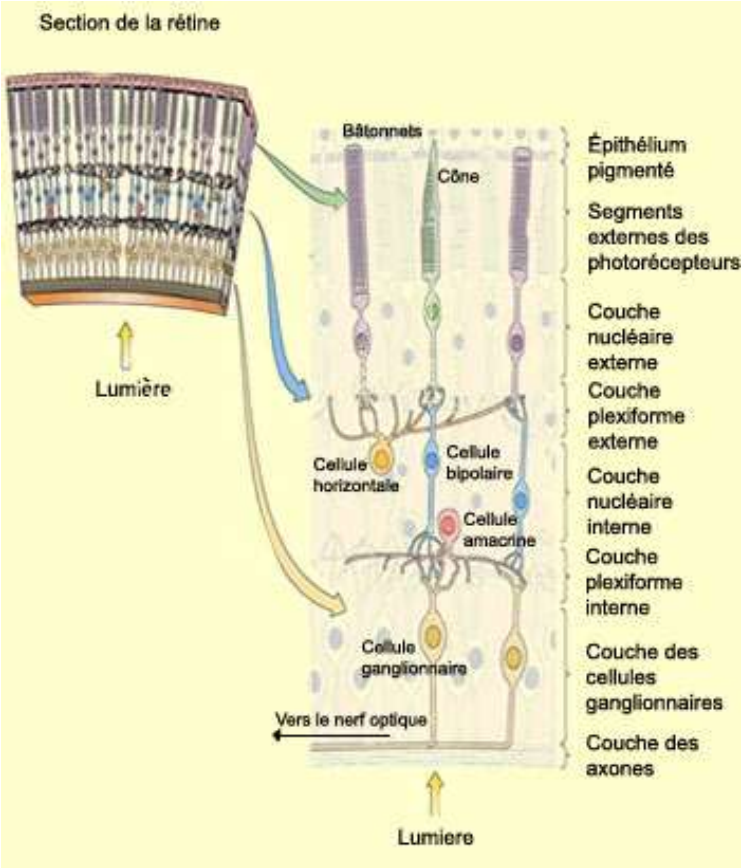


Figure I.3 : Les différentes couches de cellules nerveuses de la rétine responsables de la transduction et de la transmission de l'information visuelle. *Les cellules photoréceptrices (cônes et bâtonnets) vont traduire l'énergie lumineuse en potentiels d'actions et transmettre cette information aux cellules ganglionnaires par l'intermédiaire des cellules bipolaires. Les cellules horizontales et amacrines assurent une régulation de l'activité de par leurs connections transversales. Adapté de Neuroscience, p262, 4ème Editions, de Boeck.*

I.2.2 Voies visuelles

Au niveau des nerfs optiques, bilatéralement, l'information visuelle est véhiculée de manière spatialement organisée. En effet comme nous l'avons mentionné, chaque rétine est en réalité composée de deux hémi-rétines : une hémi-rétine temporale (latérale) et une hémi-rétine nasale (médiale). Chaque hémi-rétine est responsable de la vision de l'hémi champ opposé. Pour chaque œil, le nerf optique dans sa gaine sera alors composé de deux sous-ensembles d'axones, un pour chaque hémi-rétine. Ainsi composés, les nerfs optiques en provenance de chaque œil vont cheminer et se croiser au niveau du chiasma optique où les fibres des hémi-rétines nasales vont décusser pour se projeter controlatéralement. De cette manière, les informations visuelles en provenance des deux yeux, mais pour un même hémi-champ visuel, vont alors cheminer ensemble et controlatéralement à cet hémi-champ, formant ainsi les tractus optiques (Figure I.4). Les axones des cellules ganglionnaires vont alors se projeter par l'intermédiaire de différentes voies sur différentes structures du mésencéphale et du diencéphale comme le corps genouillé latéral du thalamus (CGL) via la voie rétino-géniculo-striée, le noyau supra-

chiasmatique de l'hypothalamus impliqué dans la régulation de fonctions végétatives (essentiellement le rythme nycthéméral), le prétectum et le noyau d'Edinger-Westphal responsables du réflexe pupillaire, et le colliculus supérieur très impliqué dans la coordination des mouvements des yeux et de la tête. Nous allons ici nous limiter à décrire la voie rétino-géniculo-striée ou voie visuelle primaire qui seule nous intéresse dans notre travail puisque principalement responsable de l'activité au niveau du cortex visuel primaire. Celle-ci conduit l'information visuelle d'environ 80 à 90% des fibres visuelles en provenance de la rétine et effectue un premier relais au niveau du CGL du thalamus (Sherman et Guillery, 2002 pour une revue). Il est à noter qu'à ce niveau, les informations en provenance de la fovéa et de la périphérie de la rétine sont spatialement et fonctionnellement ségréguées puisqu'elles se projettent sur des couches différentes du CGL (Friedlander et al. 1981; Hamos et al. 1987; Usrey et al. 1999), respectivement au niveau des couches ventrales magnocellulaires (composées de cellules de grandes tailles) et des couches dorsales parvocellulaires (composées de cellules de petites tailles). Ce n'est qu'après ce premier relais, commun avec l'ensemble des informations sensorielles des autres modalités (e.g., la somesthésie), que les axones en provenance du CGL forment les radiations optiques et cheminent via la capsule interne vers le cortex visuel primaire située au niveau du lobe occipital (Figure I.4). L'information visuelle de chaque hémi-champ se trouve ainsi projetée au niveau du cortex visuel primaire de l'hémisphère controlatéral. Dans le but de pouvoir mieux saisir la teneur de nos travaux par la suite, nous allons à présent décrire les traits les plus caractéristiques du cortex visuel primaire.

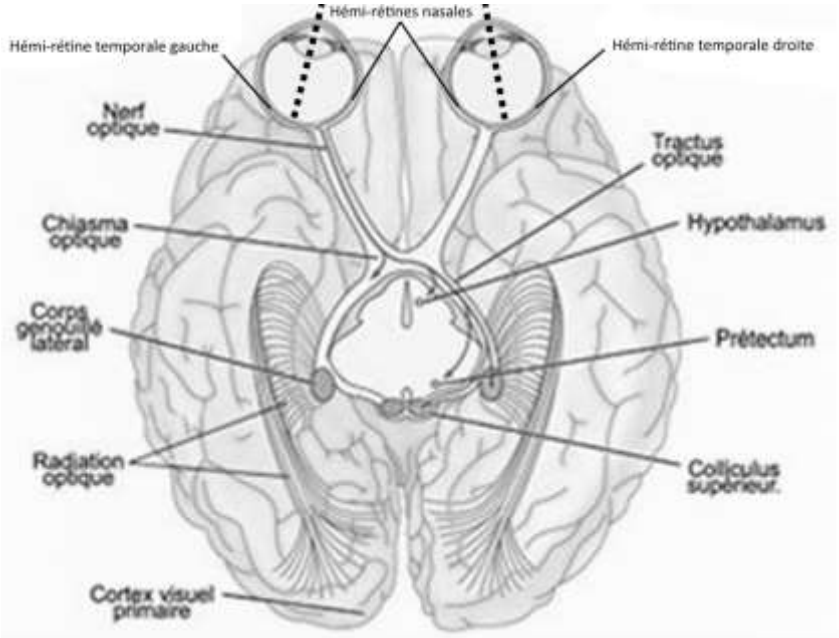


Figure I.4 : Cheminement des informations visuelles depuis les nerfs optiques jusqu'au niveau du cortex visuel primaire. *Adapté de Neuroscience, 4ème Editions, de Boeck, p262.*

I.2.3 Cortex visuel primaire (strié)

Le cortex visuel primaire, ou cortex strié, ou encore V1 (aire 17 de Brodmann), est la projection corticale de la voie rétino-géniculo-striée. Tout comme chaque région du cortex, il est composé de 6 couches superposées de neurones, numérotées de 1 à 6 de la surface vers la profondeur, dont la couche 4 constitue le principal point d'entrée des informations sensorielles (Hubel et Wiesel, 1962). V1 présente également une organisation rétinotopique des informations visuelles (Inouye, 1909; Holmes, 1918). Les informations visuelles en provenance de la fovéa sont surreprésentées au niveau du cortex visuel primaire humain (environ 25% de la surface corticale de V1) du fait du très grand nombre de capteurs présents pour cette région de la rétine : on parle de magnification corticale (Holmes, 1945). Nous verrons que ce phénomène de magnification corticale est retrouvé au niveau de chacun des cortex sensoriels et moteurs primaires. Sur le plan topographique, ces informations fovéales sont projetées au niveau du point le plus postérieur du cortex visuel primaire. A partir de ce point, l'excentricité corticale est fonction de l'excentricité rétinienne, proportionnellement à la densité de capteurs périphériques représentés (Figure I.5).

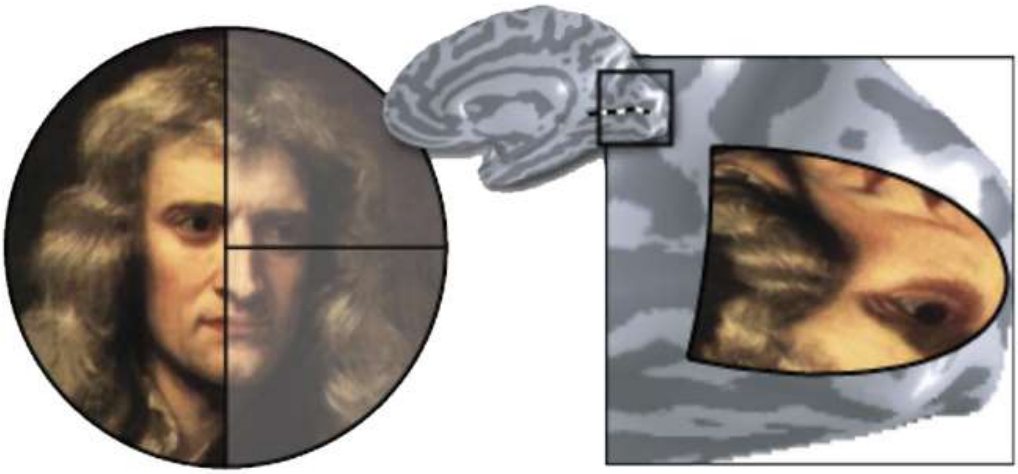


Figure I.5 : Magnification corticale du cortex visuel. *Le portrait d'Isaac Newton par Godfrey Kneller (1989) est représenté en coordonnées rétiniennes (gauche) puis en coordonnées corticales au niveau de V1 (droite). Il est possible de noter que l'image est « inversée » au niveau du cortex visuel primaire et que l'information proche du point de fixation est projetée au niveau le plus postérieur du lobe occipital. Adapté de Wandell et al. 2007.*

Depuis les travaux princeps de David Hubel et Torsten Wiesel en 1962, nous savons que le cortex visuel primaire est également organisé sur le plan fonctionnel. En effet, leur principale découverte a été que différents neurones du cortex visuel primaire présentent une sélectivité à l'orientation, c'est-à-dire qu'ils répondent préférentiellement à une orientation spatiale particulière d'un stimulus visuel (Hubel et Wiesel, 1962, 1968). Ces résultats ont été confirmés par de nombreux travaux (e.g., Ohki et al., 2006). Ainsi, différentes populations de neurones possèdent une « orientation préférée » à laquelle elles sont sélectivement sensibles. De cette manière, les champs récepteurs de V1 sont sensibles aux informations locales de direction, mais sont en revanche aveugles à la forme globale d'un objet ainsi qu'à l'organisation de la ségrégation figure/fond.

I.2.4 Cortex visuels extra-striés

Pris dans son ensemble, le cortex visuel ne se limite pas au cortex visuel primaire, mais englobe également une multitude d'aires adjacentes impliquées dans le traitement de l'information visuelle. Ces aires sont généralement englobées sous le terme de cortex ou aires visuelles extra-striés. Chez le singe, une trentaine de ces aires dites « associatives » ont été formellement identifiées (Zeki, 1969; van Essen 1980). Chez l'Homme, le cortex visuel est également de toute première importance puisqu'il occupe environ 20% de la surface de l'ensemble du néocortex (Wandell, 1995). Un nombre important de régions fonctionnelles ont également pu y être identifiées. En effet, des études en neuropsychologie chez l'Homme pathologique porteur de lésions cérébrales, puis plus récemment les techniques d'investigations non invasives chez l'être humain, ont fait état de l'existence d'une multitude d'aires fonctionnellement spécialisées dans le traitement de différents aspects des scènes visuelles (Sereno and Allman, 1991; Kaas and Krubitzer, 1991; Felleman and van Essen, 1991; Rosa, et al., 1993, Sereno et al. 1995). Quelques-unes de ces aires sont illustrées par la figure I.6.

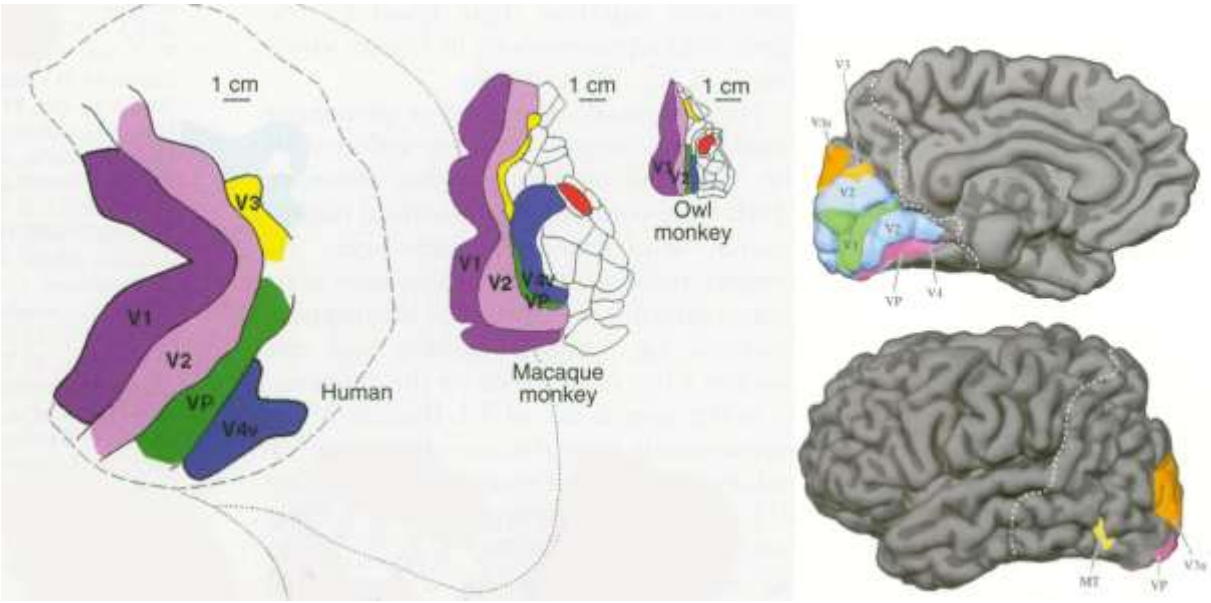


Figure I.6 : Le cortex visuel. *Représentation schématique de différentes aires fonctionnelles visualisées en imagerie par résonnance magnétique fonctionnelle au niveau du cortex visuel chez l'homme et le singe. A. Adapté de Sereno et al., 1995. B. Adapté de Neurosciences, de Boeck, p309.*

Parmi ces aires, l'une des plus étudié est probablement l'aire V5 (ou MT pour Middle Temporal area chez le singe), qui joue un rôle important dans le codage de la présence et de la direction du mouvement d'une cible visuelle (Newsome et Paré, 1988; Watson et al., 1993, 1995; Orban et al., 1995; Culham et al., 1998; Liu and Newsome, 2005; Hock and Nichols, 2013; voir Zeki, 1991, 2015, pour des revues; Figure I.7). De manière intéressante pour notre travail, cette aire a également été décrite comme étant impliquée dans le traitement des informations visuelles utilisées pour contrôler des mouvements de la main (Tankus et Fried, 2012). De manière concordante, Schenk et al. (2000) ont décrit le cas d'une patiente qui, présentant des lésions du cortex visuel qui incluaient l'aire MT, ne pouvait atteindre manuellement des cibles visuelles qu'à vitesse très lente, et avec des erreurs de trajectoire. Parallèlement, Della-Maggiore et McIntosh (2005) ont mis en évidence qu'il existait une corrélation positive entre le niveau d'activité au niveau de l'aire MT et la performance motrice de participants qui étaient exposés pour la première fois à une situation d'adaptation visuomotrice. Enfin, de manière différente, certains auteurs ont rapporté que l'activité au niveau de l'aire MT était également augmentée lors de la vision d'objets évoquant des comportements moteurs, comme des outils, ou autrement dit, lorsque ces objets évoquaient des 'affordances' fortes (Gibson, 1977; Chao et

al., 1999; Kourtzi et Kanwisher, 2000; Creem-Regehr et al., 2005). L'ensemble de ces résultats suggèrent que l'aire V5 (MT) soit particulièrement impliquée dans le traitement des informations visuelles pour le contrôle du mouvement manuel.

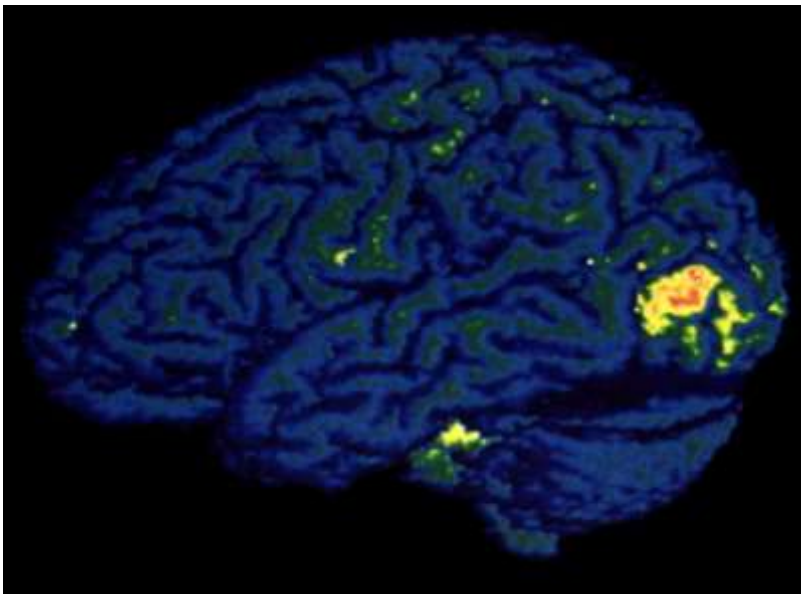


Figure I.7 : Position anatomique de l'aire visuelle V5 chez l'Homme. *Adapté de Zeki, 1993.*

Au cours des tâches expérimentales que nous avons mis en œuvre dans nos travaux, les participants devaient percevoir différentes formes visuelles puis exécuter un mouvement manuel afin d'en suivre précisément les contours. Un certain nombre d'auteurs ont démontré que l'aire visuelle V4 était particulièrement impliquée dans les processus de perception globale de formes visuelles simples (Heywood et Cowey, 1987; Heywood et al., 1992; Schiller, 1995). Il semble que l'aire V4 soit ainsi le siège de traitement de l'information visuelle à un niveau plus complexe que la simple détection de bords, mais à un niveau tout de même moins élaboré que la perception d'objets sur des plans sémantiques et moteurs Biederman, 1987; Gallant et al., 1993, 1996; Pasupathy et Connor, 1999, 2001, 2002; Pollen et al., 2002; voir plus loin pour une présentation des différences entre les voies visuelles ventrale et dorsale). Cependant, il a également été montré que la perception de formes était un processus qui engageait en réalité différentes aires du cortex visuel, et notamment V1, V2, V3, V4, l'aire fusiforme de la face (FFA), le cortex temporal inférieur (voir le paragraphe suivant), et le cortex occipital latéral (Desimone, 1991; Gross, 1992; Young, 1992; Lamme, 1995; Tanaka, 1996; Zhou et al., 2000; Wokke et al., 2013; voir Loffler, 2008 pour une revue). Par exemple, dans une étude utilisant la stimulation magnétique transcrânienne (TMS) chez l'Homme, Wokke et al. (2013) ont ainsi montré que la

capacité de discrimination de formes visuelles était d'avantage perturbée lorsque la TMS était appliquée au niveau de V1/V2 plutôt qu'au niveau du cortex occipital latéral. Les auteurs suggèrent ainsi que la perception de forme soit le résultat de connexions réciproques (feedforwards et feedbacks) entre différentes régions fonctionnelles du cortex visuel.

Le cortex temporal inférieur est également une région à laquelle nous allons nous intéresser au cours de ce travail de thèse. Il a en effet été montré qu'il était impliqué dans des tâches de reconnaissance d'objets (Tanaka, 1996; Di Carlo et al., 2012), notamment du fait qu'il soit à même d'intégrer les positions relatives de leurs contours (Brincat et al., 2004), et qu'il réponde lors de stimulations contenant des bordures et des changements de texture (Scholte et al., 2008). Cette région semble ainsi pouvoir être impliquée dans la reconnaissance de formes, possiblement sur un plan sémantique, à la différence d'aires visuelles plus précoces qui seraient impliquées dans la reconnaissance de formes sur un plan plus perceptif (e.g., aire V4, voir paragraphe précédent). Nous savons également que le cortex temporal inférieur chez le singe émet des projections en direction du cortex pariétal postérieur qui est impliqué dans le traitement d'informations visuomotrices, ainsi qu'en direction du cortex préfrontal (Webster et al., 1994). Il a ainsi été suggéré que le cortex temporal inférieur était impliqué dans des tâches de reconnaissances visuelles à des fins sémantiques et motrices.

Enfin nous pouvons noter que s'il a longtemps été pensé que l'information visuelle transitait de façon sérielle (van Essen 1980), poursuivant d'étape en étape la hiérarchie des différentes structures anatomo-fonctionnelles selon une logique unique « du plus simple vers le plus intégré » (feedforward), nous savons aujourd'hui qu'il n'en est rien. En effet, de nombreux travaux ont montré que cette information pouvait non seulement cheminer de façon parallèle au sein de différentes structures du cortex visuel, mais également influencer l'activité d'autres régions du cortex visuel à différents niveaux de traitement, dont les plus précoces, par l'intermédiaire de boucles de rétrocontrôles cortico-corticales (feedback) (e.g., Lamme et Roelfsema, 2000; Bullier et al., 2001; Macknik et Martinez-Conde, 2009).

I.2.5 Voie ventrale et voie dorsale

Dans nos travaux, nous nous sommes intéressés aux différentes régions visuelles impliquées dans le contrôle du mouvement. Il nous paraît ainsi indispensable de présenter ici la manière dont est pensé le système visuel sur ce plan.

Le modèle le plus courant de la représentation corticale des informations visuelles découle d'études portant sur la perception visuelle. Ainsi, parmi l'ensemble des réseaux de neurones impliqués dans le traitement de l'information visuelle, il est possible de distinguer deux grandes voies principales (Ungerleider et Mishkin, 1982; Bullier, 1989, Goodale et al., 1991; Goodale et Milner, 1992). Une voie dorsale, ou voie du « où ? », se projette quant à elle au niveau du cortex pariétal postérieur (CPP) et est largement impliquée dans le traitement spatial des informations visuelles. Une voie ventrale, ou la voie du « quoi ? », projette ses axones à partir du cortex visuel primaire en direction du lobe temporal inférieur, et joue un rôle majeur dans la reconnaissance et l'identification des objets vus (Figure I.8).

La distinction entre voie ventrale et voie dorsale est en partie appuyée par des données issues de la neuropsychologie. De manière remarquable, en nous limitant ici à la motricité manuelle, Pérenin et Vighetto (1988) ont par exemple décrit chez des patients présentant des lésions du cortex pariétal postérieur, une incapacité à saisir des objets alors qu'ils étaient tout à fait à même de les nommer sans erreur. A l'inverse, Goodale et al. (1991) ont décrit le cas d'une patiente qui, suite à une lésion occipito-temporale, s'était retrouvée dans l'incapacité de nommer des objets qu'elle pouvait pourtant parfaitement saisir. Ces données sont également en accord avec celles obtenues auprès de patients qui, suite à des lésions de structures cérébrales de la voie ventrale, n'étaient plus capables de reconnaître des objets ou des visages sur la bases de critères visuels, alors qu'ils en étaient capables sur la base d'autres critères sensoriels, notamment auditifs (Benson & Greenberg, 1969; Goodale et al., 1991; Milner et al., 1991). Enfin, de manière plus surprenante, Jeannerod et al. (1994) ont rapporté le cas d'une patiente victime de lésions pariétales bilatérales, incapable de saisir un objet présenté visuellement, mais en mesure d'évoquer sa taille en le mimant avec ses doigts lorsque celui-ci était rappelé de mémoire, ne faisant ainsi pas appel aux mécanismes de transformations visuomotrices.

Il a également été montré que certains patients qui présentaient des lésions au niveau du cortex visuel primaire, s'ils perdaient toute perception consciente de la scène visuelle, étaient capables d'orienter correctement leurs mouvements en direction de cibles visuelles (Paillard et al., 1983; Pérenin et al. 1994; Rode et al., 1995; Girard, 1995; Pérenin et Rossetti, 1996). Cette capacité, parfois présentée comme un phénomène de « vision aveugle », témoigne de l'existence d'informations visuelles en provenance de structures sous corticales (notamment le

colliculus et le pulvinar évoqués dans la section précédente) et projetées directement au niveau d'aires constituantes de la voie dorsale, sans faire de relais au niveau du cortex visuel primaire (Figure I.8). Prises toutes ensembles, ces données neuropsychologiques argumentent ainsi en faveur d'une ségrégation fonctionnelle des voies visuelles ventrale et dorsale.

Ainsi, la voie dorsale représente pour nous un intérêt tout particulier en ce sens qu'elle est couramment associée au traitement des informations visuelles nécessaires à l'action dirigée vers un but. De manière intéressante, il a été mis en évidence que la voie dorsale est en réalité subdivisée en deux « sous-voies » anatomique et fonctionnelle distinctes (Rizzolatti and Matelli, 2003; Grafton, 2010; Kravitz et al., 2011; Binkofski and Buxbaum, 2013). Ainsi, un circuit dorso-médial a été décrit comme impliqué dans la planification des mouvements d'atteinte dirigés vers un but (Davare et al., 2012, 2015; Vesia and Crawford, 2012), tandis qu'un circuit dorsolatéral semble d'avantage intégrer les informations visuelles nécessaires dans les mouvements de saisie (Tunik et al., 2005; Davare et al., 2007, 2010).

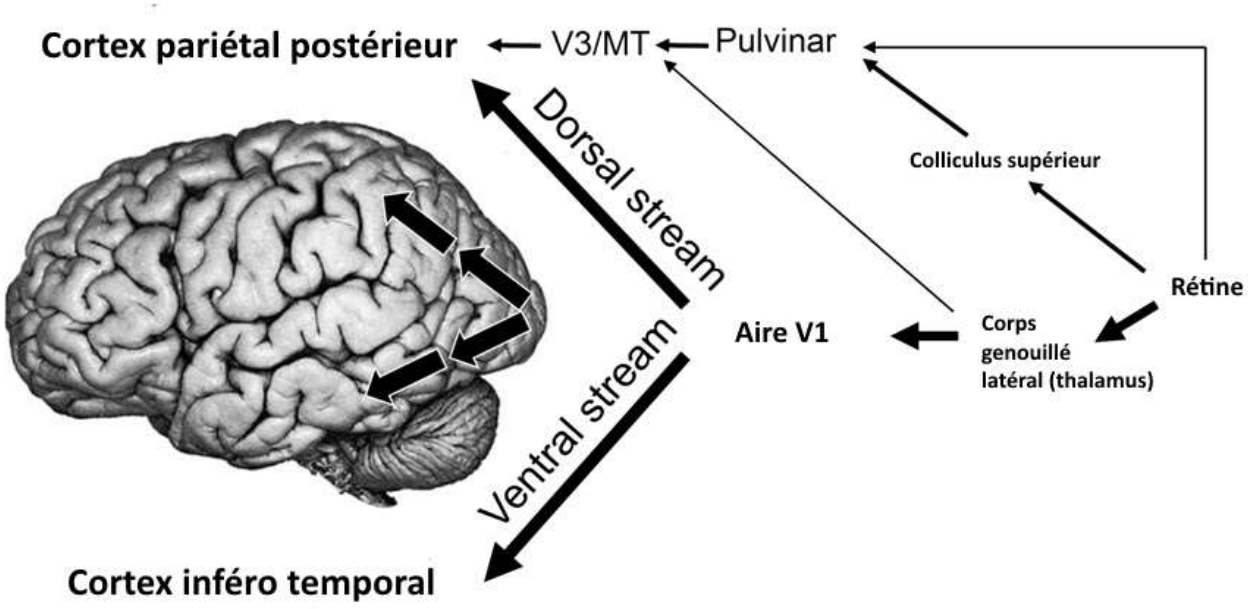


Figure I.8 : Voies visuelles ventrales et dorsales. *A partir de la rétine, les informations visuelles empruntent la voie rétino-géniculo-striée jusqu'à l'aire visuelle primaire puis se spécialisent anatomiquement et fonctionnellement en empruntant la voie dorsale (dorsal stream) et ventrale (ventral stream). A partir de la rétine, une autre voie conduit les informations visuelles au niveau du cortex pariétal postérieur sans passer par V1. Cette voie est supposée être à l'origine du phénomène de « vision aveugle ». Adapté de Goodale (2011).*

Cependant, les résultats d'un certain nombre d'études suggèrent qu'il faille nuancer cette conception aussi tranchée de l'organisation du système visuel en deux voies principales, ventrales et dorsales. Ces études démontrent en effet qu'il existe des liens d'influences réciproques entre les informations visuelles véhiculées par ces deux voies (Gentilucci et al., 1996; Coello et al., 2007; Deplancke et al., 2010; Tankus et Fried, 2012; van Polanen and Davare, 2015). Par exemple, comme nous l'avons évoqué précédemment, il semble que l'action puisse être le résultat de réseaux neuronaux impliqués dans l'identification des objets (Jeannerod et al., 1994, Rossetti, 1996, van Polanen and Davare, 2015). Egalement, dans une étude utilisant des illusions visuelles, Gentilucci et al. (1996) ont demandé à des participants de pointer l'extrémité distale de segment de droite de longueur identique mais qui paraissaient illusoirement de longueur différente (illusion de Müller-Lyer, figure I.9). Dans différentes conditions, les participants effectuaient les mouvements de pointages avec ou sans retour visuel de la main et des segments. Les auteurs ont montré que la perception de la longueur des segments influençait le résultat des mouvements de pointage. Ceci démontre l'interaction qu'il existe entre les réseaux visuels « classiquement » dédiés à la perception, et ceux dédiés à l'action. De plus, il a été démontré que lors d'une tâche de pointage en direction d'une cible visuelle, la présence d'un distracteur lumineux latéral perçu consciemment induisait une légère déviation de la trajectoire motrice, qui ne se produisait pas lorsque le distracteur était présent mais non perçu (voir Deplancke et al., 2013 pour une revue). Enfin, l'existence de nombreuses connections anatomiques permettant l'échange d'informations entre ces deux grandes voies visuelles a été mise en évidence, notamment entre les aires inféro-temporales et pariétales chez le singe (Distler et al., 1993; Borra et al., 2010; Grafton, 2010 Cloutman, 2013) et chez l'Homme (Ramayya et al., 2010; Zanon et al., 2010). L'ensemble de ces données plaide ainsi en faveur d'une conception moins marquée dans la dichotomie anatomique et fonctionnelle des deux voies visuelles ventrale et dorsale.

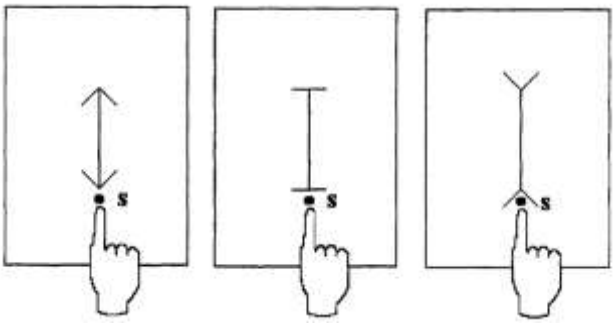


Figure I.9 : Illusion de Müller-Lyer. *Tous les segments verticaux ont la même longueur mais paraissent plus courts (gauche) ou plus longs (droite) par rapport à une position neutre (milieu). Les participants doivent pointer à l'extrémité distale des segments à partir d'un point de départ (S). Les mouvements de pointage sont biaisés dans le sens de la longueur perçue des segments. Adapté de Gentilucci et al., 1996.*

I.3 Organisation du système somatosensoriel : des capteurs périphériques aux cortex somatosensoriels associatifs

Dans les quelques pages qui vont suivre, nous allons à présent nous pencher sur l'organisation anatomique et fonctionnelle du système somatosensoriel. Il s'agit du système qui va permettre de produire et d'intégrer différentes informations en provenance de capteurs périphériques distribués dans l'ensemble des différents segments corporels, et de les utiliser à des fins diverses dont la production et le contrôle du mouvement. Le système somatosensoriel est sans doute le système sensoriel qui véhicule des informations dont la nature est la plus diverse, puisqu'il englobe les informations tactiles, proprioceptives, thermiques et douloureuses en fonction des caractéristiques des récepteurs qui en sont à l'origine. Nous verrons également plus loin que ce système est de toute première importance dans notre travail eu égard à la place prépondérante qu'il occupe dans le contrôle du mouvement volontaire, et notamment du mouvement manuel. C'est à ce titre que nous nous concentrerons essentiellement sur la description de deux des sous-systèmes produisant des informations largement utilisées dans le contrôle du mouvement volontaire : les sous-systèmes tactile et de la proprioception musculaire. La proprioception, dont la racine étymologique est commune avec celle de « propriétaire », en rapport avec le sentiment de propriété du corps qu'elle confère, concerne la production, la transmission, la représentation et l'utilisation d'informations en provenance de récepteurs contenus dans les muscles, les tendons et les articulations. Ces informations permettent à chaque instant de renseigner le système nerveux central sur l'état de tension et de longueur des muscles, et donc sur la position du corps dans l'espace ainsi que de ses mouvements. Le sous-système tactile concerne la production, la transmission la représentation

et l'intégration d'informations issues de stimuli mécaniques en provenance de la peau. Nous verrons que les informations tactiles, et notamment le tact profond, est constamment mis en jeu lors de l'exécution de mouvements. Ces deux sous-systèmes seront englobés dans le terme « somatosensoriel » dans ce document.

I.3.1 Les capteurs périphériques

I.3.1.1 Les mécanorécepteurs proprioceptifs

Les récepteurs à l'origine de la production des informations sur la position et les mouvements du corps dans l'espace sont des mécanorécepteurs. Il en existe 3 sortes, différemment localisés au niveau musculo-squelettique et musculo-oculaire, et sélectivement sensibles à différents types de stimuli mécaniques. Les plus étudiés et les mieux connus sont les fuseaux neuromusculaires (Figure I.10), situés au niveau des fibres des muscles striés de l'ensemble du corps humain (Matthews, 1964). Il est cependant à noter que leur concentration est là aussi particulièrement dense au niveau des muscles intrinsèques de la main, permettant l'évaluation fine de son positionnement et ainsi le contrôle de mouvements fins et complexes. Doublement innervés par des fibres afférentes Ia et II, les fuseaux neuromusculaires sont spécifiquement sensibles aux changements de longueur des fibres musculaires desquelles ils sont solidaires, et donc par là même, sensibles aux changements de longueur des muscles striés desquels ils sont attenants. Les fibres Ia, à adaptation rapide, sont plus spécifiquement responsables de la transmission aux centres nerveux supérieurs des informations de changement de vitesse et direction des mouvements, tandis que les fibres II, à adaptation lente, autoriseront la transmission d'informations renseignant sur la position statique des muscles et donc des segments corporels.

Les organes tendineux de Golgi sont situés au niveau des fibres de collagène qui composent les tendons des muscles striés et vont être spécifiquement sensibles aux variations de tensions qui, traduites en potentiels d'action, vont être transmises au système nerveux central via les fibres afférentes Ib (Matthews, 1964; Figure I.10). Enfin, il est à noter qu'il existe des récepteurs articulaires également en mesure de coder les amplitudes articulaires. Il semble cependant que ces récepteurs ne contribuent que faiblement à l'émergence du sens de la position des articulations. En effet, des études post chirurgicales ont révélé que l'estimation consciente de l'amplitude articulaire suite à la mise en place de prothèses totales de hanche et de genou était relativement peu perturbée (Ishii et al., 1999; Fuchs et al., 1999). Cependant, ces récepteurs

seraient tout de même importants dans l'estimation du positionnement des doigts, particulièrement lorsque les mouvements de ceux-ci tendent à rejoindre la limite des amplitudes articulaires physiologiques (Burke et al., 1988).

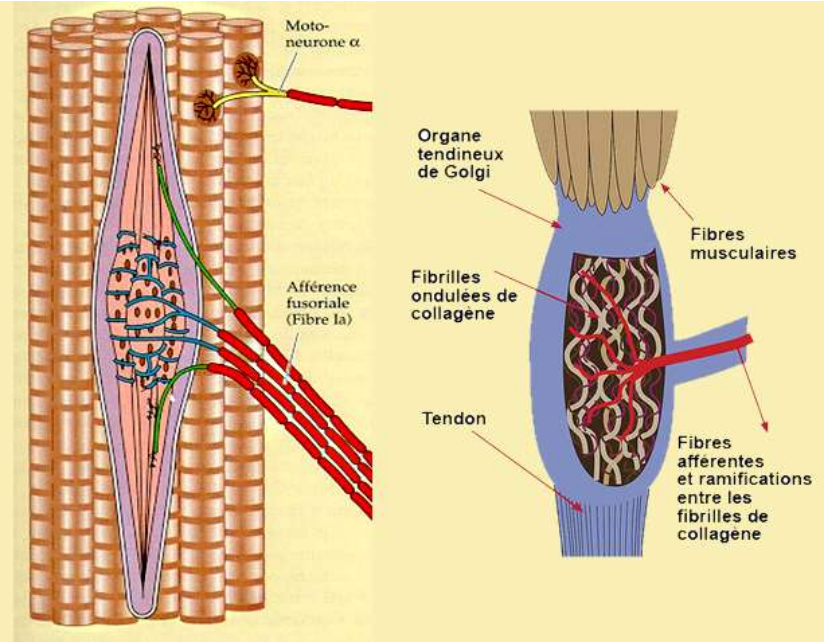


Figure I.10 : Fuseau neuro musculaire et organe tendineux de Golgi. *Représentation schématique d'un fuseau neuro musculaire au niveau des fibres musculaires (gauche) et d'un organe tendineux de Golgi au niveau des fibres de collagène des tendons (droite). Adapté de Neurosciences, 4ème édition, de Boeck, 2011.*

I.3.1.2 Les mécanorécepteurs tactiles

Les récepteurs qui sont à l'origine de la production des informations tactiles sont également des mécanorécepteurs, sensibles aux déformations mécaniques de la peau. Il existe en réalité 5 types de mécanorécepteurs tactiles, identifiés par leurs localisations au niveau de la peau, mais aussi par leurs formes, par la taille de leur champs récepteurs, le type de fibres nerveuses afférentes auxquelles ils sont associés et surtout, par le type d'information mécanique qu'ils sont en mesure de coder e.g., Johnson et Lamb, 1981; Figure I.11). Nous pouvons noter que ces récepteurs sont tous en quantité très abondante au niveau de la main, ce qui explique l'extrême sensibilité et aussi l'extrême précision avec laquelle nous sommes capables de discriminer avec cet effecteur. C'est pour cette raison que la main est notre premier instrument d'exploration tactile.

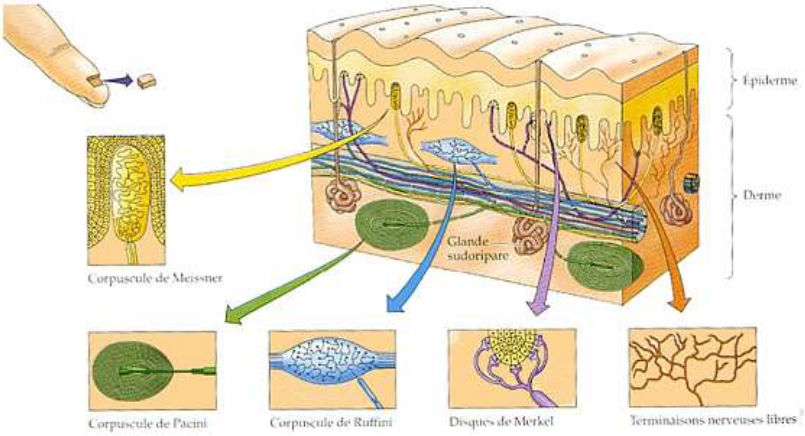


Figure I.11 : Les mécanorécepteurs cutanés. *Représentation schématique des mécanorécepteurs tactiles situés dans une tranche de la peau prélevée au niveau d'un doigt. Sont représentés les 5 types de récepteurs, répartis au niveau de l'épiderme et du derme. Adapté de Neurosciences, 4ème édition, de Boeck, 2011.*

Parmi les récepteurs tactiles qui ont pu être impliqués dans le codage d'informations utiles lors de la réalisation de nos tâches expérimentales, nous pouvons noter les corpuscules de Meissner. En effet, du fait de leur adaptation rapide, ils sont sensibles aux changements de régularités, ce qui les rend particulièrement efficaces lors de l'exécution de mouvement de glissements sur une surface. De manière différente, les corpuscules de Pacini, situés plus profondément au niveau du derme et des tissus profonds, sont plus sensibles aux pressions profondes, comme c'est par exemple le cas lors de l'utilisation d'un outil ou d'un stylo lors d'un mouvement de dessin comme c'était le cas dans nos tâches expérimentales. Enfin, les corpuscules de Ruffini, également situés en profondeur au niveau du derme, et qui représentent environ 20% des récepteurs sensoriels de la main, sont spécifiquement sensibles aux étirements profonds de la peau. Ces variations de tensions des tissus cutanés profonds sont fonction des déplacements articulaires inhérents à la réalisation de mouvements, et persistent à l'arrêt de ces déplacements lors de postures stables.

I.3.2 Voies somatosensorielles

Les informations somatosensorielles (proprioceptives et tactiles) en provenance de la périphérie vont être acheminées vers les centres supra-segmentaires par des fibres dont les calibres diffèrent, faisant principalement varier la vitesse de conduction (Caminiti et al., 2013). Les informations proprioceptives transitent ainsi par l'intermédiaire de fibres myélinisées de gros calibre (entre 15 et 20 µm), dont la vitesse de conduction est élevée puisque de l'ordre de

100m/s. De manière différente, ce sont des fibres myélinisées de calibre moyen (autour de 10 µm) qui conduisent l'information tactile avec une vitesse de conduction relativement inférieure (environ 50m/s). Agissant comme des filtres temporels au niveau des centres nerveux supérieurs, ces différences de vitesses de conduction pourraient témoigner d'un avantage temporel accordé aux signaux proprioceptifs dans le contrôle du mouvement.

Les voies de la sensibilité proprioceptive et tactile du corps sont deux voies distinctes mais parallèles. Nous n'en présenterons ainsi qu'un seul trajet, qui englobe les voies proprioceptives et tactiles et que nous désignerons par « voie somatosensorielle » (Figure I.12). Nous nous intéresserons ici uniquement au trajet des informations somatosensorielles du membre supérieur qui est au centre de notre travail de thèse.

La voie somatosensorielle du corps est une voie tri-synaptique qui, de par l'origine de ses récepteurs périphériques, doit être différenciée de la voie véhiculant les informations somatosensorielles de la tête et de la face dont nous ne parlerons pas ici. Ses neurones de premier ordre relient les récepteurs périphériques situés au niveau de l'extrémité du membre supérieur au noyau cunéiforme (ou de Burdach) situé au niveau du bulbe du tronc cérébral. Ils pénètrent dans la moelle épinière cervicale au niveau des cornes dorsales du renflement cervical, et cheminent dans la partie latérale des colonnes dorsales de la moelle. L'ensemble des neurones en provenance des membres supérieurs sont ainsi groupés dans ce cordon, préservant ainsi la somatotopie au niveau médullaire. Il est à noter cependant que pour la sensibilité proprioceptive, les neurones de premier ordre émettent de nombreuses collatérales ascendantes et descendantes à différents niveaux médullaires, ainsi qu'en direction du cervelet. Ces collatérales sont le support de régulations posturales réflexes et sont également impliquées, via le cervelet, dans des processus d'apprentissages moteurs. Les neurones de second ordre, dont les corps cellulaires sont situés dans le noyau cunéiforme, projettent leurs axones dont les fibres croisent la ligne médiane en formant le lemnisque médian. De manière anecdotique, l'étymologie du mot « lemnisque » ramène à la notion de « ruban », eu égard à l'aspect de cette partie anatomique. Ces axones vont ensuite, controlatéralement faire synapse avec des neurones situés au niveau du noyau ventro-postéro-latéral (VPL) du thalamus somatosensoriel. Il est à noter que la somatotopie des informations somatosensorielles est là encore préservée au niveau du thalamus et des voies qui y acheminent l'information (Lee et al., 2001; Yu et al. 2006; Diamond et al. 2008). Par exemple chez l'Homme, les informations tactiles de la main sont

acheminées par les axones situés en position dorsale au niveau du lemnisque médian. Enfin, les neurones thalamiques, ou neurones de troisième ordre vont cheminer via la capsule interne et projeter leurs axones au niveau du cortex somatosensoriel primaire, ou SI, situé au niveau du gyrus post-central du cortex cérébral, ainsi que vers le cortex somatosensoriel secondaire, ou SII, au niveau de la berge supérieure de la scissure de Sylvius. Il est à noter que les axones véhiculant spécifiquement les informations somatosensorielles en provenance de la main se projettent au niveau médio-latéral du cortex somatosensoriel primaire (Figure I.12).

I.3.3 Cortex somatosensoriel primaire (SI)

Tout comme le cortex visuel et plus généralement l'ensemble du néocortex, le cortex somatosensoriel primaire, ou SI, est composé de 6 couches de neurones, dont la 4ème représente la principale entrée des informations sensorielles en provenance de la périphérie. Ce cortex est situé au niveau du gyrus post-central en arrière du sillon central, et est composé de subdivisions anatomiques et fonctionnelles distinctes que sont les aires 3a, 3b, 1 et 2 de Brodmann (Figure I.13).

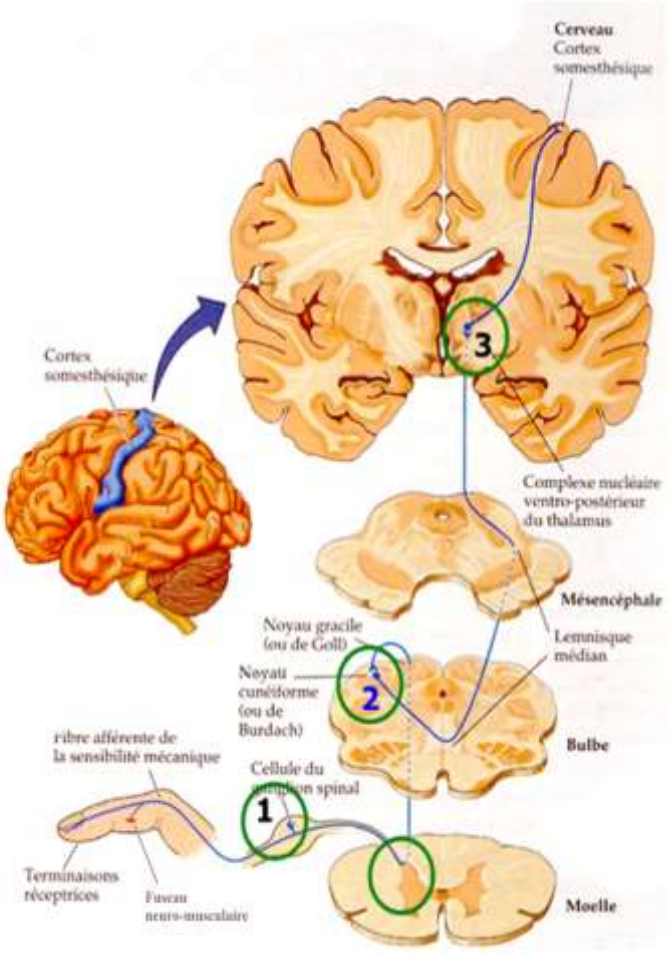


Figure I.12 : voies tri synaptique véhiculant les informations proprioceptives et tactiles. *A noter que ces deux types d'informations empruntent des trajets parallèles de la périphérie jusqu'au cortex somatosensoriel primaire, et non des axones partagés comme cela est représenté ici par souci de clarté. Adapté de Neurosciences, 4ème édition, de Boeck, 2011.*

Une série d'expériences a démontré que la somatotopie était conservée de manière indépendante dans chacune de ses subdivisions. On sait également que la superficie du cortex dédié au traitement des informations somatosensorielles en provenance d'une partie du corps est directement proportionnelle au nombre de récepteurs sensoriels périphériques qu'elle contient. Ainsi la main, richement innervée et dont les axones se projettent sur la partie médio-latérale de SI, y est largement surreprésentée illustrant le même phénomène de magnification corticale évoqué précédemment pour la vision (Figure I.14). Un certain nombre d'études montrent que l'information somatosensorielle progresse de manière hiérarchique au sein du cortex somatosensoriel primaire à partir de l'aire 3b. Cependant, cette progression sérielle est à nuancer fortement du fait de l'existence de nombreuses connexions horizontales de type cortico-corticales (voir Hari et Forss, 1999, pour une revue sur le cortex somatosensoriel). Enfin, depuis les travaux princeps de Mountcastle en 1975, nous savons que chaque subdivision du cortex somatosensoriel primaire possède un niveau d'organisation encore plus fin puisque ce cortex est composé de colonnes fonctionnelles perpendiculaires au cortex qui regroupent les neurones qui répondent au même type de stimulus.

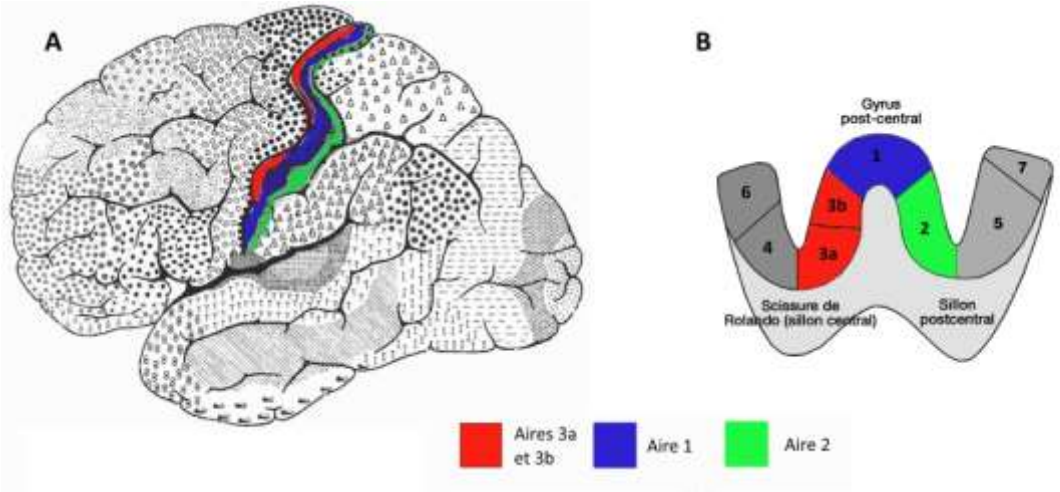


Figure I.13 : Représentation du cortex somatosensoriel primaire (SI). *(A) SI se situe postérieurement au sillon central et se compose de subdivisions anatomiques et fonctionnelles 1, 2, 3a et 3b (A et B). (A) Adapté de Brodmann (1909) : (B) Adapté de Neurosciences, 4ème édition, de Boeck, 2011.*

Sur le plan fonctionnel, les informations somatosensorielles afférentes qui se projettent au niveau de SI, et notamment les informations proprioceptives, vont permettre de coder la

position de l'effecteur manuel. Il a été ainsi montré que l'activité des neurones au sein de SI et SII variait de manière monotone avec la position de la main par rapport au corps (Lacquaniti et al., 1995; Tillery et al., 1996).

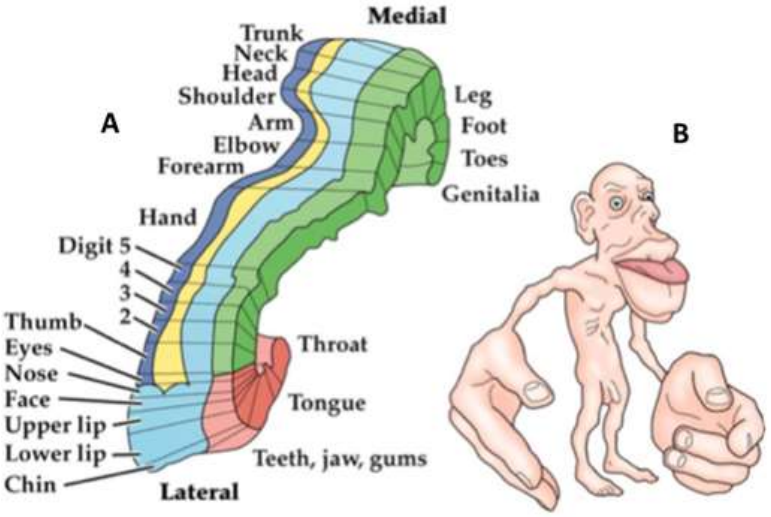


Figure I.14 : Somatotopie du cortex somatosensoriel primaire. *La main est surreprésentée sur la surface corticale du fait de son innervation sensorielle très dense (A). De ce fait, si à l'inverse, nous étendions les segments périphériques du corps jusqu'à ce que la densité de récepteurs qu'ils contiennent chacun soit uniformes, nous obtiendrions un corps dont les proportions seraient à peu près celles représentées en B. Adapté de Neurosciences, 4ème édition, de Boeck, 2011.*

I.3.4 Cortex somatosensoriels associatifs

L'information somatosensorielle projetée au niveau de SI est ensuite « distribuée » à un certain nombre de régions plus ou moins adjacentes. De nombreuses connexions en provenance de toutes les subdivisions de SI et en direction de SII, situées au niveau de la berge supérieure de la scissure de Sylvius, ont été identifiées (Figure I.15). Ceci est corroboré par des études montrant que des manipulations expérimentales visant à léser SI aboutissent à la suppression des réponses au niveau de SII (Jones et Powell, 1969). SII projette à son tour des axones au niveau du cortex pariétal postérieur, mais aussi vers le cortex frontal inférieur, le thalamus, l'insula, l'amygdale et l'hippocampe, ainsi que des projections rétrogrades au niveau de SI. De manière intéressante, il a été montré que SII reçoit également des informations directement en provenance du thalamus. Nous savons également que SI projette des axones en direction des aires pariétales postérieures à SII, notamment les aires 5a et 7b, qui à leur tour projettent en direction des aires motrices et prémotrices du lobe frontal, laissant entrevoir ici les possibilités

de régulations des informations motrices par les informations sensorielles ainsi que l'existence de boucles sensorimotrices anatomiques relativement directes (Figure I.15). Enfin, souvent ignorées, il est important de souligner l'existence de très nombreuses projections descendantes en provenance de SI vers le thalamus, le tronc cérébral et la moelle épinière. Ces voies descendantes ont été mises en évidence chez une grande variété de mammifères (Hoogland et al., 1987; Jacquin et al., 1990; Alloway et al., 1999, 2008). En réalité, ces projections descendantes sont mêmes plus nombreuses que les connexions afférentes au niveau de SI, et sont à l'origine, là encore, de l'existence d'un vaste réseau de modulations fonctionnelles du flux sensoriel ascendant (Nuñez et Malmierca, 2007).

Sur le plan fonctionnel, nous pouvons noter que SII ainsi que les régions pariétales postérieures sont impliqués dans l'intégration d'informations somatosensorielles pour la production et le contrôle du mouvement volontaire (Ridley et Ettlinger, 1976; Burton, 1986; voir Lin et Forss, 2002, pour une revue). Il a par exemple été mis en évidence chez l'Homme que la stimulation électrique de SII entraînait une perturbation de l'activité motrice (Penfield et Jasper, 1954). De manière intéressante, il a également été montré que l'activité de SII augmentait lorsque les entrées somatosensorielles étaient utiles/pertinentes pour réaliser une activité motrice (Huttunen et al., 1996; Forss et Jousmaki, 1998; Lin et al., 2000). Parallèlement, il a été mis en évidence que l'aire 5 du cortex pariétal possède des champs récepteurs somatosensoriels plus larges qu'en SI (Burbaud et al., 1991), et est impliqué dans l'élaboration d'une représentation somatosensorielle du corps dans l'espace (Graziano et al., 2000). En effet, l'activité des neurones au niveau de l'aire 5 peut être modulée sélectivement par un axe particulier du membre supérieur dans l'espace (Lacquaniti et al., 1995). Le codage de ces différents axes permet au SNC d'élaborer une représentation somatosensorielle de la position des membres dans l'espace en coordonnées intrinsèques. Enfin, nous pouvons remarquer que l'opercule pariétal, région du cortex située dans les profondeurs de la scissure de Sylvius et attenant au cortex somatosensoriel secondaire, est lui aussi impliqué dans la régulation des fonctions motrices à partir de l'intégration d'informations somatosensorielles (Hinkley et al., 2007; Eickhoff et al., 2010).

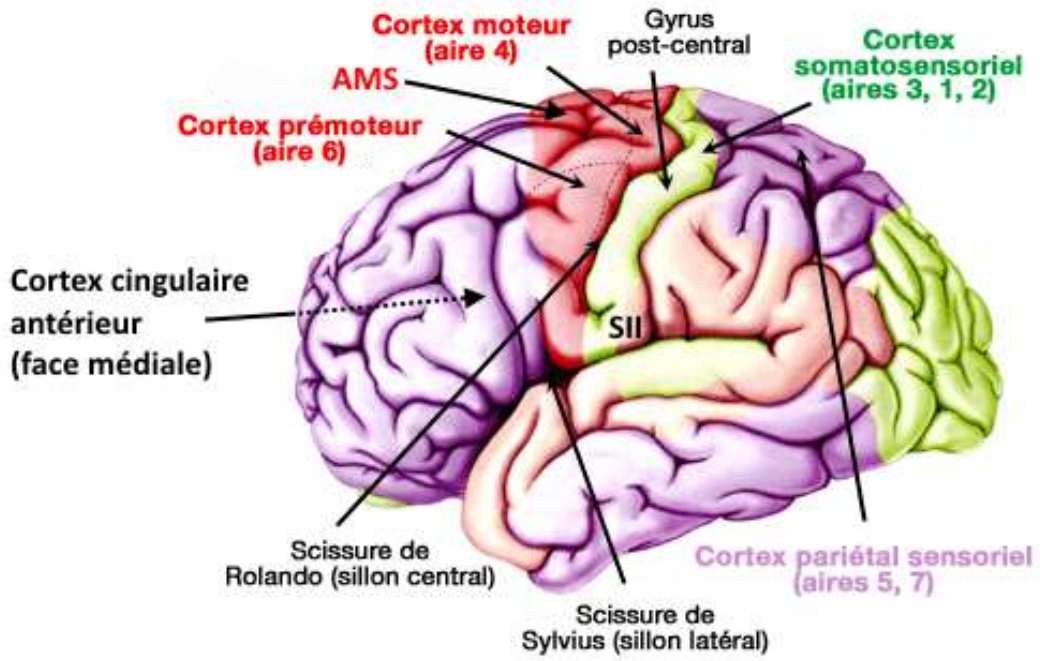


Figure I.15 : Aires somatosensorielles et motrices. *Adapté de http://allcars.pw.*

I.4 Organisation du système nerveux responsable de la motricité volontaire

Nous allons aborder ici la description anatomique et fonctionnelle du système nerveux responsable de la motricité volontaire. Bien que le mouvement volontaire soit au cœur de notre travail, nos investigations ont porté sur le traitement des informations sensorielles dans le contrôle du mouvement, et non sur l'organisation de la commande motrice elle-même. C'est la raison pour laquelle nous nous contenterons de ne décrire que les principales caractéristiques du système nerveux moteur.

De manière générale, le système nerveux responsable de la motricité volontaire peut être divisé en 2 grandes parties anatomiquement distinctes et fonctionnellement interdépendantes, qui jouent des rôles complémentaires dans le contrôle de la motricité volontaire. Il s'agit d'un niveau segmentaire d'une part, et des centres supra-segmentaires d'autre part. Nous allons en décrire ici les traits principaux.

I.4.1 Niveau segmentaire

Au niveau segmentaire, le système nerveux responsable de la motricité volontaire est composé de groupes de motoneurones alpha, présents à chaque étage de la moelle épinière et du tronc cérébral. Ces neurones quittent le système nerveux central pour aller innerver

l'ensemble des muscles du corps. Ce sont ces motoneurones que Charles Sherrington a désigné comme la « voie finale de la motricité » puisqu'ils sont modulés par l'ensemble des neurones qui se trouvent en « amont » du système nerveux moteur (Sherrington, 1906). En ce qui nous concerne, la motricité des membres supérieurs est supportée par les motoneurones alpha qui quittent la moelle épinière au niveau du renflement cervical. A chaque niveau de la moelle épinière et du tronc cérébral, se situent également des interneurones regroupés en circuits locaux. Ces groupes d'interneurones reçoivent à la fois des informations sensorielles en provenance de la périphérie ainsi que des informations efférentes en provenance des niveaux supra-segmentaires, et interagissent largement avec les motoneurones alpha. Ces circuits locaux d'interneurones possèdent déjà un rôle important d'intégration des différentes informations qui vont influer sur la motricité. Ils sont notamment largement impliqués dans la coordination de patrons de contractions réflexes de différents muscles. Notamment, ces interneurones permettent quotidiennement l'exécution des mouvements de nos membres supérieurs, puisqu'ils sont responsables de l'innervation réciproque des muscles agonistes et antagonistes (Sherrington, 1906).

I.4.2 Centres supra-segmentaires

Au niveau supra-segmentaire, le système nerveux responsable de la motricité volontaire est constitué de quatre sous-ensembles de neurones, localisés au niveau du cortex cérébral, du tronc cérébral, des ganglions de la base et du cervelet. Seuls les sous-ensembles corticaux et du tronc cérébral émettent des projections descendantes en direction des circuits locaux d'interneurones et des motoneurones alpha.

I.4.2.1 Sous ensemble cortical

Les circuits neuronaux présents au niveau du cortex nous intéressent particulièrement puisqu'ils jouent un rôle de première importance dans la motricité puisqu'ils sont principalement responsables de la coordination et du déclenchement des mouvements volontaires (Voir Mahan et Georgopoulos, 2013 ainsi que Georgopoulos et Carpenter, 2015, pour des revues).

Le sous ensemble cortical impliqué dans le contrôle de la motricité volontaire est classiquement décomposé en différentes régions anatomiques et fonctionnelles. Nous pouvons ainsi distinguer le cortex moteur primaire (M1, ou aire de Brodman 4) du cortex prémoteur (M2, ou aire de Brodman 6), l'aire motrice supplémentaire (AMS) et le cortex cingulaire (figure I.15).

L'ensemble de ce réseau cortical présente une augmentation d'activité somatotopiquement organisée, légèrement avant et pendant l'exécution de différents mouvements (voir Shibasaki, 2012, pour une revue).

Le cortex moteur primaire est situé dans la partie postérieure de la circonvolution frontale ascendante et est bordé caudalement par le cortex somatosensoriel primaire, et rostralement par le cortex prémoteur et l'aire motrice supplémentaire. Il reçoit des projections essentiellement en provenance du cortex prémoteur et du cortex cingulaire. Ces connexions sont responsables de l'émergence et de la finalisation d'une séquence motrice. Il reçoit également des projections en provenance du cortex somatosensoriel primaire, qui véhicule des informations sur le sens de la position du corps et du mouvement des différents segments corporels. Sur le plan fonctionnel, le cortex moteur primaire est ainsi responsable de la mise en application de la séquence spatiale et temporelle des différentes synergies musculaires mises en jeux lors de l'exécution de mouvements volontaires. Un certain nombre d'études supportent ainsi l'idée que le cortex moteur primaire est le théâtre de la conversion des différents paramètres sensoriels et prémoteurs en une activité directement responsable de l'exécution de mouvement organisé au niveau des effecteurs (Caminiti et al. 1990, 1991; Scott et Kalaska 1997; Kakei et al. 1999, 2001; Battaglia-Mayer et al. 2001, 2003; Gribble et Scott 2002; Sergio et Kalaska 1997, 2003, Sergio et al., 2005). Les circuits neuronaux responsables des commandes motrices à destination de la main sont localisés au niveau médio-latéral du cortex moteur primaire, dans l'hémisphère controlatéral à la main considérée (Rao et al., 1995; voir Schieber 2001, pour une revue; Figure I.16). De manière intéressante, on sait que la main est surreprésentée au niveau du cortex moteur par rapport à d'autres parties du corps. Ce phénomène de magnification corticale que nous avons déjà évoqué, est lié ici au fait que la main est richement innervée en motoneurones alpha, nécessitant alors des réseaux corticaux et un nombre d'axones descendants plus important pour le contrôle du mouvement que la motricité d'effecteurs moins complexes comme le genou par exemple. C'est ce qui explique la motricité extraordinairement fine dont nous sommes capables de faire preuve avec nos effecteurs manuels. Parallèlement, il est à noter que le cortex moteur primaire reçoit des projections sous corticales en provenance du cervelet et des ganglions de la base, relayées par le thalamus. Ces afférences jouent un rôle dans la modulation de l'exécution des mouvements en fonction de divers facteurs, dont l'apprentissage moteur.

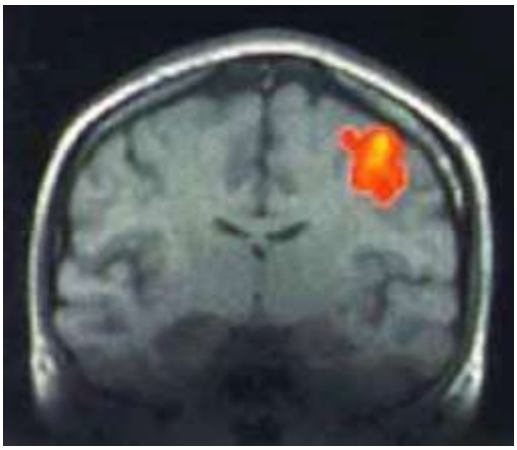


Figure I.16 : Activité Bold enregistrée en IMRf chez un participant au cours d'une tâche de mouvement des doigts. *Il est possible de voir ici une forte activité au niveau de la partie médiane du cortex moteur primaire. Ce résultat confirme les résultats du Neurochirurgien Wilder Penfield présentés presque 50 ans plus tôt dans sa publication The Cerebral Cortex of Man (1950). adapté de Rao et al., 1995.*

Le cortex prémoteur est localisé au niveau du gyrus précentral. Il est classiquement divisé en une partie dorsale et une partie ventrale, et reçoit des afférences en provenance du cortex pariétal postérieur supérieur (Wise et al., 1997). Ces données ont été confirmées par Graziano (1999) qui a montré que chez le singe, des informations de natures visuelle et somatosensorielle en provenance du cortex pariétal postérieur convergent sur des neurones uniques au niveau du cortex prémoteur. Ces connexions sont de première importance puisque le cortex pariétal postérieur, nous en reparlerons, contribue au codage des représentations visuelles et somatosensorielles de la position de l'effecteur manuel, indispensable à l'exécution et au contrôle des mouvements visuoguidés de la main (e.g., Clower et al., 1996; Desmurget et Grafton, 2000; Balslev et al., 2005; Bernier et Grafton, 2010; Reichenbach et al., 2014). Le cortex prémoteur serait ainsi à même d'intégrer ces informations spatiales dans l'élaboration d'une séquence motrice, en prenant en compte à la fois la direction du mouvement et celle du regard (Wise et al. 1997; Boussaoud et al. 1998; Boussaoud et Bremmer 1999; Hoshi et Tanji 2006). C'est cette séquence motrice qui sera transmise au cortex moteur primaire (voir supra). Il est à noter que le cortex prémoteur projette également des axones (environ 30%) directement au niveau spinal, influençant directement l'exécution de la motricité volontaire.

L'aire motrice supplémentaire (AMS), est fonctionnellement impliquée dans des tâches d'adaptation visuomotrice (Paz et al., 2005), ainsi que dans le traitement des aspects cognitifs du mouvement (Picard et Strick, 2001) et notamment dans les phénomènes d'inhibition motrice (voir Lynn et al., 2015, pour une revue). Parallèlement, l'AMS est également impliquée dans la génération du potentiel de préparation (Deecke et al., 1982; Lang et al., 1991; Erdler et al., 2000;

Deecke et Kornhuber, 2003). Le potentiel de préparation correspond à une augmentation progressive de l'activité corticale lors de la phase de planification du mouvement. Notamment, il a été mis en évidence que ce potentiel de préparation se manifestait par une diminution bilatérale de la puissance de la bande de fréquence beta (˜15-25 Hz) jusqu'à 4 secondes avant la réalisation de mouvements brusques du doigt (Ohara et al., 2000a).

Enfin, le cortex cingulaire participe à la production motrice. Il a été en effet rapporté qu'il était impliqué dans l'intégration des retours visuels pour la génération de mouvement de pointage (Inoue et al., 1998). Parallèlement, il semble qu'il soit également engagé dans le traitement des aspects cognitifs du mouvement (Picard et Strick, 2001).

I.4.2.2 Sous ensemble du tronc cérébral, du cervelet, et des noyaux gris centraux

Les noyaux de neurones situés au niveau du tronc cérébral sont principalement impliqués dans la régulation du tonus musculaire et de la posture, de l'orientation de la tête (Brooks, 1986). Bien que l'ancrage postural soit à l'origine même de la possibilité d'effectuer un mouvement volontaire, nous ne parlerons pas de ce type de motricité qui n'est pas l'objet du présent travail. De manière inattendue cependant, la littérature a fait récemment état d'une structure impliquée dans le contrôle des mouvements de la main. En effet, Honeycutt et al. (2013) ont mis en évidence que la voie réticulo-spinale était impliquée dans la coordination des mouvements de l'ensemble de la main.

En comparant le mouvement « désiré » avec le mouvement réellement effectué grâce à ses afférences, le cervelet permet la mesure d'une « erreur motrice », et ainsi une correction du mouvement à plus ou moins long terme (Eccles, 1967). Il est ainsi bien établi que le cervelet est impliqué dans l'apprentissage moteur.

Les ganglions de la base sont un ensemble de noyaux gris, profondément « enfouis » à la base du télencéphale et au niveau du diencéphale. Ils reçoivent des connexions de l'ensemble du cortex et notamment de la SMA, des cortex pré-moteur et moteur, du cortex somatosensoriel primaire ainsi que du cortex pariétal postérieur. Ils sont impliqués dans la planification et l'exécution de stratégies motrices complexes (Mink et Thach, 1993). Ils jouent également un rôle important dans l'inhibition des mouvements non-désirés, ainsi que dans le déclenchement des mouvements volontaires comme en atteste un certain nombre de pathologies, dont la tristement célèbre maladie de Parkinson (Kaji, 2001).

I.5 Note sur la plasticité des cartes corticales

De nombreux travaux ont démontré l'existence de capacités de réorganisation des cortex cérébraux en fonction de l'expérience vécue. Nous allons cibler notre propos sur les cortex sensoriels somatosensoriels et visuels primaires, qui sont au centre de notre travail.

Au niveau du cortex somatosensoriel primaire, il a été montré chez l'animal qu'une lésion périphérique, comme une section nerveuse ou une amputation d'un segment corporel, conduisait à l'émergence d'une « zone silencieuse » au niveau de la région du cortex qui recevait normalement les afférences somatosensorielles en provenance de ce segment (Merzenich et al., 1984; Kaas, 1993; Kaas et Collins, 2003). Cette zone silencieuse est ensuite rapidement « colonisée » puisque les neurones qui la constituent présentent une activité lors de la stimulation des segments corporels adjacents (Pons et al., 1991; Florence et al., 1998; Jain et al., 2008). Chez l'individu sain, nous savons également que la sur-utilisation d'un segment corporel entraîne sa surreprésentation au niveau du cortex somatosensoriel primaire (Jenkins et al., 1990; Pascual-leone et Torres 1993; Figure I.17). A l'inverse une sous-utilisation (anesthésie réversible locale) d'un doigt est à l'origine d'une diminution temporaire de la représentation corticale de ce doigt. L'ensemble de ces résultats démontre ainsi l'existence de réorganisations du cortex somatosensoriel primaire en fonction de l'expérience vécue.

Parallèlement, nous savons que le cortex visuel primaire est également le siège de modifications structurelles et fonctionnelles. Dans leurs travaux princeps, Hubel et Wiesel (1962), ont montré que la privation visuelle monoculaire au cours de certains stades du développement cérébral entraînait des réarrangements architecturaux irréversibles au niveau de V1. Depuis, il a été mis en évidence que le cerveau adulte était lui aussi le siège de modifications structurales au niveau de V1 en fonction de l'expérience vécue (voir Cooper and Bear, 2012, ainsi que Nys et al., 2015, pour des revues). Enfin, l'existence de réorganisations au niveau du cortex auditif primaire suggèrerait qu'il s'agisse de propriétés ubiquitaires au niveau des régions sensorielles primaires (Schlaug et al., 1995a,b; Fujioka et al., 2004; Besson et al., 2007; Bermudez et al., 2009).

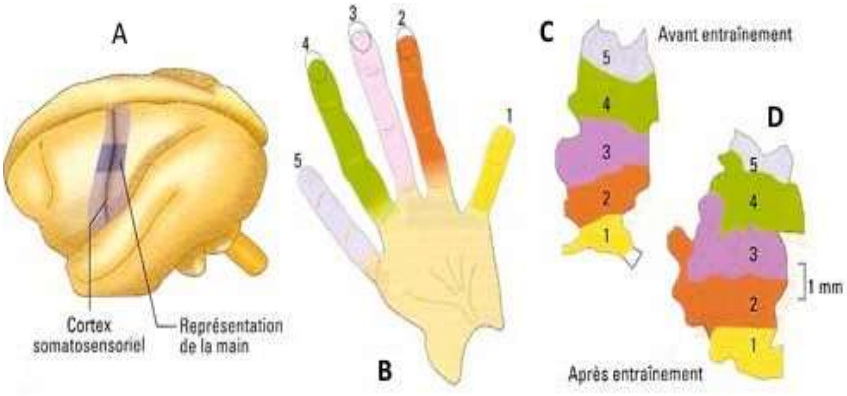


Figure I.17 : Plasticité du cortex sensorimoteur. *Représentation corticale des doigts de la main gauche d'un singe Hibou (SI) (A). Le singe a été entraîné à se servir principalement de ses 2ème et 3ème doigts, et plus rarement du 4ème (B). Il est possible de noter que par rapport à la représentation corticale originale de ses doigts avant entraînement (C), les doigts 2, 3 et 4 sont surreprésentés à la suite de cet entraînement (D). Adapté de Neurosciences, 4ème édition, de Boeck, 2011.*

Chapitre II : Intégration des informations visuelles et somatosensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire

Comme nous l'avons mentionné plus haut, les informations visuelles et somatosensorielles sont particulièrement importantes dans le contrôle du mouvement manuel visuoguidé. En effet, un certain nombre de résultats expérimentaux montrent que chacune de ces modalités sensorielles permet une représentation spatiale de la position de l'effecteur manuel et de la cible à atteindre, tous deux contenus dans l'espace dans lequel vont s'effectuer au quotidien nos mouvements. Ces représentations spatiales, sont indispensables à l'élaboration de commandes motrices ainsi qu'à la mise en place de mécanismes de correction en ligne des erreurs de mouvements. Dans ce second chapitre, nous allons ainsi préciser la manière dont ces informations spatiales sont représentées dans le cerveau avant de souligner leur importance dans la planification et la réalisation des mouvements volontaires adaptés aux contraintes de l'environnement. Nous détaillerons ensuite le modèle d'intégration bayésien: un modèle largement utilisé pour expliquer l'intégration des informations multisensorielles. Ce second chapitre nous permettra également de présenter la situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielle en tant que méthode d'investigation des mécanismes de pondération sensorielle dans le contrôle du mouvement volontaire. Nous terminerons notre propos par une synthèse des phénomènes de modulation de l'activité corticale liés à cette situation d'incongruence qui sont rapportés dans la littérature.

II.1 Représentations spatiales et mouvement volontaire

II.1.1 Représentation multisensorielle de la position de l'effecteur manuel et des cibles visuelles contenues dans l'espace péri-personnel

II.1.1.1 Référentiels spatiaux

L'espace qui nous entoure et à l'intérieur duquel il est possible d'agir directement et d'organiser nos mouvements a été défini comme « l'espace autour de nous » ou encore, « l'espace péri-personnel » (Rizzolati et al., 1997). A l'intérieur de cet espace d'action « directe »,

il nous est possible de coder la localisation de l'effecteur manuel, ainsi que la localisation d'une cible à atteindre. Ainsi, les représentations que nous nous faisons de l'espace péri-personnel servent de référentiel spatial au positionnement de la main, d'une cible, et des rapports spatiaux qui les séparent (Brozzoli et al., 2010; Voir Holmes et Spence, 2009, pour une revue).

L'étude de l'espace péri-personnel a conduit à l'émergence d'une dissociation entre ce qui a été décrit comme un espace égocentré et un espace allocentré (Voir Galati et al., 2010 pour une revue). Pour bien comprendre la différence entre ces deux espaces, il peut être utile de se rappeler qu'un espace se définit, sinon uniquement par rapport à une origine, au moins par rapport à des points de repères. Ainsi, un espace égocentré se définit par rapport à des points de repères situés sur le corps lui-même. Les informations somatosensorielles, et notamment celles issues de la proprioception musculaire, sont ainsi à même de fournir de tels repères, contribuant à l'élaboration d'un référentiel spatial égocentré (Head and Holmes 1911; Shildler 1935; Critchley 1953; Blouin et al., 1993; Vallar et al. 1999; Galati et al. 2000, 2001; Sepe et al. 2007). De manière différente, un espace allocentré se définit en rapport à des repères situés dans l'environnement, à l'extérieur du corps propre. Si la vision permet l'élaboration d'un espace égocentré par le retour visuel des différents segments du corps, elle est également le support privilégié de la constitution d'un référentiel allocentré du fait qu'elle constitue l'accès à une grande quantité d'informations situées autour du corps et contenues dans la richesse des scènes visuelles quotidiennes (Patchay et al. 2006; Andresen et al. 2009).

Dans nos protocoles expérimentaux, ces deux types de codage de l'espace péri-personnel étaient probablement engagés. C'est la raison pour laquelle nous les décrivons ici. Cependant, nous n'avons pas manipulé expérimentalement ce paramètre pour faire la part de l'un et de l'autre. Ainsi, nous ne rentrerons pas plus en avant dans la description de leurs particularités respectives, et considèrerons que les localisations de l'effecteur et de cibles visuelles dans l'espace péri-personnel sont codées indifféremment de manière égocentrée ou allocentrée.

II.1.1.2 Codage spatial de la position de l'effecteur

Comme décrit précédemment, les informations visuelles et somatosensorielles proviennent de récepteurs périphériques de natures et de localisations sur le corps très différentes. Chacun de ces canaux représente ainsi une source d'information qui possède ses propres caractéristiques, et contribue à une connaissance spatiale de l'environnement et de l'effecteur manuel qui lui est propre. Cette conception a été corroborée par une série d'études démontrant

le caractère complémentaire mais indépendant des informations visuelles et somatosensorielles dans le codage spatial de cibles visuelles et de l'effecteur manuel (e.g., Bard et al., 1995; Botvinick et al., 1998; Hogendoorn et al., 2009; Kunz et al., 2010). Par exemple, on sait que lors de port de lunettes prismatiques qui dévient la perception de l'environnement visuel, le bras immobile est représenté en deux points différents de l'espace par les informations visuelles d'une part et les informations somatosensorielles d'autre part. Le poids attribué à l'information visuelle dans l'évaluation de la position de l'effecteur a été rapporté comme étant compris entre 0.6 à 0.8, le poids de l'information somatosensorielle étant alors de 0.2 à 0.4 (Welch et Warren, 1986). En revanche, il a été mis en évidence que la valeur du poids accordé à l'une ou l'autre des modalités pouvait varier fortement en fonction des conditions expérimentales, comme la qualité des informations sensorielles dans chacune des modalités. En l'occurrence, le poids accordé à la modalité somatosensorielle dans l'évaluation de la position de l'effecteur s'accroit avec la diminution de la qualité du retour visuel, et peut même dépasser celui accordé à la vision en situation d'obscurité (Mon-William et al , 1997; Plooy et al., 1998; Sarlegna et al., 2004). D'une manière sensiblement différente, nous savons que la localisation de la main « proprioceptive » est influencée par la localisation de la main « visuelle ». C'est ce qui se produit dans la 'Rubber hand Illusion' (e.g., Botvinick et Cohen, 1998). Pour la mise en place de cette illusion, les participants sont placés de manière à ne pas recevoir de retour visuel de leur main, mais d'une « fausse main » en plastique disposée bien visible à côté de celle-ci. L'expérimentateur exécute des stimulations tactiles de la vraie main (invisible) des participants, et réalise les mêmes mouvements de « stimulation » de manière synchrone sur la main en plastique (visible). Au bout d'un temps bref (quelques secondes à quelques dizaines de secondes), les participants perçoivent leur vraie main à l'emplacement de celle en plastique. Cette dérive de la localisation perçue de l'effecteur manuel n'a pas lieu si les stimulations tactiles sur la « vraie » et la « fausse » main sont temporellement asynchrones. Les résultats obtenus avec cette illusion démontrent de l'influence des représentations spatiales issues des canaux visuels et somatosensoriels. Pris tous ensemble, ces résultats supportent ainsi l'idée d'une contribution complémentaire, et donc différente, des informations visuelles et somatosensorielles dans le codage de la position d'un effecteur corporel dans l'espace péri-personnel.

II.1.1.3 Codage spatial de la position d'une cible visuelle

Nous savons que les informations visuelles et somatosensorielles contribuent de manière complémentaire à coder la position d'une cible visuelle comprise dans l'espace péri-personnel. Par exemple, dans une étude comportementale, Adams et al. (2015) ont mis en évidence que la combinaison des informations somatosensorielles et visuelles permettait d'améliorer significativement l'évaluation de la position spatiale d'une cible visuelle à atteindre en comparaison de la condition dans laquelle cette évaluation était faite avec les informations visuelles uniquement. De manière complémentaire, Blouin et al. (1995) ont démontré que l'environnement visuel (cible qui effectuait un « saut ») était perçu de manière plus stable par les participants lorsque ces derniers réalisaient un mouvement de pointage manuel en direction de cette cible, suggérant une modification de la perception des positions spatiales de la cible visuelle par les informations somatosensorielles. Ces expériences démontrent ici la complémentarité des informations visuelles et somatosensorielles dans la représentation spatiale d'une cible visuelle à atteindre.

II.1.2 Utilisation des informations spatiales dans la planification et la correction en ligne des erreurs de mouvements volontaires

II.1.2.1 Informations spatiales et planification de la commande motrice

Ainsi comme nous venons de le voir, les informations visuelles et somatosensorielles sont à l'origine de représentations complémentaires mais indépendantes de la position de l'effecteur manuel et de cibles visuelles contenues dans l'espace péri-personnel. Ces informations de localisations spatiales sont primordiales dans la planification des mouvements volontaires, et notamment des mouvements visuoguidés (voir Sarlegna et Sainburg, 2009, pour une revue). En effet, c'est à partir de la position initiale dans l'espace du segment corporel et de la cible à atteindre que va pouvoir être élaboré un vecteur de mouvement, et ainsi une commande motrice correspondante.

Concernant les informations visuelles, nous savons au moins depuis Woodworth (1899) que les mouvements d'atteintes en direction de cibles visuelles sont bien plus précis avec vision que sans vision de la main. Depuis, un certain nombre de travaux ont investigué plus précisément le rôle de la vision de l'effecteur manuel dans les mouvements d'atteintes de cibles visuelles. Par exemple, nous savons que la vision de la main pendant la planification du mouvement, mais absente durant l'exécution du mouvement, améliore la précision du mouvement de pointage

comparé à une condition où les retours visuels de la main sont totalement absents dans les phases de planification et d'exécution (Desmurget et al., 1997; Elliott et al. 1991; Ghez et al. 1995; Prablanc et al. 1979b; Vindras et al. 1998). Ces résultats confirment l'importance du codage de la position initiale de la main dans l'élaboration d'un vecteur du mouvement. De manière différente, il est bien établi que le port de lunettes prismatiques déviant la représentation de l'ensemble du champ visuel induit des erreurs directionnelles à l'initiation de mouvements de pointage, ainsi qu'une diminution de la précision terminale de ces mouvements (Voir Redding et al., 2005, pour une revue). De plus, dans cette situation, l'absence de retour visuel de l'effecteur manuel induit une absence de correction de ces erreurs, ces dernières perdurant aussi longtemps que dure l'expérience (e.g., Sainburg et al., 2002). Ainsi, la représentation spatiale visuelle de l'effecteur et de la cible dans l'espace péri-personnel est indispensable dans la planification de mouvements volontaires visuoguidés d'atteintes adaptés aux contraintes de l'environnement.

Concernant les informations somatosensorielles, il a été mis en évidence dans des études chez l'Homme et l'animal déafférenté que l'absence d'information somesthésique entraînait une altération drastique de la calibration des représentations spatiales pour le contrôle du mouvement (Bard et al. 1995). Cette diminution se traduit par une diminution de la qualité de la commande motrice, notamment par une diminution de la précision de la direction initiale de mouvements de pointages manuels en direction de cibles visuelles (e.g., Gauthier et Mussa Ivaldi, 1988; Sanes et al. 1985; Sainburg et al. 1993, 1995, 2003; Sarlegna et al. 2006; Balslev et al., 2008). Il est à noter que les mouvements de pointages sont des mouvements rapides dont la direction initiale (avant la mise en place des mécanismes de corrections d'erreurs) reflète principalement le résultat de la planification motrice (voir aussi la partie II.1.2.2).

L'ensemble de ces résultats supportent ainsi l'idée que les représentations spatiales de la position de l'effecteur et de la cible visuelle contenue dans l'espace péri-personnel affectent l'élaboration des commandes motrices lors de la planification de mouvements volontaires visuoguidés.

II.1.2.2 Informations spatiales et correction en ligne des erreurs motrices

Nous savons également que les représentations spatiales visuelles et somatosensorielles de la main et de la cible à atteindre sont de première importance dans la correction en ligne des erreurs de mouvement durant l'exécution de celui-ci (e.g., Goodale et al., 1986; Redon et al.,

1991; Sainburg et al., 1995; Sarlegna et al., 2003; Saunders et Knill, 2004; Franklin et Wolpert, 2008; Scott, 2012; voir Sarlegna et Mutha, 2015, pour une revue). Une correction motrice est élaborée et « envoyée » lors de la présence d'un écart entre le mouvement « souhaité » et le mouvement réalisé. Le délai minimum nécessaire pour la mise en place de mécanismes de corrections en ligne du mouvement est fonction du contexte et des contraintes du mouvement (e.g., Blouin, 2016), et peut avoisiner les 100ms (Jeannerod, 1988). Ceci montre l'importance particulière de ces mécanismes de contrôle du mouvement puisque ces derniers peuvent apparaître relativement tôt dans l'exécution d'un mouvement volontaire. Ceci est d'autant plus évident que les mouvements effectués sont lents (Keele, 1981; Arbib, 1981), comme c'était le cas dans nos propres protocoles expérimentaux. Il a été montré que lorsque la cible visuelle à atteindre se déplaçait durant l'exécution d'un mouvement de pointage, le cerveau était en mesure de planifier et d'envoyer des commandes motrices pour corriger le mouvement en modifiant sa trajectoire (Megaw, 1974; Brenner et Smeets, 1997; Pisella et al., 2000; Desmurget et al., 1999, 2004; Danion et Sarlegna, 2007; Krigolson et al., 2007a; Izawa et Shadmehr, 2008; Gritsenko et al., 2009; Reichenbach et al., 2009; Fautrelle et al., 2010). Par exemple, dans une étude en potentiel évoqué, Krigolson et al. (2007a) ont montré que la modification de l'emplacement de la cible visuelle au cours du mouvement d'atteinte de cette cible était associée à l'apparition d'une N100 dont l'amplitude était maximale au niveau du cortex pariétal-occipital gauche. Les auteurs ont ainsi mis en évidence que cette région du cortex était une région clef dans le traitement des informations visuelles utiles à la correction en ligne des erreurs motrices. Ces conclusions sont corroborées par Desmurget et al. 1999, qui ont montré que les mouvements de pointage contenaient plus d'erreurs si on perturbait artificiellement par TMS l'activité du cortex pariétal postérieur allouée à la mise en place des mécanismes de correction d'erreur en ligne. Ces résultats sont appuyés par l'étude de Reichenbach et al. (2014) dans laquelle les auteurs ont montré grâce à l'utilisation de la TMS que différentes régions du cortex pariétal postérieur étaient spécifiquement impliquées dans la représentation des informations proprioceptives (partie médiane de la scissure intra-pariétale) ou multisensorielles (partie antérieure de cette scissure) utiles au guidage spatial du mouvement manuel. Ces études illustrent ici l'importance des informations visuelles et somatosensorielles pour la correction en ligne des erreurs de mouvements.

II.1.2.3 Cartes corticales visuelles et somatosensorielles

Ainsi, de manière générale, il apparaît que les canaux visuels et somatosensoriels soient à l'origine d'un codage spatial différent et complémentaire de l'effecteur manuel et d'une cible visuelle à atteindre au sein de l'espace péri-personnel, et utiles pour la planification et la correction d'erreur des mouvements volontaires visuoguidés. Assez vite, cette idée de complémentarité des canaux sensoriels dans les représentations spatiales a abouti à la conception théorique que le cerveau représentait ces différents espaces sensoriels par l'intermédiaire de cartes neuronales spécifiques et indépendantes pour chacune des modalités (Jeannerod et Prablanc, 1983; Jeannerod, 1991; Redding et Wallace, 1992). Cependant, l'expérience que nous faisons quotidiennement de cet espace qui nous environne est généralement unifiée. Sur le plan phénoménologique, lors de la réalisation d'un mouvement dirigé vers une cible, nous ne percevons ainsi qu'une et une seule cible à atteindre, en un et un seul point de l'espace. De même, les mouvements que nous exécutons sont dirigés vers un et un seul point (ou centre de gravité) de l'espace euclidien. Comme nous l'avons mentionné plus haut, l'alignement des représentations spatiales issues de différentes modalités permet un traitement optimal de ces différentes informations sensorielles (voir Maravita, Spence, & Driver, 2003 pour une revue). Il semble ainsi que l'alignement des représentations spatiales soit un point clef dans la réalisation quotidienne de mouvements adaptés aux contraintes de notre environnement. Mais comment ces différentes représentations spatiales sont-elles intégrées afin d'être alignées l'une avec l'autre? Très tôt[c], cette question de l'intégration des informations en provenance de différents canaux sensoriels s'est rapprochée de la notion de la mise en coïncidence de ces informations au travers de l'expérience vécue.

II.1.3 Mise en coïncidence et représentations spatiales visuelles et somatosensorielles cohérentes

Il a été postulé que l'action était incontournable dans la recherche d'informations sensorielles (Abbé de Condillac, 1754). Bien plus tard, Paillard (1976) souligne que les

[c] Nous faisons référence ici à la Question posée par William Molynieux à John Locke, auquel ce dernier répond dans son écrit : An Essay Concerning Human Understanding, 1689. Molynieux cherche à savoir si une personne adulte, née aveugle, et à qui on rendrait soudainement la vue reconnaitrait un objet sans le toucher. Cette question, très tôt donc, démontre de l'intérêt d'une mise en coïncidence ou de l'absence de coïncidence des informations en provenance de ce que nous appelons aujourd'hui la vision et la somesthésie. Une question similaire pourrait être posée pour des patients privés de sens somesthésique depuis leur naissance.

« instruments de capture » de l'information sensorielle sont soumis à « une composante fondamentale motrice commune ». Autrement dit, dans l'expérience quotidienne c'est essentiellement la présence de mouvements volontaires qui permettrait la mise en coïncidence des informations sensorielles, principalement la vision et la somesthésie (Held et Hein, 1963; Jeannerod, 1983). Ainsi les représentations spatiales issues des différents canaux sensoriels ne seraient pas « pré-câblées » mais progressivement mises en cohérence pendant les phases de développement, résultant principalement de l'expérience permise par la motricité volontaire (Wolpert et Miall, 1996; Krakauer et al. 2000; Tong and Flanagan 2003; Tseng et al. 2007). L'expérience devient alors fondamentale en ce sens qu'elle permet l'apprentissage (adaptation) grâce à la mise en jeu de phénomènes de plasticité (voir la note, section I.5).

Il a été montré que le besoin de « réalignement » entre les représentations sensorielles visuelles et somatosensorielles était en réalité constant (Brozzoli et al., 2010). En effet, en l'absence de mouvements et de vision de la main, la position « somatosensorielle » perçue de la main change progressivement (e.g., Wann et Ibrahim, 1992; Desmurget et al. 2000). Cette observation a été attribuée à la conséquence d'une dérive progressive de la représentation spatiale somatosensorielle de la main, en l'absence de recalibration (ou réactualisation) par le mouvement ou par la vision. En effet, des études ont mis en évidence qu'une courte phase de vision de la main durant la planification d'un mouvement de pointage vers une cible visuelle, la main n'étant pas visible pendant la durée du mouvement, permettait d'améliorer la précision du mouvement d'atteinte en diminuant les écarts terminaux à la cible (Prablanc et al., 1979b; Elliott et al. 1991; Rossetti, 1993 ; Desmurget et al., 1995a). Les auteurs ont ainsi conclu que les représentations somatosensorielles de l'espace pouvaient être recalibrées par des informations spatiales apportées par la vision de la main avant l'initiation du mouvement. Il est possible de suggérer que ce besoin de recalibration permanant reflète en réalité une forme de flexibilité permettant au système de représentation de s'adapter aux fréquentes modifications contextuelles.

Enfin, de manière plus large, il a été montré par une série d'expériences que l'intégration de différents stimuli dans différentes modalités était facilité lorsque ces stimuli étaient présentés en un même point de l'espace et au même moment (Meredith et al., 1987; Meredith and Stein, 1996; Macaluso, 2000), respectant ainsi deux principes fondamentaux de l'intégration multisensorielle: les mises en coïncidences spatiales et temporelles (Stein et Meredith, 1993).

II.1.4 Corrélats neuronaux de l'intégration visuo-somatosensorielle pour le contrôle du mouvement manuel

Certains auteurs ont postulé l'existence d'une région cérébrale unique qui serait le siège d'une représentation supra-modale de l'espace, et qui servirait dans l'organisation des mouvements au sein de l'espace péri-personnel (Redding et Wallace, 1992). Dans ce schéma, cette région serait ainsi à même d'intégrer les représentations spatiales issues des différents canaux sensoriels et de refléter la structure physique du monde, c'est à dire l'espace euclidien dans lequel nous nous mouvons et organisons nos actions. Le cortex pariétal postérieur a été proposé comme un bon candidat pour héberger une telle représentation spatiale de l'environnement. En effet, le cortex pariétal postérieur (CPP) est connu pour être impliqué dans les processus d'intégration multisensorielle et a été identifié comme une région clef dans la représentation des éléments contenus dans l'espace péri-personnel à partir des informations issues des canaux visuels et somatosensoriels (Jeannerod et Joseph, 1988; Clower et al., 1996; Inoue et al., 1997; Desmurget et al., 1999; Desmurget et Grafton, 2000; Krakauer et al., 2004; Balslev et al., 2005; Bernier et Grafton, 2010; Reichenbach et al., 2014). Cependant, à notre connaissance, aucune région cérébrale représentant fidèlement l'espace euclidien du monde n'a encore été observée au niveau du cortex pariétal postérieur.

A l'inverse et comme évoqué plus haut, Reichenbach et al. (2014) ont montré que le cortex pariétal postérieur hébergeait des sous-ensembles régionaux de neurones spécifiques impliqués dans le traitement des informations somatosensorielles (scissure intra-pariétale médiale) ou bimodales (vision et somesthésie; scissure intra-pariétale médiale). L'étude de Graziano (1999) chez le singe appuie cette conception de représentations spatiales multiples puisqu'il montre que des informations en provenance de stimuli visuels et somatosensoriels convergeaient au niveau de neurones uniques mais au niveau du cortex prémoteur impliqué dans la programmation de mouvements volontaires et non au niveau du cortex pariétal postérieur. Ainsi, même si cette question reste partiellement ouverte, il semble que le cortex pariétal postérieur soit le siège de représentations multimodales multiples de l'espace péri-personnel.

II.1.5 Modèle bayésien de l'intégration des informations sensorielles

Nous l'avons vu plus haut, les informations visuelles et somatosensorielles sont intégrées pour être utilisées dans la planification et le contrôle du mouvement. Depuis un certain nombre

d'années, un modèle d'intégration des informations par le cerveau connaît un succès croissant en neurosciences cognitives. Ce modèle correspond à l'idée qu'il existe un « cerveau statisticien », pour reprendre les termes de Stanislas Dehaene (cours de psychologie cognitive au collège de France, 2013). Il s'agit de la théorie bayésienne du fonctionnement cérébral. Son succès est en grande partie lié au caractère « universel » qui a été attribué à son potentiel explicatif du fonctionnement du système nerveux central. Une grande partie des connaissances empiriques qui soutiennent ce modèle de fonctionnement a été produite dans le champ d'étude de la perception et de l'intégration des informations sensorielles (e.g., Plooy et al., 1998; Ernst et Banks, 2002; van Beers et al., 1999, 2002; voir Angelaki et al., 2009 pour une revue). En raison de son importance actuelle, nous nous proposons ici de présenter les grandes lignes de la théorie bayésienne.

L'idée générale proposée par la théorie bayésienne est que le cerveau effectuerait en permanence des « hypothèses » sur l'état des différents aspects du corps et son environnement, et serait en mesure d'effectuer les « calculs » nécessaires à l'attribution d'un degré de confiance (ou de vraisemblance, ou de fiabilité) à chacune de ces hypothèses. Ces calculs seraient à même de prendre en considération deux types de données capitales. Le premier type concerne les observations effectuées dans l'environnement, c'est-à-dire les stimuli sensoriels eux-mêmes et notamment leur qualité. Le second concerne les attentes a priori sur ces stimuli (priors), c'est-à-dire des attendus sur ce que sont ces stimuli. Ces attentes sont façonnées par l'expérience préalablement vécue, et pourraient modifier l'intégration des stimuli eux-mêmes. L'importance de ces a priori sur les stimuli peut être illustrée par certaines expériences sur des illusions visuelles. Un des a priori visuels classiquement cité est que, du fait de l'expérience quotidienne, nous nous attendons à ce que la lumière vienne du haut (Stone et al., 2009). En effet, la lumière du soleil ou des luminaires d'intérieur ont tendance à éclairer la partie supérieure des objets que nous voyons, laissant la partie inférieure dans l'ombre du fait du relief de ces objets. Ainsi, les effets d'ombres d'une scène visuelle (stimuli) seront interprétés en conséquence, modifiant de manière importante la perception des reliefs (Figure II.1).

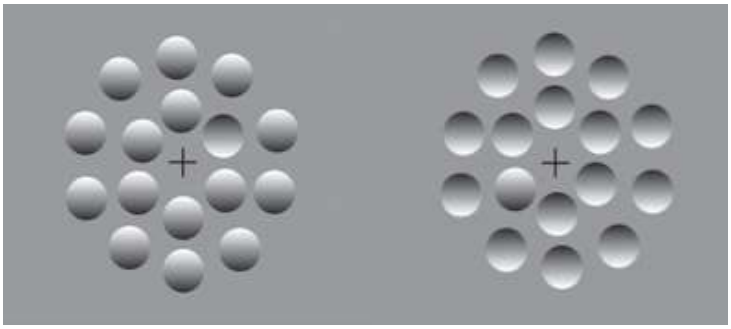


Figure II.1 : A priori et illusions visuelles*. Nous avons généralement l'a priori que la lumière vient du haut. Gauche : ainsi, nous avons tendance à interpréter les stimuli ronds comme des formes en relief et non en creux. L'inversion du dégradé de gris sur un seul des ronds nous le fait percevoir en creux. Droite : la rotation de l'image à 180° nous évoque la perception inverse. Adapté de Stone et al., (2009).*

De manière importante selon la théorie bayésienne, ces a priori sont représentés sous forme de densités de probabilités, qui dépendent, nous l'avons dit, de l'expérience vécue. Autrement dit, plus nous avons préalablement fait face à une régularité de notre environnement (e.g., la lumière vient du haut), plus nous accordons du poids à l'a priori qui en résulte. Nous n'avons pas ici pour objectif de présenter le détail mathématique de l'équation de Bayes à l'origine du modèle bayésien, mais c'est ensuite la « combinaison » des a priori sur les stimuli et des stimuli eux-mêmes qui permet l'élaboration d'une densité de probabilité à posteriori, représentant la perception in fine des stimuli, ou plus généralement l'état perçu du monde. Cette théorie « de base » résumée ici, trouve tout un champ d'application, et c'est ce qui nous intéresse le plus, au niveau de l'intégration multisensorielle. En effet si nous prenons le cas, par exemple, des informations fournies au système nerveux central respectivement par la vision et la somesthésie quant à la position relative de la main dans l'espace, alors le modèle bayésien permet de prédire une résultante perceptive par multiplication des probabilités conditionnelles associée à chacune de ces entrées. Ces probabilités conditionnelles sont fonction de la confiance (ou de la vraisemblance ou de la fiabilité) que le système nerveux accorderait à une entrée (voir supra). Ainsi, les équations bayésiennes offrent un modèle mathématique de la pondération sensorielle qui permet d'intégrer à la fois le contexte et l'expérience préalable.

Ce modèle théorique est supporté dans le domaine de l'intégration multisensorielle par un certain nombre de données empiriques. Par exemple lors de la réalisation de mouvements, il a été montré que lorsque la vision est extrêmement réduite, le poids accordé à la proprioception

devient supérieur à celui accordé à la vision pour guider le mouvement (e.g., Mon-Williams et al., 1997; Plooy et al., 1998). Des résultats concordants ont été obtenus dans des études combinant plusieurs entrées sensorielles (van Beers et al., 1999, 2002; Ernst et Banks, 2002; voir Angelaki et al., 2009 pour une revue) et testant différents aspects perceptifs comme la perception de la forme des objets (Helbig et Ernst, 2007), de différentes textures (Lederman et al., 1986; Guest et Spence,2003), de l'inclinaison de surfaces (Ernst et al., 2000), des perspectives (Oruc et al., 2003), la localisation spatiale de stimuli auditifs et visuels (Alais et Burr, 2004; Knill et Pouget, 2004), ainsi que la perception de la vitesse (Stocker et Simoncelli, 2006).

Cette théorie de l'intégration bayésienne a également été critiquée. Notamment, il lui est reproché d'être trop générale pour permettre de comprendre spécifiquement les différents phénomènes observés (Jones et Love, 2011; Bower et Davis, 2012). Cependant, malgré le fait que la théorie bayésienne du « cerveau statisticien » soit l'objet de débats, elle représente un outil théorique intéressant pour appréhender et interpréter les phénomènes d'intégrations multisensorielles auxquels notre travail fait directement référence.

II.2 Incongruence entre vision et proprioception comme méthode d'investigation des phénomènes de pondérations sensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire

II.2.1 Définitions et aspects historiques

Comme nous l'avons abordé plus haut, une mise en coïncidence des informations visuelles et somatosensorielles semble nécessaire à la calibration cohérente des différentes représentations spatiales de l'effecteur manuel et d'une cible visuelle contenues dans l'espace péri-personnel. Au quotidien, et malgré le besoin d'une constante recalibration (voir supra), la correspondance entre ces deux entrées sensorielles varie très peu, les cartes visuelles et somatosensorielles sont alignées, et nos mouvements sont de ce fait fluides et adaptés. Il existe cependant des situations dans lesquelles les informations visuelles et somatosensorielles véhiculent des informations spatiales incongruentes. Dans ce cas, la correspondance spatiale élaborée entre ces deux canaux sensoriels par le système nerveux central est perdue, entraînant des erreurs lors de l'exécution motrice, et nécessitant une adaptation afin de retrouver une performance motrice « normale » (Harris 1963; Balslev et al. 2004; Redding et al.2005; Bernier

et al. 2007, 2009). Dans la vie courante, c'est par exemple ce qui se passe lorsque l'on porte des lunettes de correction pour la première fois. La distorsion de l'environnement visuel perçu crée une perte d'alignement entre les représentations spatiales visuelles et somatosensorielles, occasionnant une « gêne », ou un « vertige » ainsi qu'une certaine inaptitude à évaluer l'espace, voire à exécuter précisément des mouvements dirigés vers des cibles. Il est également possible de recréer expérimentalement cette situation d'incongruence en décalant l'environnement visuel perçu des participants, par exemple par l'intermédiaire de miroirs ou de prismes.

Parmi les premiers à avoir utilisé l'incongruence visuo-somesthésique comme paradigme expérimental, nous pouvons retenir Stratton (1896) aux Etats-Unis, et Helmholtz (1909) en Allemagne. Stratton par exemple a utilisé des lunettes prismatiques qui inversaient complètement le champ visuel perçu de ceux qui les portaient. Après les avoir personnellement portées durant 8 jours consécutifs sans interruption, produisant dans un premier temps une altération marquée de ses performances motrices, ce dernier a constaté une nette amélioration du contrôle de ses mouvements à partir du 5ème jour, amélioration qui augmentait ensuite avec la durée de port des lunettes. Avec cette expérience, Stratton a ainsi mis en évidence la capacité adaptative du système nerveux central face à cette situation d'incongruence sensorielle, et jeté les bases de ce qui sera repris plus tard sous le terme d'adaptation prismatique, ce dont nous reparlerons. Suite à ces travaux princeps, un nombre important d'auteurs ont ensuite étudié les conséquences motrices de l'incongruence visuo-somatosensorielle ainsi que les phénomènes d'adaptation associés par l'intermédiaire de déformations diverses du champ visuel telles que des rotations, des grossissements et des réductions. Historiquement, les inversions complètes du champ visuel ont en réalité été surtout utilisées dans les études en psychologie (Dolezal, 1982; Koga, 1988) alors que les études qui se sont intéressées à la compréhension du système sensorimoteur ont préférentiellement employé des grossissements puis des modifications de types angulaires (e.g., voir Rock, 1966; Gauthier et Robinson, 1975; Welch 1979 ; Welch et al., 1993; Cunningham et al., 1994; Brooks et al., 1995; voir aussi Redding et al., 2005 pour une revues). C'est dans le prolongement de cette dernière lignée d'expériences que nous situons le présent travail de thèse.

Une variante de l'adaptation prismatique a également été largement développée et utilisée dans l'étude des phénomènes d'adaptation sensorimotrice : il s'agit de la tâche du dessin en miroir. Dans cette tâche, les participants ne voient pas leurs mains directement, mais la

contrôlent par l'intermédiaire d'un retour visuel retransmis par un miroir (Figure II.2). Outre le fait de modifier les rapports entre mouvements et conséquences visuelles de ces mouvements, le dispositif du dessin en miroir modifie la perspective visuelle du mouvement, pouvant aller jusqu'à faire adopter un point de vue allocentré. En l'occurrence, dans un miroir, la main droite est perçue comme une main gauche, du fait du placement des doigts et notamment du pouce.

Une autre variante des deux situations expérimentales que nous venons d'évoquer, plus moderne, consiste à demander aux participants de contrôler un curseur sur un écran par l'intermédiaire d'une interface (Stylet sur tablette graphique, souris, joystick,…), et d'introduire un angle entre le mouvement de la main qui contrôle le curseur et le mouvement du curseur sur l'écran (e.g., Flanagan et al., 1999; Jones et al., 2001; Sainburg et al., 2002; Graydon et al., 2005, Sarlegna et al., 2007). Lors de ces tâches, pour être performant, les participants doivent réajuster leurs commandes motrices afin de contrôler le curseur de manière à répondre aux consignes de la tâche.

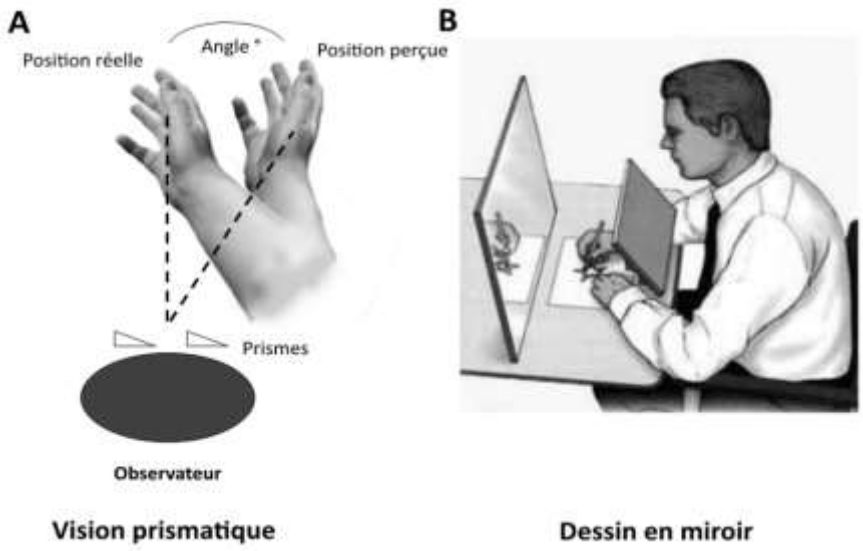


Figure II.2 : Situation d'incongruence entre vision et informations somatosensorielles. *(A) Un observateur fait l'expérience d'une déviation angulaire (en °) de son environnement visuel par le port de lunettes prismatiques. Les prismes entraînent un décalage entre la position réelle de la main (ou d'une cible, non représentée) et la position visuellement perçue, cette dernière étant décalée dans le sens de déviation des prismes par rapport à la position réelle. (B) Situation de dessin en miroir. Le participant ne voit pas sa main directement mais au travers d'un miroir placé devant lui. Il a pour consigne de tracer les contours d'une forme (classiquement une étoile) le plus précisément possible. Adapté de Milner, 1965.*

Qu'il s'agisse de prismes, d'un miroir ou d'un dispositif informatique, ces situations présentent l'avantage de décorréler les informations visuelles et proprioceptives, et ainsi d'étudier le fonctionnement cérébral et ses conséquences motrices lorsque les représentations spatiales issues de ces deux modalités ne sont plus alignées. La situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles est ainsi un excellent paradigme pour étudier l'intégration des différents canaux sensoriels au service du contrôle du mouvement. Il est également à noter que ce paradigme expérimental présente l'immense avantage de permettre une adaptation rapide aux nouvelles conditions environnementales (de quelques secondes à une quinzaine de minutes selon la tâche demandée aux participants), et donc d'étudier les dynamiques comportementales de ces apprentissages. C'est ce que nous détaillerons un peu plus loin.

Nous voulons également souligner qu'il est possible d'introduire une incongruence entre la vision et la proprioception en modifiant le retour somatosensoriel par vibration (e.g., Roll et al., 2009). Cette vibration, par stimulation des fuseaux neuromusculaires est connue pour entraîner une illusion d'étirement du muscle vibré, et par là-même, une illusion de mouvement de l'articulation dans le sens opposé à l'action de ce muscle. Cette illusion de mouvement est à l'origine d'une erreur de perception de la position du bras dans l'espace, entraînant une erreur de pointage en direction d'une cible en l'absence de retour visuel (Redon et al., 1991). Cependant comme nous l'avons présenté, les prismes ou un miroir vont induire un décalage de la scène visuelle (effecteur manuel et cible visuelle compris) alors que les vibrations vont induire une illusion de mouvement. Ces deux paradigmes expérimentaux aboutissent ainsi à des modifications dont les mécanismes sont bien distincts. De plus, la principale limite dans l'utilisation des vibrations se situe dans le fait que l'illusion de mouvement est réduite ou stoppée si l'on fournit au participant un retour visuel du segment corporel qui est vibré (Lackner et Taublieb, 1984; Seizova-Cajic et Azzi, 2011). C'est la raison pour laquelle nous avons choisi dans notre travail de déplacer l'environnement visuel perçu des participants, dans le but d'étudier spécifiquement la manière dont le cerveau traite les informations visuelles et somatosensorielles en situation d'incongruence pendant le contrôle du mouvement.

II.2.2 Adaptation comportementale à la situation d'incongruence entre vision et somesthésie

Comme évoqué précédemment, l'exposition à une incongruence entre la vision et les informations somatosensorielles présente l'avantage de permettre une adaptation

relativement rapide aux nouvelles conditions (Figure II.3). Ainsi, après un temps d'adaptation active, la performance des participants s'améliore et peut atteindre des performances comparables à une situation sans incongruence (Wolpert et Miall 1996; Krakauer et al. 2000; Imamizu et al., 2000; Tong and Flanagan 2003; Tseng et al. 2007; Anguera et al., 2007; Kluzik et al., 2008; Seidler et Noll, 2008; Bernier et al., 2009). Nous entendons ici par « adaptation active » la réalisation de mouvements volontaires en situation d'incongruence. Nous allons nous pencher ici sur les conceptions théoriques issues d'études comportementales qui sont à même d'expliquer ces phénomènes d'adaptation.

La littérature montre que, sur le plan de la performance motrice, l'adaptation à une situation d'incongruence entre la vision et la somesthésie se traduit classiquement par un certain nombre de phases comportementales qui sont aujourd'hui relativement bien comprises et codifiées (Figure II.4). Ces résultats sont en grande partie issus d'études dont les situations expérimentales comportaient le port de lunettes prismatiques à déviation latérale (droite ou gauche), et dont la tâche consistait en des mouvements de pointage en direction de cibles visuelles.

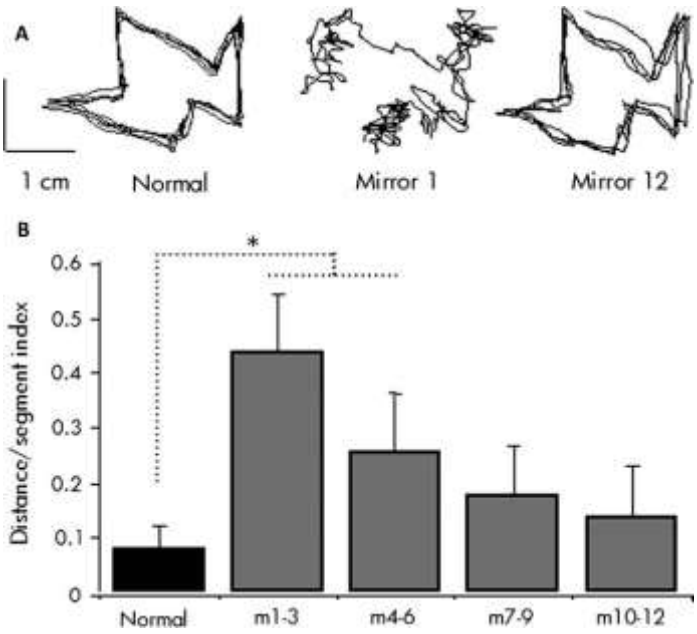


Figure II.3 : Amélioration de la performance avec le temps d'exposition active à l'incongruence. *Les sujets devaient tracer les contours d'une forme géométrique en vision normale (gauche) puis en contrôlant leurs main par l'intermédiaire de son reflet dans un miroir au cours de 12 sessions consécutives de 90s chacune. (A) Exemple de tracé d'un sujet. Avec adaptation puisque la performance lors de la dernière session (Mirror 12) est nettement meilleure que lors de la première (Mirror 1). (B) la performance s'améliore au fur et à mesure de l'exposition active puisque l'indice d'erreur lors des premières sessions (moyennées de 1 à 3 et de 4 à 6) est supérieur à celui observé en vision normale et en fin d'apprentissage. Adapté de Bernier et al., 2009.*

II.2.2.1 Erreurs initiales

Il a été mis en évidence qu'immédiatement après la mise en place de prismes, les mouvements de pointage en direction d'une cible visuelle étaient déviés dans le sens de déviation du prisme. Cet effet est connu sous le nom « d'effet direct » ou « d'erreurs initiales » (Figure II.4). Il a été montré que l'amplitude de cet effet direct dépendait des conditions d'exposition à l'incongruence. Par exemple, l'amplitude de l'erreur initiale est augmentée si l'information visuelle de la main est présente uniquement lors des phases de planification motrice, et absente durant l'exécution même de mouvements de pointage, probablement du fait que l'absence de retour visuel de la main ne permet pas de mettre en place de mécanismes de correction de l'erreur motrice (Hay et al., 1965; Redding et Wallace, 2004a). En revanche, cette erreur initiale est réduite par la présence d'un environnement visuel richement structuré (Rock. et al., 1966), ainsi que lors de la réalisation de mouvements lents (Redding et Wallace, 1996, 1997b), probablement du fait que ces conditions permettent un meilleur contrôle en ligne du mouvement

II.2.2.2 Réduction des erreurs initiales : phénomène d'adaptation

Suite à une exposition plus ou moins prolongée, la performance s'améliore puisque les écarts à la cible se réduisent. Il y a ainsi une réduction progressive de l'erreur initiale du fait de l'expérience acquise. Il a été mis en évidence que la durée nécessaire d'exposition à la situation d'incongruence pour réduire l'amplitude des erreurs de pointage était elle aussi fonction des conditions de l'expérience (e.g., disponibilité de l'information visuelle, complexité des mouvements, amplitude de la déviation prismatique; Redding and Wallace, 1993; Uhlarik and Canon, 1971).

La plupart des protocoles d'adaptation nécessitent pour les participants d'intégrer des changements abrupts et artificiels de l'environnement sensoriel. De manière intéressante, certains auteurs ont étudié l'adaptation lors de situations d'incongruences visuo-somatosensorielles non perçues du fait de déviations faibles de l'environnement visuel, ou de déviations d'intensités croissantes progressives (e.g., Dewar, 1971; Uhlarik, 1973; Howard et al., 1974; Templeton et al., 1974). Ces expositions conduisent à une absence d'erreur initiale. Cependant, les participants s'adaptent tout de même à la situation d'incongruence puisqu'ils présentent des erreurs consécutives (ou post-effet) importantes (voir infra). Dans les situations « non artificielles », ces modifications non-perçues de l'environnement sensoriel sont

également présentes au quotidien, notamment lors des processus de transformation progressive de l'organisme tout au long de la vie comme par exemple au cours des phases du développement et du vieillissement, ou lors des prises ou pertes de poids. Dans ces cas, et de manière beaucoup plus graduelle, l'ensemble des représentations spatiales issues des différents canaux sensoriels se modifie progressivement, également de manière imperceptible et inconsciente.

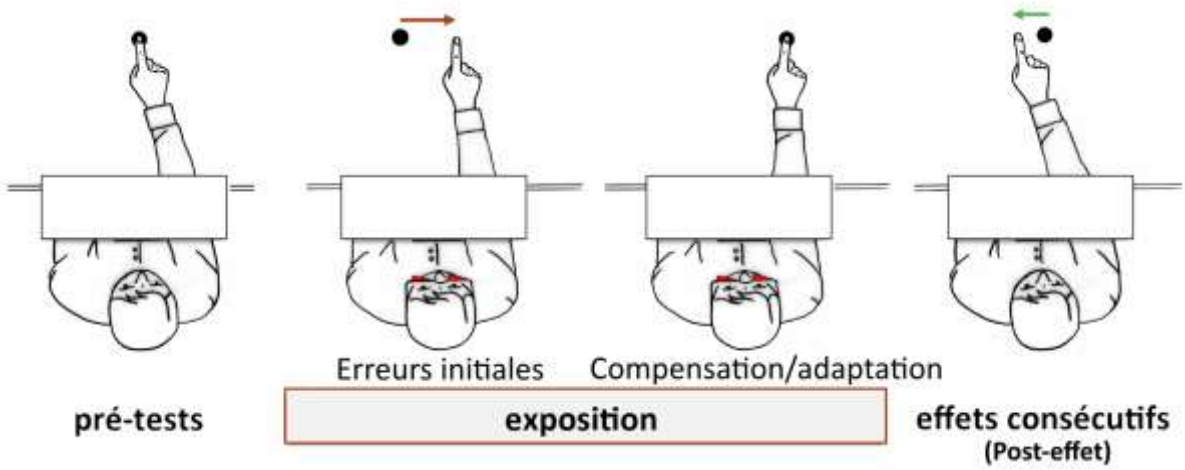


Figure II.4 : Les différentes phases de l'adaptation prismatique. *Lors des pré-tests, en l'absence du port de prismes et avant toute exposition à la perturbation de l'environnement visuel, les participants sont normalement capables de pointer en direction d'une cible visuelle. Lors de l'exposition à la vision prismatique, au cours des premières phases de l'adaptation prismatique, les mouvements de pointage des participants sont entachés d'erreurs (dans le sens de déviation du prisme, ici à droite). Assez rapidement cependant, ces erreurs diminuent voire disparaissent du fait de l'adaptation (ou de la compensation). Lors du retrait des lunettes prismatiques, les mouvements de pointage présentent temporairement des écarts à la cible dans le sens inverse de la déviation prismatique (ici à gauche). On parle d'erreurs consécutives. Les rectangles représentent un panneau empêchant le retour visuel de la main lors de l'initiation du mouvement. Adapté de Rode et al., 2015.*

II.2.2.3 Adaptation et erreurs consécutives (post-effets)

Après un temps d'exposition variable, il est possible d'évaluer le niveau de l'adaptation par la mesure des erreurs consécutives. En effet, lors du retour à une vision normale, les participants présentent des mouvements de pointage entachés d'erreurs puisqu'ils contiennent des écarts

à la cible cette fois-ci dans le sens inverse de la déviation des prismes qu'ils portaient (Figure II.4). Ces erreurs consécutives sont interprétées comme étant le reflet de la « véritable » adaptation, c'est-à-dire du réalignement des cartes spatiales des différentes modalités sensorielles : visuelles et somatosensorielles (Redding et Wallace, 2000). Il est à noter que la nature de nos protocoles expérimentaux (alternance de situations congruentes et incongruentes dans les études 2 et 3) ne nous ont pas permis de mesurer ces effets consécutifs.

II.2.3 Mécanismes impliqués dans l'adaptation à la situation d'incongruence entre vision et somesthésie

La littérature fait apparaître trois principaux mécanismes qui jouent un rôle dans la réduction des erreurs initiales au cours de l'adaptation (voir Redding et al., 2005 pour une revue) : l'ajustement postural, les mécanismes de corrections en ligne de l'erreur motrice (conscients/stratégiques ou non-conscients), et le réalignement spatial.

II.2.3.1 Ajustement postural

L'ajustement postural fait référence à une modification du positionnement d'un ou plusieurs segments corporels en réponse à la mise en place d'une situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles. Par exemple, il a été montré que lors du port de lunettes prismatiques, le positionnement perçu de la tête pouvait être modifié (Redding et Wallace, 2003b, 2004a). Il est alors possible que les participants réalisent un mouvement compensatoire de leur tête, afin de positionner cette dernière de manière à contrebalancer la perception illusoire de changement de position qui a été induite par la situation d'incongruence. Cette adaptation posturale permet de réduire l'amplitude des erreurs initiales puisqu'elle modifie la perception des orientations (Guerraz et al., 1998), sans pour autant être à l'origine de réalignement spatial des informations sensorielles mesurables par la présence d'erreurs consécutives (Welch et al., 1979; Welch et Warren, 1980). Cependant, il apparaît que l'ajustement postural est essentiellement présent lors de la mise en place de prismes, qui dévient la totalité de l'environnement visuel. Il est peu probable que ce mécanisme de réduction des erreurs initiales n'a pas ou peu été employé par les participants au cours de nos expériences.

II.2.3.2 Correction en ligne et « recalibration stratégique »

La correction en ligne des erreurs de mouvement fait référence aux mécanismes de corrections de l'erreur motrice sur la base des retours sensoriels liés à l'exécution ou aux

résultats de l'exécution d'un mouvement. Cette correction peut être « inconsciente », comme c'est le plus généralement le cas lors de la réalisation des mouvements volontaires au quotidien (Redding et Wallace 1993, 1997a). Cependant, cette correction peut prendre la forme d'une stratégie volontaire consciente à partir de l'écart perçu entre la main et la cible pendant (ou après) le mouvement. Dans ce cas, ces corrections sont qualifiées de « recalibrations stratégiques » (voir Redding et al., 2005, pour une revue). Ces mécanismes sont à l'origine d'une réorganisation des commandes motrices de manière à corriger l'erreur produite initialement.

II.2.3.3 Réalignement spatial

Comme nous l'avons dit, en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle, les représentations spatiales de l'effecteur manuel et de la cible dans l'espace péri-personnel ne sont plus cohérentes. La mise en cohérence progressive de ces représentations spatiales visuelles et somatosensorielles, ou la « véritable » adaptation, est communément désignée par les termes de réalignement spatial. Ce réalignement spatial désigne la mise en correspondance des représentations de l'espace dans chacune des modalités sensorielles. Il a été montré que ce réalignement spatial était favorisé par une répétition active de la mise en coïncidence des informations sensorielles (voir Redding et al., 2005, pour une revue). Nous retrouvons ici l'importance de la motricité dans l'élaboration de représentations spatiales concordantes entre les différentes entrées sensorielles que nous avons évoqué plus haut (e.g., Brozzoli et al., 2009). Il est à noter que, du fait de son aspect progressif, le réalignement spatial est un mécanisme adaptatif qui demande un temps d'exposition à une situation d'incongruence plus long que les mécanismes de corrections en ligne de l'erreur motrice. Ainsi, il est possible de produire des mouvements adaptés en situation d'incongruence, sans pour autant que les représentations spatiales issues des différents canaux sensoriels soient alignées (Redding et Wallace, 1993; Cunningham and Welch 1994; Flanagan and Rao 1995; Wise et al. 1998; Tamada et al. 1999; Clower et Boussaoud, 2000). Cette situation est rendue possible du fait de la mise en place des mécanismes de réduction des erreurs initiales que nous allons présenter un peu plus bas. Ceci est à considérer avec attention puisque de ce fait, les résultats comportementaux ne sont pas forcément le reflet des mécanismes de réalignement des représentations spatiales.

II.3 Pondération sensorielle en situation d'incongruence entre vision et somesthésie

Nous venons de définir ce qu'était une situation d'incongruence entre la vision et la somesthésie, et nous avons également abordé sur le plan comportemental, les différents mécanismes possibles de l'amélioration de la performance motrice dans une telle situation. Nous allons maintenant présenter un certain nombre d'études qui se sont penchées sur la manière dont notre cerveau traite les informations sensorielles lorsque nous sommes confrontés à cette situation d'incongruence. Il apparaît ainsi que cette incongruence pourrait être à l'origine de pondération contextuelle du traitement des informations visuelles et somatosensorielles. Nous allons cependant rapidement nous apercevoir que si de telles études existent bel et bien, les mécanismes cérébraux qui sous-tendent ces phénomènes de pondération des informations sensorielles en situations d'incongruence entre vision et somesthésie ainsi que ceux liés à l'adaptation à cette situation sont encore loin d'être bien compris.

II.3.1 Avantage de l'absence de retours proprioceptifs dans les tâches de dessin en miroir

Rappelons qu'il est classiquement rapporté que les situations d'incongruence entre vision et somesthésie altèrent le contrôle du mouvement (Harris, 1963; Redding et al., 2005; Bernier et al., 2007). Il semble que ce soit la nature conflictuelle des informations spatiales visuelles et somatosensorielles qui soit à l'origine de cette diminution de la capacité à réaliser des mouvements visuoguidés fluides et adaptés aux contraintes de l'environnement. Cette hypothèse a été confirmée par des études qui ont montré que l'absence d'information somatosensorielle favorisait la performance motrice dans une telle situation d'incongruence. Ceci a été mis en évidence chez une patiente pathologiquement privée de retours proprioceptifs (Lajoie et al., 1992; Figure II.5), ou chez des participants dont le traitement des informations somatosensorielles était perturbé par des stimulations magnétiques trans-crâniennes répétées (TMS) au niveau du cortex somatosensoriel (Balslev et al., 2004) lors d'une tâche de dessin en miroir. Ces deux études supportent ainsi l'idée qu'une diminution ou une absence d'informations somatosensorielles facilite la performance en situation d'incongruence visuo-somesthésique, probablement du fait de la réduction ou de l'absence de conflit sensoriel entre les modalités visuelles et somatosensorielles.

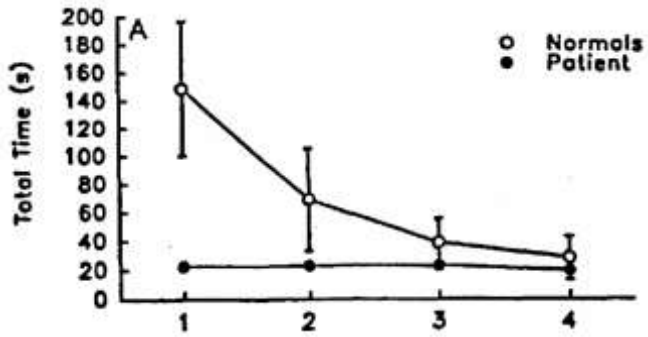


Figure II.5 : Adaptation visuomotrice chez une patiente déafférentée. *Les participants devaient tracer les contours d'une forme géométrique en contrôlant leur main par l'intermédiaire d'un miroir. Le temps mis par la patiente dès le premier essai [1] pour faire le tour complet de la figure correspond au temps mis par les participants contrôles après adaptation [4]. Adapté de Lajoie et al., 1992.*

Sur la base de ces résultats, il apparaît alors légitime de se demander si en situation d'incongruence le cerveau élabore une stratégie de diminution du traitement des informations somatosensorielles, dans le but de réduire la force du conflit sensoriel et favoriser le contrôle visuel du mouvement. Plus largement, la question se pose de savoir si le traitement des informations visuelles et somatosensorielles est pondéré par la situation d'incongruence, ainsi que par l'adaptation progressive à cette situation. Nous verrons que certaines pistes de réponses existent dans la littérature, qui peuvent parfois sembler en contradiction les unes avec les autres. Nous allons ici présenter ces études qui émanent de la littérature à ce sujet, en les regroupant en fonction des régions anatomiques sur lesquelles ont porté leurs analyses.

II.3.2 Cortex sensoriels et afférences périphériques

II.3.2.1 Etudes en potentiels évoqués

Bernier et al. (2009) se sont penchés sur les mécanismes de pondération des informations somatosensorielles lors de la réalisation de mouvements volontaires visuoguidés en situation d'incongruence, et durant différentes phases de l'adaptation à cette incongruence. Dans une étude en EEG, les auteurs ont observé que l'amplitude des potentiels évoqués par la stimulation électrique du nerf médian de la main en mouvement (P27) diminuait au niveau du cortex somatosensoriel du fait du mouvement volontaire (reproduisant les résultats classiquement obtenus en potentiel évoqués, voir la section III.2.2). Les auteurs ont également mis en évidence que la P27 présentait une réduction d'amplitude supplémentaire lorsque le mouvement était effectué en situation d'incongruence dans une tâche de dessin en miroir. De manière intéressante, cette amplitude ré-augmentait ensuite progressivement au fur et à mesure que les participants s'adaptaient à la situation d'incongruence, jusqu'à retrouver un niveau basal

comparable à la situation contrôle (Figure II.6). Les auteurs ont ainsi suggéré que le cerveau était en mesure de réduire le niveau de traitement de l'information somatosensorielle dans le but de diminuer la « force » de l'incongruence et de faciliter le contrôle visuel du mouvement.

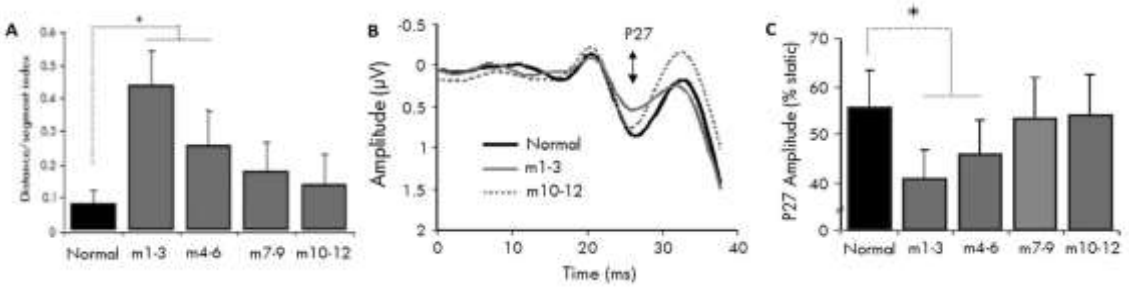


Figure II.6 : Evolution de l'amplitude de la P27 et de la performance lors d'une tâche de suivi de contour d'une forme dans un miroir. *Chacun des 12 essais était d'une durée de 160s. (A) La performance des participants est altérée lors des premiers essais en miroir (m1-3) puis s'améliore avec la pratique puisque l'indice d'erreur décroit progressivement. (B) Potentiels évoqués par la stimulation du nerf médian en situation de congruence (normal), puis lors des premiers essais en incongruence (m 1-3), et après adaptation (m 10-12). (C) Amplitude moyenne de la P27 (% par rapport à la condition statique) lors de mouvements en situation de vision normale, suivi d'une diminution de cette amplitude en début d'adaptation puis d'une augmentation progressive de cette amplitude au fur et à mesure de l'adaptation (m 4-6, m 7-9, m 10-12). Adapté de Bernier et al., 2009.*

Parallèlement, dans une étude en magnétoencéphalographie (MEG) avec stimulation du nerf médian, Wasaka et Kakigi (2012) ont obtenu des résultats différents mais potentiellement complémentaires de ceux présentés par Bernier et al. (2009). Les auteurs ont en effet demandé aux participants de réaliser des mouvements de flexions/extensions d'un pouce alors que leurs deux mains étaient placées la paume tournée face devant eux. Dans une condition « incongruente », les participants réalisaient ces mêmes mouvements alors qu'un miroir était positionné entre leurs deux mains de façon à refléter la main immobile et à cacher la main en mouvement. De cette manière, le mouvement produit était masqué par le reflet de la main immobile, induisant une incongruence visuo-somatosensorielle (Figure II.7). Le nerf médian de la main immobile des participants était stimulé (stimulations électriques) et les potentiels évoqués somatosensoriels étaient recueillis au niveau des régions sensorimotrices bilatérales.

Les auteurs ont ainsi montré que cette situation d'incongruence visuo-somatosensorielle induisait une augmentation de l'activité au niveau de SII (composantes présentes à 80 ms et 140 ms post-stimulus) ainsi qu'une diminution de l'activité enregistrée au niveau du cortex pariétal antérieur, juste postérieurement à SI (composantes présentes à 105 ms post-stimulus). Les auteurs restent prudents quant à l'interprétation de leurs résultats, et ont suggéré que l'augmentation de l'activité en SII pourrait refléter une augmentation de l'activité corticale liée aux mécanismes d'intégration des informations somatosensorielles et visuelles. Ils ont également souligné la possibilité que cette variation de l'activité au niveau de SII puisse être le résultat d'un effet attentionnel. La diminution d'activité localisée postérieurement à SI pourrait corroborer l'interprétation de Bernier et al. (2009) d'une diminution du traitement des informations somatosensorielles, ici non pas en SI, mais projetées à partir de SI en direction des régions pariétales postérieures dont nous avons présenté l'importance dans les phénomènes d'intégration multisensorielle.

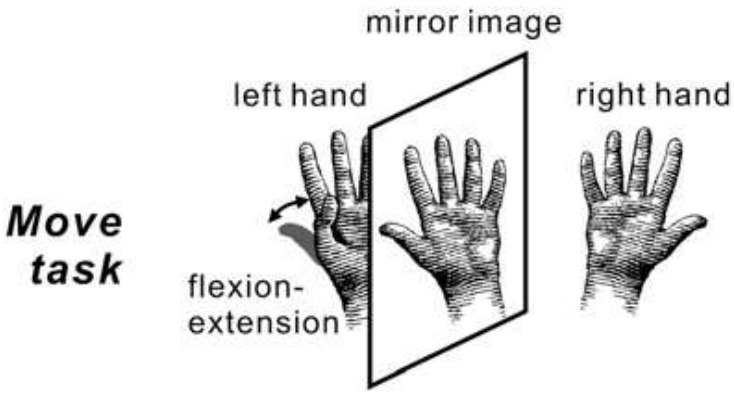


Figure II.7 : Protocole expérimental d'incongruence avec miroir placé entre les deux mains. *Dans ce protocole expérimental, un miroir était placé de manière à refléter la main immobile et à masquer la main en mouvement, créant une situation d'incongruence lors de la réalisation de mouvement de la main masquée. Adapté de Wasaka et Kakigi, 2012.*

Concernant la modalité visuelle, à notre connaissance une seule étude, très récente, pointe l'existence de modulations au niveau du cortex visuel primaire en situation d'incongruence. En effet, dans une étude en potentiels évoqués ('steady states evoked potentials' à 15 Hz), Reuter et al. (2015) ont demandé aux participants de maintenir un curseur (disque) à l'intérieur d'un anneau en déplacement sur un écran. Le mouvement du curseur était contrôlé par l'intermédiaire d'une tablette graphique, et un angle de 60° et de 120° entre les mouvements de la main et du curseur étaient introduits dans deux conditions de difficultés différentes (un angle de 120° représentant un niveau de difficulté supérieur). Les auteurs ont mis en évidence

qu'après un certain temps d'adaptation, l'amplitude des potentiels évoqués visuels étaient diminués pour la condition la plus facile (60°) et non pour la condition la plus difficile (120°) au niveau des aires visuelles primaires (voir figure II.8). Les auteurs proposent que cette diminution d'amplitude soit le reflet d'une diminution des processus attentionnels visuels engagés dans l'utilisation des informations visuelles pour contrôler les mouvements en fonction du niveau d'adaptation.

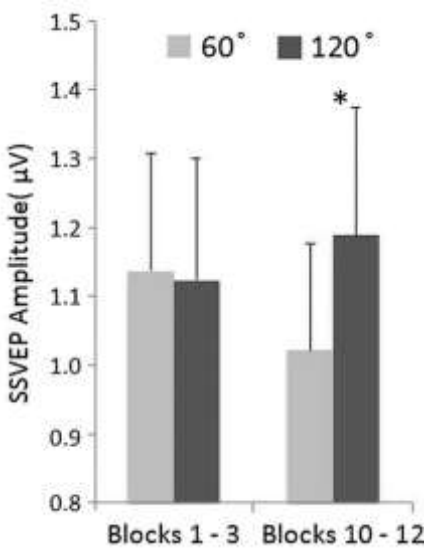


Figure II.8 : Réduction de l'amplitude des potentiels évoqués visuels en fonction du niveau d'adaptation à la situation d'incongruence. *Les participants devaient contrôler le mouvement d'un curseur sur un écran. Des angles de 60° (facile, en gris) et de 120° (difficile, en noir) étaient alternativement introduits en fonction des essais entre le mouvement de la main et celui du curseur. En début d'adaptation (block 1-3), aucune différence n'a été rapportée entre l'amplitude des potentiels évoqués dans les deux situations au niveau des aires visuelles primaires. En revanche, après 10 blocks d'adaptation (chaque block durait 30s), l'amplitude des potentiels évoqués étaient réduite pour la condition d'adaptation facile. Adapté de Reuter et al., 2015.*

II.3.2.2 Etudes microneurographiques

Les résultats obtenus par l'analyse de potentiels évoqués somatosensoriels (EEG et MEG) que nous avons présenté semblent en revanche partiellement contredire ceux obtenus par Dimitriou et al. (2016) dans une étude en microneurographie. Les auteurs ont demandé aux participants de réaliser des mouvements de pointage avec un décalage de 45° entre le mouvement de la main et celui d'un curseur sur écran contrôlé par cette main (50 essais). Les auteurs ont mis en évidence une augmentation de la décharge tonique des fuseaux neuromusculaires (muscle extenseur du poignet-nerf radial) lors de la phase précoce d'adaptation à cette situation d'incongruence. Ces résultats supportent ainsi d'avantage une augmentation du traitement des informations somatosensorielles en situation d'incongruence (Wasaka et Kikigi, 2012) et non une diminution de ces traitements (Bernier et al., 2009). De plus

dans leur étude, Dimitriou et al. (2016) ont associé une amélioration de la performance motrice avec une diminution progressive du retour somatosensoriel périphérique en provenance de la main. En ce sens, les résultats de Dimitriou et al. (2016) sont en accord avec ceux de Jones et al. (2001) puisque ces derniers ont également mis en évidence dans une étude en microneurographie que l'amélioration de la performance au cours de 5 mouvements de pointage consécutifs en situation d'incongruence (45° entre le mouvement manuel et le mouvement du curseur) était accompagnée d'une diminution de la décharge tonique périphérique en provenance des fuseaux neuromusculaires (Figure II.9). Ainsi pris ensemble, les résultats de ces deux études en microneurographie peuvent apparaître contradictoires avec la ré-augmentation progressive de l'activité corticale en fonction du niveau d'adaptation rapportée par Bernier et al. (2009) au niveau de SI. Enfin, Dimitriou et al. (2016) ont également montré que les retours somatosensoriels en provenance de la main, augmentés en début de phase d'adaptation, retrouvaient progressivement un niveau basal au cours des différentes phases d'adaptation pour atteindre un niveau comparable à une situation contrôle (en l'absence d'incongruence). Ainsi, l'adaptation progressive à une situation d'incongruence permettrait un « retour à la normale » du traitement des informations somatosensorielles. Cette interprétation est en accord avec les résultats de Bernier et al. (2009) qui démontrent un retour progressif du niveau de l'activité du cortex somatosensoriel primaire avec l'amélioration de la performance.

II.3.2.3 Différences entre les études en potentiels évoqués et en microneurographie

Les différences obtenues entre les études que nous venons de présenter pour la modalité somatosensorielle sont sans doute à imputer à de multiples différences expérimentales. Il existe tout d'abord des différences dans la nature de la distorsion des retours visuels présentés aux participants : effecteurs manuels reflétés dans un miroir pour les études en potentiels évoqués, et modifications angulaires du déplacement d'un curseur sur un écran, respectivement. Ce constat est d'importance puisque, par exemple, Clower et Boussaoud (2000) ont mis en évidence qu'à performance égale, l'adaptation avec vision de la main produisait des erreurs consécutives plus importantes lors du retrait de l'incongruence que lorsque l'adaptation était réalisée avec la vision d'un curseur uniquement.

De plus, dans les études que nous venons de présenter, les durées des expositions à la situation d'incongruence variaient considérablement: 12 essais de 160s (Bernier et al. 2009) vs 5 et ˜50 mouvements de quelques secondes dans les études en microneurographie de Jones et

al. (2001) et Dimitriou et al. (2016) respectivement. Comme présenté plus en amont, différents mécanismes d'adaptation (contrôle en ligne, recalibration stratégique de la commande motrice, réalignement spatial) existent, nécessitant des temps d'adaptation plus ou moins longs, et sont probablement à l'œuvre de manière différente et complémentaire dans chacune des expériences que nous venons de présenter. Par exemple, l'étude de Jones et al. (2001) ne comprenait que 5 essais, ce qui permet de penser que les représentations spatiales des participants n'étaient pas alignées à la fin de l'expérience, et qu'ainsi, la diminution des retours somatosensoriels observés n'était pas liée à ce processus de réalignement spatial mais potentiellement à d'autres mécanismes d'adaptation à plus court-termes (adaptation posturale, correction en ligne de l'erreur motrice, recalibration stratégique). De cette manière, une performance motrice satisfaisante peut être observée alors que les représentations spatiales issues des différentes modalités ne sont pas « encore » alignées (Voir supra). Ceci nous permet de postuler que les différences observées dans les modulations sensorielles rapportées dans les différentes études pourraient être en réalité le reflet de la mise en place de différents mécanismes d'adaptation en fonction des protocoles.

Egalement, l'étude de Jones et al. (2001), qualifiée de « préliminaire » par les auteurs eux-mêmes, est partiellement en incohérence avec celle de Dimitriou et al. (2016), en ce sens qu'elle n'a pas rapporté d'augmentation du retour somatosensoriel périphérique lors des premiers mouvements réalisés en situation d'incongruence. Ceci pourrait renforcer l'idée que les mécanismes d'adaptation mis en jeux dans ces deux études ne sont pas les mêmes. Nous pouvons souligner ici à ce titre que l'étude de Wasaka et Kikigi, (2012) n'investiguait pas les mécanismes d'adaptation mais seulement les phénomènes de pondérations sensorielles liées à la situation d'incongruence puisqu'il n'y avait pas de performance mesurable dans leur protocole. En effet, contrairement à Bernier et al. (2009), les participants de l'étude de Wasaka et Kikigi, (2012) devaient réaliser des mouvements simples et non visuoguidés ne nécessitant pas de contrôle en ligne.

Nous souhaitons également souligner que ces différences entre les études en potentiels évoqués et en microneurographie suggèrent qu'il puisse exister des mécanismes de modulations spécifiques au niveau central et périphérique. Il serait ainsi intéressant de pouvoir comparer d'avantage de travaux avec différentes méthodes d'investigation (IRMf, flux sanguin,..) qui se seraient penchées sur les liens unissant les traitements centraux et

périphériques. A titre d'exemple, nous ne savons pas si les potentiels évoqués enregistrés au niveau central sont fonction du niveau de l'activité périphérique.

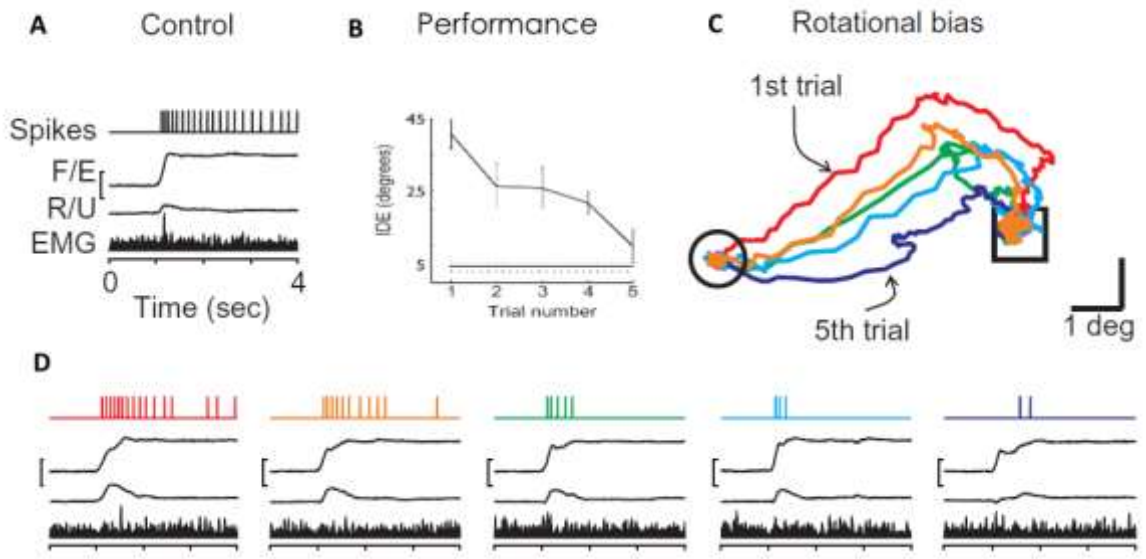


Figure II.9 : Microneurographie des afférences proprioceptives durant l'adaptation à une situation d'incongruence. *Les participants devaient atteindre une cible avec un curseur sur un écran au cours de 5 essais alors que les mouvements du curseur et de la main qui le contrôlait étaient décalés d'un angle de 45°. (A) Illustration d'un enregistrement microneurographique pendant un essai contrôle (mouvement sans incongruence). (B) Performance des participants au cours des 5 essais. Les sujets s'adaptent puisque leur direction initiale de mouvement contient progressivement moins d'erreurs (IDE : initial directional error). (C) Illustration de la performance d'un participant au cours de 5 essais consécutifs. (D) Illustration de la décharge neuronale en provenance d'un fuseau neuromusculaire périphérique au cours des 5 essais en situation d'incongruence. Adapté de Jones et al., 2001.*

Enfin, nous voulons mentionner qu'il serait intéressant de comparer entre elles d'avantage d'études utilisant la même technique d'investigation. Cependant, peu d'études à notre connaissance ont utilisé la microneurographie pour étudier la pondération sensorielle en situation d'incongruence. De plus, l'essentiel des études qui ont utilisé les potentiels évoqués pour étudier l'activité corticale en situation d'incongruence s'y sont intéressées du point de vue de la détection d'erreur, principalement au niveau des régions frontales médiales (Voir van Veen et Carter, 2006, ainsi que Stefanics et al., 2014, pour une revue). Si ce dernier point de vue est

intéressant et complémentaire, il s'écarte en revanche par trop du centre d'intérêt de notre travail. C'est la raison pour laquelle, mise à part celles que nous avons présenté, nous passerons sous silence cette vaste partie de la littérature.

II.3.2.4 Analyse fréquentielle des cortex sensoriels en situation d'incongruence

Quelques auteurs se sont penchés sur l'analyse fréquentielle de l'activité induite par la situation des situations d'incongruence au niveau des cortex sensoriels. Dans une étude en EEG, Krebber et al. (2015) ont montré que lorsque les informations tactiles et visuelles étaient congruentes, la puissance de la bande de fréquence gamma (50-80 Hz) augmentait au niveau du cortex visuel et du cortex somatosensoriel controlatéral à la stimulation tactile, comparées à la condition où les stimulations étaient incongruentes (Figure II.10). Les auteurs ont interprété cette augmentation gamma comme étant le reflet d'une augmentation des processus d'intégration au niveau des régions sensorielles. Parallèlement, Gleiss et Kayser (2014) ont mis en évidence que l'incongruence entre des stimuli auditifs et visuels était accompagnée par une réduction de la puissance alpha au niveau des cortex sensoriels respectifs. Cette réduction de la puissance alpha est classiquement interprétée comme une augmentation de l'activité corticale, et a été associée ici par les auteurs à une augmentation des activités visuelles et auditives dans le but de faciliter le traitement de stimuli sensoriels incongruents. Nous développerons une explication plus générale sur les bandes de fréquences en EEG plus loin (section III.7), ainsi qu'une explication technique dans le chapitre méthodologie (chapitre V). En effet, au cours de nos travaux, différentes bandes de fréquences de l'activité cérébrale ont retenu notre attention puisqu'il semble qu'elles soient porteuses d'informations sur l'état de l'activité corticale, et notamment sur le traitement des informations sensorielles. A notre connaissance, seulement très peu d'études ont rapporté des modulations de ces bandes de fréquences durant le contrôle du mouvement en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle.

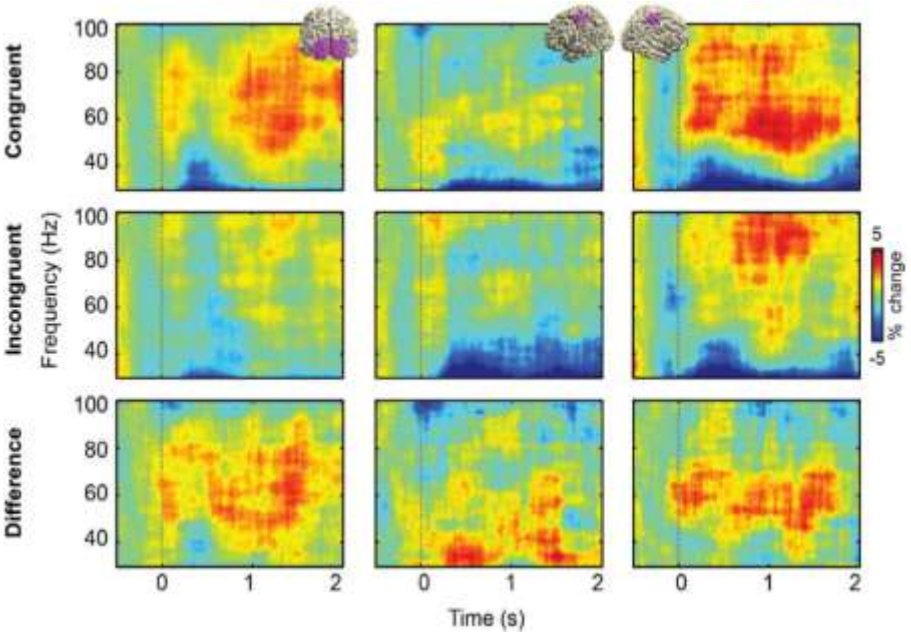


Figure II.10 : Activité Gamma et incongruence visuo-tactile. *La congruence des stimulations visuelles et tactiles était accompagnée d'une augmentation de la puissance dans la bande de fréquence Gamma (50-80 Hz) au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral à la stimulation (colonne de droite) et du cortex visuel (colonne de gauche) comparé à lorsque ces mêmes stimulations étaient incongruentes. Adapté de Krebber et al., 2015.*

II.3.3 Cortex pariétal postérieur (CPP) et autres régions corticales

Un certain nombre d'études se sont penchées sur les corrélats neuronaux de l'adaptation à une situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles, en investiguant plus spécifiquement le CPP, impliqué dans les représentations spatiales des éléments contenus au sein de l'espace péri-personnel (voir section II.1) et plus généralement dans les phénomènes d'intégration multisensorielle. Une partie de ces investigations ont été réalisées au moyen des techniques d'imageries en IRMf (Clower et al., 1996; Graydon et al., 2005; Seidler et Noll, 2008; Limanowski et Blankenburg, 2016). En l'occurrence, Clower et al. (1996) ont démontré que l'activité du CPP était augmentée lorsque les participants étaient en situation d'incongruence entre vision et somesthésie (port de lunettes prismatiques) et tentaient d'améliorer la précision de leurs mouvements de pointage en direction d'une cible visuelle.

De manière intéressante, Graydon et al. (2005) ont proposé aux participants de leur étude d'atteindre une cible visuelle avec un curseur sur un écran, le mouvement du curseur étant contrôlé par un joystick. Le mouvement du curseur était retranscrit sur l'écran avec un angle de 90° par rapport au mouvement exécuté par la main par l'intermédiaire du joystick. Les auteurs

ont montré que l'amélioration de la performance (augmentation progressive de la précision à la cible) était corrélée avec une diminution progressive du signal BOLD bilatéralement au niveau du CPP inférieur, ainsi qu'au niveau du CPP supérieur controlatéral à la main en mouvement. Ils ont également démontré que le CPP était inclus dans un réseau plus vaste qui était engagé dans l'adaptation visuomotrice et qui comprenait les cortex temporaux et occipitaux, ainsi que les ganglions de la base, le thalamus et le cervelet. Dans une tâche d'adaptation comparable, Inoue et al. (1997) ont également montré que le flux sanguin cérébral local (Régional cerebral blood flow – rCBF) était augmenté au niveau du CPP en début d'apprentissage, puis que ce paramètre diminuait lorsque les participants étaient adaptés aux nouvelles exigences de l'environnement. Ces résultats sont cohérents avec ceux rapportés par Gentili et al. (2011) qui ont montré que les participants présentaient un niveau de puissance alpha (9-13 hz) au niveau du cortex temporal gauche et du CPP qui était positivement corrélé avec leur niveau d'adaptation visuomotrice. Un niveau élevé de puissance alpha est classiquement interprété comme étant le reflet d'un cortex cérébral au repos. De plus, les auteurs ont observé une augmentation comparable de l'activité alpha et thêta (6-7 Hz) au niveau du cortex frontal antérieur. Ainsi, l'augmentation progressive de la puissance alpha au niveau de ces régions corticales avec l'amélioration de la performance semble refléter l'acquisition progressive de mécanismes d'adaptation à la situation d'incongruence (Voir aussi Gentili et al., 2008). Prises ensemble, ces études supportent ainsi l'idée que l'activité du CPP reflète une diminution progressive des différents mécanismes d'adaptation mis en jeu lors d'une exposition active et prolongée à une situation d'incongruence visuo-somatosensorielle. De plus, le CPP semble en réalité compris dans un plus vaste réseau de régions corticales engagées dans l'adaptation à la situation d'incongruence.

L'étude de Della-Maggiore et al. (2005) supporte cette idée de l'existence de réseaux distribués de neurones impliqués dans l'adaptation sensorimotrice. En effet, dans une étude en IRMf, les auteurs ont démontré que le stade précoce d'adaptation à une incongruence visuo-somatosensorielle était accompagné d'une augmentation de l'activité au niveau des régions impliquées dans l'attention et le traitement visuel des mouvements comme le cortex préfrontal, le mur postérieur du gyrus précentral et la région homologue chez l'Homme à l'aire MT chez le singe. Ils ont de plus mis en évidence que l'amélioration de la performance motrice au cours de l'adaptation (une semaine d'exposition) était accompagnée d'une diminution de l'activité au niveau de ces régions, et d'une augmentation de l'activité au niveau de régions motrices comme

le cortex sensorimoteur controlatéral à la main en mouvement, les cortex cingulaires contra-latéraux, le cervelet, le putamen droit, ainsi que des régions non motrices comme le gyrus temporal médian. Chacun de ces réseaux fonctionnels (attentionnels et moteurs) semble ainsi être impliqué dans le contrôle du mouvement volontaire à différents stades de l'adaptation à une situation d'incongruence. Ces résultats supportent l'idée que l'adaptation à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle soit supportée par un large réseau cortical dont les régions qui le composent sont différemment engagées en fonction des phases d'adaptation (voir aussi Della-Maggiore et al., 2015, pour une revue).

Ainsi, l'ensemble des études que nous avons présentées ne permet pas d'aboutir à une vision d'ensemble cohérente sur les phénomènes de modulations des informations visuelles et somatosensorielles en situation d'incongruence. C'est ce constat qui nous a poussés à entreprendre les travaux que nous allons présenter plus loin dans ce document.

Chapitre III : Modulations contextuelles du traitement des informations visuelles et somatosensorielles

« […], it is not the stimulus itself that is important, but the context with which this stimulus is interpreted ».

Staines, Neuport 2000

Il existe dans la littérature un nombre croissant d'études qui démontrent l'influence fondamentale du contexte sur le déroulement de processus cognitifs divers, et notamment dans le traitement des informations issues de nos sens (e.g., Todorov et Jordan, 2002; Ernst et al., 2002). En particulier, il semble que le contexte soit en mesure de faire varier l'utilité (ou la pertinence) d'un stimulus sensoriel donné. Cette variation contextuelle du niveau d'utilité d'un stimulus est alors reflétée par une variation concomitante et spécifique de l'activité cérébrale allouée au traitement de ce stimulus. Cette conception est appuyée par un certain nombre d'études comportementales, neurophysiologiques et d'imagerie cérébrale sur lesquelles nous allons nous pencher dans les paragraphes suivants, en nous concentrant sur les modalités visuelles et somatosensorielles qui sont au centre de ce présent travail de thèse.

III.1 Modulations du traitement des informations visuelles

III.1.1 Modulations du traitement des informations visuelles par l'attention volontaire

III.1.1.1 Attention spatiale

Bien que nous n'ayons pas manipulé directement de paramètres liés à l'attention volontaire dans nos travaux, il nous semble indispensable d'en présenter l'influence sur le traitement des informations sensorielles afin d'enrichir l'interprétation des résultats que nous avons observés. En l'occurrence, des études sur l'attention spatiale ont montré qu'un stimulus visuel attendu en un point de l'espace était traité de manière préférentielle à un stimulus identique non attendu (Heinze et al., 1994; Luck et al., 1997; Kastner et al., 1999; Ress et al., 2000; Silver et al., 2007 , Chen et al., 2008; Voir Kastner et Ungerleider, 2000, pour une revue; figure III.1). De manière intéressante, certains auteurs ont également mis en évidence que l'activité spontanée au niveau

de zones circonscrites à l'intérieur des aires striées et extra-striées augmentait lorsque l'attention était portée en différents points de l'espace, et ce en l'absence de toute stimulation visuelle (Kastner et al., 1999). Par exemple, cette modulation d'activité s'est traduite par une augmentation de 30 à 40% du taux de décharge spontanée de neurones enregistré au niveau des aires V2 et V4 chez le singe lorsque son attention était portée à l'intérieur du champ récepteur de ces neurones plutôt qu'à l'extérieur (Luck et al., 1997). Il semble ainsi que la focalisation spatiale volontaire soit en mesure d'induire une augmentation de l'activité cérébrale au niveau des neurones codant pour le champ récepteur correspondant.

Les effets de l'attention spatiale sur le traitement des informations visuelles ont également été démontrés par des études en électroencéphalographie (EEG). En effet, l'apparition d'un stimulus visuel latéralisé dans une tâche de recherche visuelle a été associée à une augmentation de l'amplitude de la N100 au niveau du cortex pariétal-occipital controlatéral (Kasai et al., 2003; Pazo-Alvarez, 2004; Spironelli, 2006). De façon plus générale, ces résultats sont corroborés par un ensemble d'études en EEG chez l'Homme qui montrent que l'attention spatiale entraîne une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués visuels, et ainsi, une augmentation de la quantité de ressources allouées au traitement des informations visuelles concernées (Di Russo et al., 2012; Frey et al., 2014; Heinze et al., 1994; voir Krigolson et al., 2015 pour une revue). L'attention spatiale est également reflétée par le niveau de puissance alpha présent dans les signaux EEG ou MEG au niveau du cortex occipital. En l'occurrence, le fait de reporter volontairement son attention en un point de l'espace entraîne une augmentation de l'excitabilité corticale au niveau des régions visuelles engagées puisque celles-ci présentent une diminution du niveau de la puissance alpha (Worden et al., 2000; Sauseng et al., 2005; Thut et al., 2006; Klimesch et al., 2007; Romei et al., 2008; Wyart and Tallon-baudry, 2008; voir aussi Shaw et al., 2003, pour une revue). De manière intéressante nous savons que l'attention spatiale entraîne une augmentation de l'activité gamma (>30 Hz) à différents niveaux du cortex visuel comme les régions extra-striées (Fries et al., 2001, 2008; Gruber et al., 1999; Siegel et al., 2008; Bauer et al., 2012) ou des régions plus précoces dans le traitement des informations visuelles (Koelewijn et al., 2013).

Parallèlement, il a été montré que si l'attention spatiale permettait de faciliter le traitement des éléments visuels attendus, elle entraînait ou était concomitante d'une inhibition du traitement des éléments visuels non attendus ou ignorés (Chelazzi et al., 1993; Somers et al,

1999; Chen et al., 2008). Cette suppression des informations visuelles non pertinentes serait par exemple particulièrement utile lors de la recherche d'une cible d'intérêt dans une scène visuelle complexe, comme c'est le cas d'un visage dans une foule. Ce double mécanisme de facilitation/inhibition appuyé sur un bon nombre de données expérimentales est à l'origine du modèle « centre-périphérie » qui formule une théorie de l'optimisation du traitement spatial des informations visuelles (voir Eckstein, 2011, pour une revue).

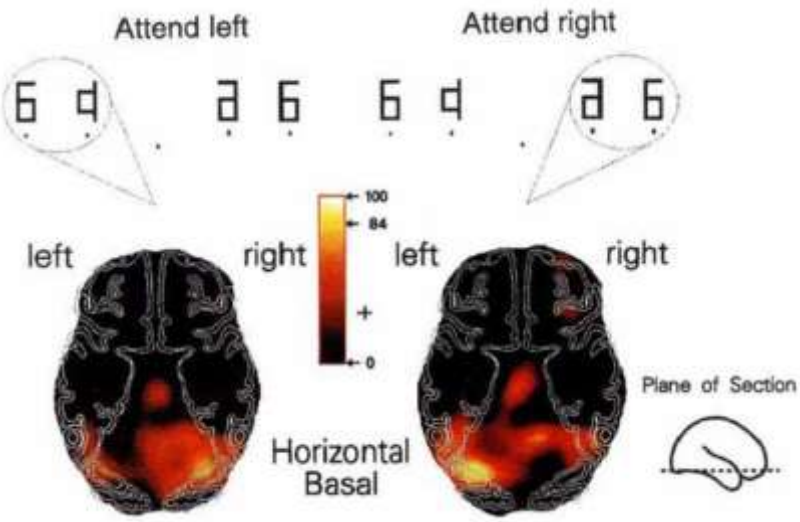


Figure III.1 : Attention spatiale visuelle. *Les participants à cette expérience avaient un point de fixation central et recevaient des stimulations visuelles bilatérales. Ils devaient en revanche porter leur attention de manière latéralisée, à gauche ou à droite en fonction des essais. Les auteurs ont montré que lorsque l'attention était portée sur l'hémi-champ visuel gauche, les participants montraient une activité cérébrale accrue au niveau du cortex visuel primaire droit (à gauche sur la figure), et inversement lorsque l'attention était portée sur l'hémi-champ visuel droit (à droite sur la figure). Adapté de Heinze et al., 1994.*

Enfin, il est à souligner que le fait que l'attention spatiale module l'activité des aires précoces du traitement visuel, et notamment V1, a longtemps été débattu. Aujourd'hui cependant, un nombre conséquent de résultats expérimentaux ont permis d'aboutir au consensus que ces régions du cerveau sont bien impliquées dans ces phénomènes modulatoires, du fait de l'existence de connexions cortico-corticales par exemple (Motter, 1993; Luck et al., 1997; Roelfsema et al. 1998; Ito et Gilbert, 1999; Gandhi et al., 1999; McAdams et Maunsell, 1999; Ress et al., 2000; McAdams et Reid, 2005; Kelly et al., 2008; Gilbert et Sigman, 2007; Silver et al., 2007).

III.1.1.2 Attention portée aux attributs des stimuli

Certains auteurs ont montré qu'il existait une influence de l'attention portée aux attributs des stimuli eux-mêmes, comme le mouvement ou la couleur par exemple, sur le niveau d'activité cérébrale dédié à leur traitement (Voir Krause et Pack, 2014, pour une revue). Dans les expériences que nous allons présenter ici, c'est en réalité le niveau d'utilité de ces attributs qui est manipulé par le contexte, c'est-à-dire le plus souvent par les consignes données. Il s'agit en effet la plupart du temps de sélectionner les caractéristiques d'un stimulus pour pouvoir répondre aux exigences de la tâche.

Concernant la perception du mouvement, il a été mis en évidence que la sélectivité de neurones situés au niveau de l'aire MT (*Middle temporal visual area*) à une orientation particulière du déplacement de stimuli visuels pouvait être accrue de manière contextuelle. Ce gain de sélectivité contribuerait ainsi à une meilleure détection de cette orientation et à la perception du mouvement (Ferrera et al., 1994; Treue et Maunsell, 1996; Cui et al. 2013). De manière un peu différente, certains auteurs ont démontré qu'une modulation contextuelle du traitement des informations au niveau de MT était reliée à une meilleure évaluation de la profondeur de champ et des structures composant une scène visuelle, à partir des éléments qui y étaient en mouvement (Buracas et Albright, 1996; Gautama et van Hulle, 2001). Ces études suggèrent que lorsqu'une information visuelle est utile pour effectuer une tâche donnée (ici l'évaluation de la profondeur de champ), le traitement cortical de cette information est facilité au niveau de régions spécifiquement engagées dans le traitement nécessaire (ici MT). Nous rappelons ici que MT est fortement impliquée dans le codage de la direction du mouvement de cibles visuelles (e.g., Newsome et Paré, 1988; Hock and Nichols, 2013; voir Zeki, 2015, pour une revue).

De manière intéressante, Corbetta et al. (1990) ont élaboré une tâche dans laquelle les participants devaient discriminer alternativement certaines caractéristiques (couleur, forme et vitesse) à partir d'un même groupe de stimuli visuels complexes. Ils ont ainsi démontré grâce à l'imagerie tomographique à émission de positrons chez l'Homme que l'attention portée alternativement à l'une ou l'autre des caractéristiques des stimuli entraînait un accroissement d'activité dans différentes régions spécifiques du cortex visuel extra-strié, chacune de ces régions étant spécialisée dans le traitement d'un attribut donné (voir aussi Corbetta et al., 1991). Un peu plus tard, Chawla et al. (1999) ont mis en évidence dans une étude en IRMf chez

l'Homme que l'activité de base (ou spontanée) des régions visuelles V4 et V5, connues pour être respectivement impliquées dans la représentation de la couleur et du mouvement, était augmentée sélectivement lorsque la tâche consistait à porter volontairement attention à l'un ou l'autre des attributs (couleur ou mouvement). L'originalité de leur étude tient au fait que ces modulations d'activité étaient observables en l'absence de toute stimulation visuelle, et correspondait donc à une activité préparatoire (figure III.2).

Ainsi, l'ensemble de ces données démontre que l'attention volontaire, spatiale ou centrée sur les caractéristiques des stimuli, est en mesure de moduler le traitement des informations visuelles. Il a été montré que ces deux types d'attention pouvaient également interagir pour aboutir à des modulations plus complexes du traitement des informations visuelles (Saenz et al., 2002).

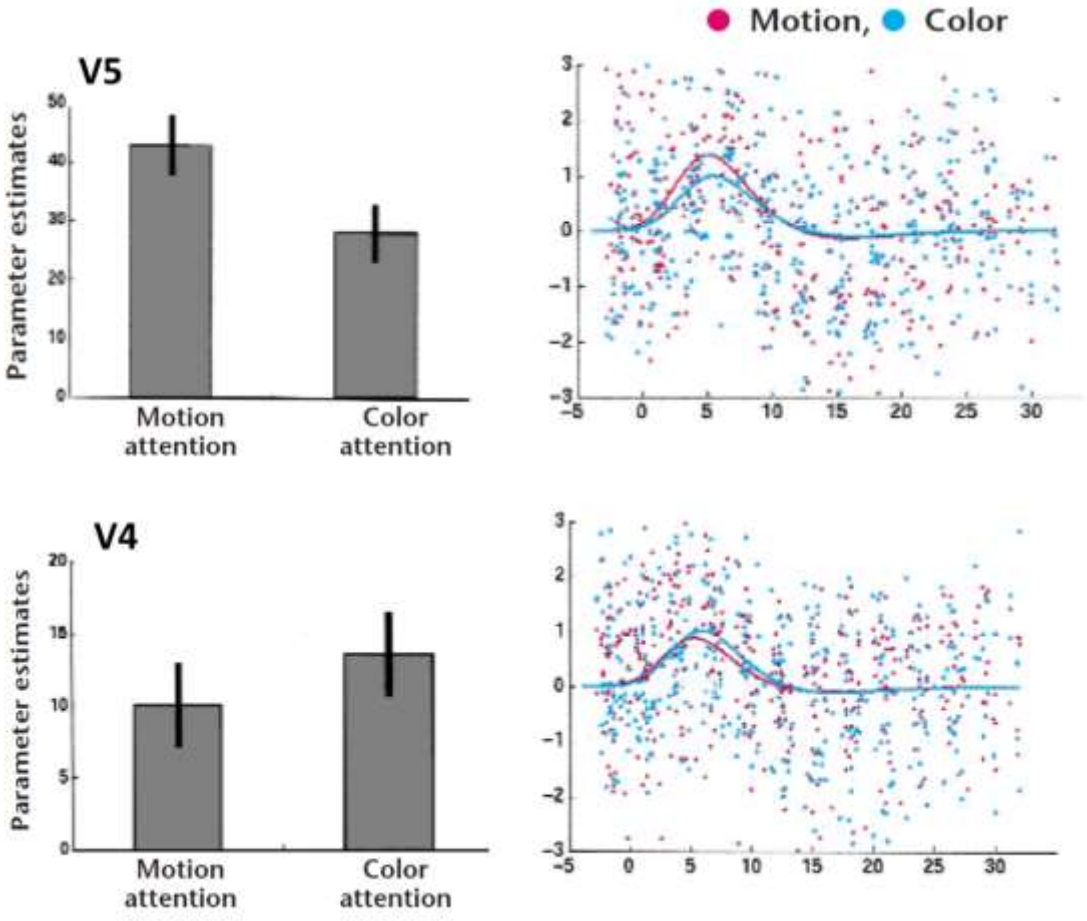


Figure III.2 : Modulation de l'activité de base au niveau des aires V4 et V5. *En l'absence de stimulation visuelle, l'attention portée à l'attribut couleur ou mouvement entraîne une augmentation du signal BOLD en IRMf respectivement dans les aires V4 et V5. Adapté de Chawla et al., 1999.*

III.1.2 Modulation du traitement des informations visuelles par les caractéristiques de la tâche

Nous savons aujourd'hui que l'attention volontaire n'est pas le seul paramètre permettant de faire varier la quantité d'activité cérébrale liée au traitement d'un stimulus sensoriel. En effet, « simplement » en fonction du contexte, le niveau d'utilité d'un même stimulus est à même de varier et en conséquence, le système nerveux central est à même d'organiser un « jeu de priorité » pour favoriser le traitement de cette information au détriment des autres. Il est même assez facile d'imaginer qu'au quotidien, c'est ce genre de pondération sensorielle qui est à l'œuvre en comparaison des situations où il est explicitement demandé (ou qu'une personne se demande explicitement) de porter attention à un stimulus donné.

En 1988, Haenny et Schiller ont réalisé un grand nombre d'enregistrements unitaires dans les cortex V1 et V4 chez le singe alors que ces derniers devaient reconnaître un patron visuel appris au milieu d'une série de stimuli visuels divers. En réalité, le patron appris correspondait à une répétition du premier patron de la série de stimuli qui leur était présentée et qu'ils devaient mémoriser. Les auteurs ont ainsi montré que 30% des neurones enregistrés au sein de V1 et un peu plus de 70% des neurones enregistrés au niveau de V4 présentaient une augmentation d'activité d'environ 20% lors de l'apparition du patron appris par rapport à l'activité évoquée par ce même pattern lors de sa première présentation. Les auteurs ont conclu que l'activité cérébrale liée au traitement d'un stimulus ne dépend pas uniquement du stimulus lui-même mais de l'utilité de ce stimulus dans un contexte donné.

Nous savons également que le niveau de difficulté de la tâche a une influence sur la quantité d'activité au niveau des aires visuelles. Chez le singe, Chen et al. (2008) ont montré que la fréquence de décharge de neurones situés dans V1 était augmentée par un accroissement de la difficulté à discriminer des couleurs (plus ou moins facilement discriminables) lorsque l'attention était portée à l'intérieur des champs récepteurs de ces neurones. L'activité était supprimée lorsque l'attention était portée en dehors de ces champs récepteurs, et d'autant plus que le niveau de difficulté de la tâche de discrimination était élevé (Figure III.3). Ces résultats démontrent l'aspect distinct de l'influence de l'attention spatiale d'une part (champ récepteur) et de la difficulté de la tâche d'autre part (difficulté à discriminer) sur la quantité d'activité dévolue au traitement cérébral des stimuli visuels. Ces données sont cohérentes avec les résultats obtenus par Egner et Hirsch (2005) dans une tâche adaptée à partir de la tâche de Stroop classique. Dans cette étude, les participants devaient discriminer le plus rapidement

possible des visages d'acteurs ou de personnalités politiques en dessous desquels étaient inscrit le nom de façon congruente (vrai nom) ou incongruente (nom d'une autre personnalité). Les auteurs ont manipulé l'intensité du conflit à résoudre en faisant varier le niveau d'incongruence entre les visages et les noms, et mis en évidence que l'augmentation du niveau de difficulté était corrélée à une augmentation du signal BOLD au niveau de « l'aire fusiforme des visages » (FFA: fusiform face area) qui fait partie intégrante du système visuel. Parallèlement, Ress et al. (2000) ont également montré que plus l'activité était importante au niveau de V1, plus le niveau de performance des participants était accru puisqu'ils présentaient un seuil de détection abaissé. Ainsi, une « bonne » capacité à engager le traitement de stimuli visuels pertinents dans un contexte donné semble en mesure de permettre un avantage perceptif et ainsi d'optimiser la performance lors de tâches « difficiles ».

Pris dans leur ensemble, ces résultats soutiennent l'idée que le cerveau soit en mesure d'allouer des ressources de traitement aux informations visuelles les plus utiles/pertinentes dans un contexte donné, et que ce contexte soit le fruit de l'interaction entre les caractéristiques d'un environnement à percevoir et l'état d'un individu à un moment donné en mesure de le percevoir.

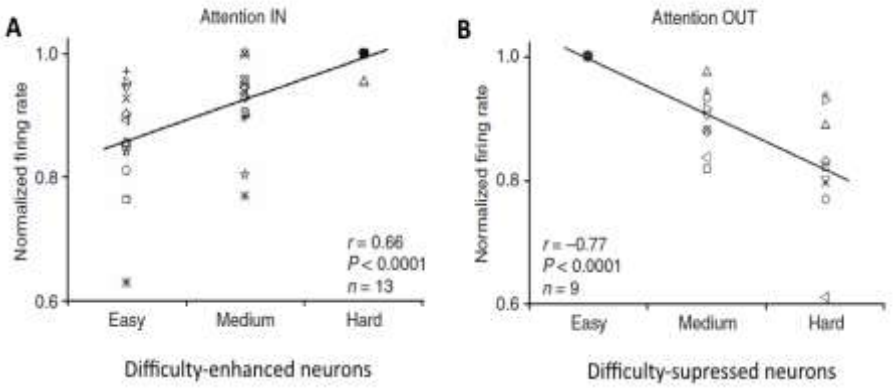


Figure III.3 : Influence de la difficulté de la tâche sur l'activité de neurones du cortex visuel primaire. *Deux types de neurones ont été enregistrés : (A) des neurones dont l'activité est augmentée par la difficulté d'une tâche de discrimination lorsque l'attention était portée à l'intérieur de leur champ récepteur (attention IN), et (B) des neurones dont l'activité est réduite par la difficulté de la tâche quand l'attention était portée en dehors de leur champ récepteur (voir plus haut dans le paragraphe sur l'attention spatiale). Adapté de Chen et al., 2008.*

III.1.3 Modulation des informations visuelles par le mouvement visuoguidé

Au moins depuis les travaux princeps de Woodworth en 1899, la vision est considérée comme de première importance dans la planification, le contrôle et l'évaluation du mouvement. Cependant, l'utilisation et la pondération des informations visuelles pendant l'exécution du mouvement est une question qui a surtout été abordée par des études comportementales (Keele & Posner, 1968; Meyer et al., 1988; Blouin et al., 1993; Chua and Elliot, 1993; voir aussi Elliott et al., 2001, Sarlegna et Sainburg, 2009, ainsi que Krigolson et al., 2015 pour des revues). Curieusement, la littérature est en effet relativement pauvre en ce qui concerne l'investigation des corrélats neuronaux du traitement des informations issues de la vision pendant le contrôle du mouvement. Nous allons présenter ici une synthèse des quelques travaux qui se sont penchés sur ces aspects, principalement en EEG.

Concernant la planification des mouvements volontaires, Praamstra et al. (2009) ont montré dans une étude en potentiels évoqués que la planification d'un mouvement en direction de plusieurs cibles visuelles potentielles entraînait une augmentation de l'amplitude d'une onde négative (N200) et d'une onde positive (P300) au niveau du cortex pariétal postérieur par rapport à la planification d'un mouvement en direction d'une cible visuelle unique. Les auteurs ont conclu que l'utilisation des informations visuelles était dépendantes de leur utilité dans un contexte donné, ici la sélection parmi les actions potentielles à réaliser. Kourtis et al. (2012) ont également mis en évidence que la planification d'un mouvement qui requerrait une grande précision (cible visuelle étroite) était également associée à une augmentation de l'amplitude de la N200 et P300 au niveau des régions pariéto-occipitales comparés à un mouvement requérant moins de précision (cible visuelle plus large). Il semble ainsi que la difficulté de la tâche motrice à effectuer influe également sur le niveau d'activité visuelle durant la planification d'un mouvement. De manière générale, ces résultats sont en accord avec une série d'études qui ont spécifiquement étudié la modulation d'amplitude de la N200 et de la P300 lors de la planification du mouvement dans différentes conditions expérimentales (voir Krigolson et al., 2015 pour une revue).

De manière intéressante, il semble que lorsque le mouvement n'est pas visuoguidé, le cortex visuel ne soit pas activé mais au contraire inhibé par ce mouvement. En effet, lors de la réalisation de mouvements volontaires de flexion/extension simples de l'index, le cortex visuel présente une diminution d'activité (augmentation de la puissance alpha) contrairement au

cortex somatosensoriel (diminution de la puissance alpha; Figure III.4). Il est à noter ici que nous désignons ici par alpha le « rythme rolandique » enregistré au niveau des régions sensorimotrices que l'on trouve également désigné par le rythme « mu ». De manière intéressante, bien qu'anecdotique pour nous, le patron d'activation inverse était observé pour une tâche de lecture dans laquelle les participants étaient immobiles.

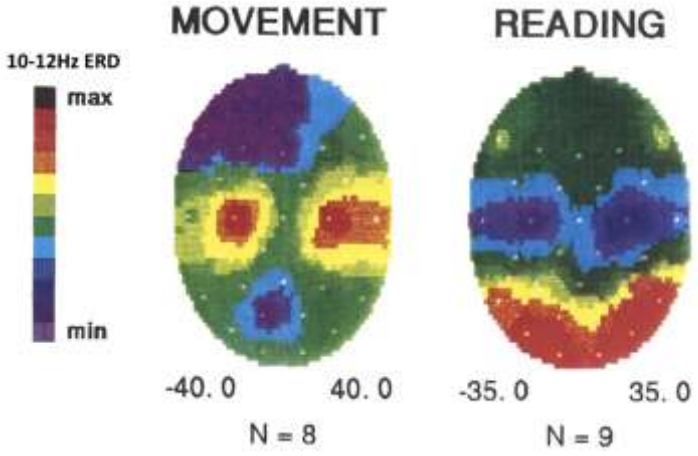


Figure III.4 : Activité dans les cortex visuels et somatosensoriels. *Gauche : lors d'une tâche de mouvement non visuoguidé, le cortex visuel présente une activité réduite contrairement au cortex somatosensoriel. Droite : c'est l'inverse qui se produit lors d'une tâche de lecture immobile. L'activité est mesurée en pourcentage de diminution (ERD : event related désynchronisation) dans la bande alpha (8-12 Hz). Plus la désynchronisation (ERD) alpha est importante, plus le cortex est « activé ». A l'inverse, plus la synchronisation (ERS) alpha est importante, moins le cortex est « activé ». Adapté de Pfurtscheller, 1992.*

De manière générale, si les modulations contextuelles des informations visuelles ont été largement étudiées, principalement selon l'angle de vue de l'attention, et malgré le fait que la vision soit de première importance pour contrôler un mouvement, relativement peu d'études se sont finalement penchées sur les corrélats neuronaux du traitement des informations visuelles pendant le contrôle en ligne de mouvements visuoguidés, notamment au niveau des régions visuelles primaires.III.2 Modulation des informations somatosensorielles

III.2.1 Modulations du traitement des informations somatosensorielles par l'attention volontaire

III.2.1.1 Attention spatiale

Concernant la modalité somesthésique, l'attention spatiale correspond au fait pour une personne de considérer spécifiquement une partie précise de son corps, ce qui par voie de conséquence se fait au détriment des autres parties de son corps. L'attention spatiale résulte

en une facilitation du traitement des informations somatosensorielles en provenance de la partie du corps sur laquelle l'attention est portée (voir Sambo et Forster, 2011, pour une revue). Par exemple, Michie et al. (1987) ont stimulé électriquement les index droit et gauche des participants. Ces derniers avaient pour consigne de porter alternativement leur attention sur leur index droit ou gauche en fonction des sessions. Les auteurs ont démontré que les potentiels évoqués au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral qui résultaient des stimulations avaient des amplitudes accrues lorsqu'ils provenaient de l'index sur lequel l'attention était portée (Figure III.5). Ces résultats sont cohérents avec d'autres études qui ont rapporté des modulations similaires des composantes précoces et moyennes des potentiels évoqués somatosensoriels (N80, P100, et surtout la N140) par l'attention spatiale, suggérant ainsi une modulation du traitement des informations somatosensorielles dès les premiers stades de leur traitement (Desmedt et Robertson, 1977; Michie, 1984, Garcia-Larrea et al., 1995).

Nous savons également que la puissance alpha au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral des participants est diminuée lorsque ceux-ci portent leur attention de manière latéralisée sur une stimulation tactile (électrique) au niveau de leur pouce droit ou gauche (Haegens et al., 2011). Cette réduction de la puissance alpha est classiquement assimilée à une augmentation de l'excitabilité corticale. Supportant la même idée, Jones et al. (2010) dans une étude en magnétoencéphalographie ont montré que la diminution du rythme alpha au niveau du cortex somatosensoriel primaire correspondait topographiquement au segment corporel sur lequel était porté l'attention des participants (voir aussi Anderson et Ding, 2011). Parallèlement, le niveau de latéralisation de la diminution de la puissance alpha au niveau des cortex somatosensoriels est positivement corrélé avec la performance dans une tâche de discrimination (Haegens et al., 2011). Enfin, de manière intéressante, van Ede et al., 2011, 2013 ont montré une réduction de la puissance dans les bandes de fréquences alpha et beta au niveau du cortex somatosensoriel mais cette fois-ci lorsque les participants étaient dans une phase d'attente d'une stimulation tactile dont ils connaissaient la localisation (Figure III.5). L'originalité de ces résultats tient ici aussi au fait que l'activité soit modulée au niveau des cortex sensoriels en l'absence de toute stimulation.

Ces études supportent ainsi l'idée que, tout comme pour la vision, l'attention spatiale permet d'augmenter le traitement des informations somatosensorielles sur lesquelles cette attention est portée.

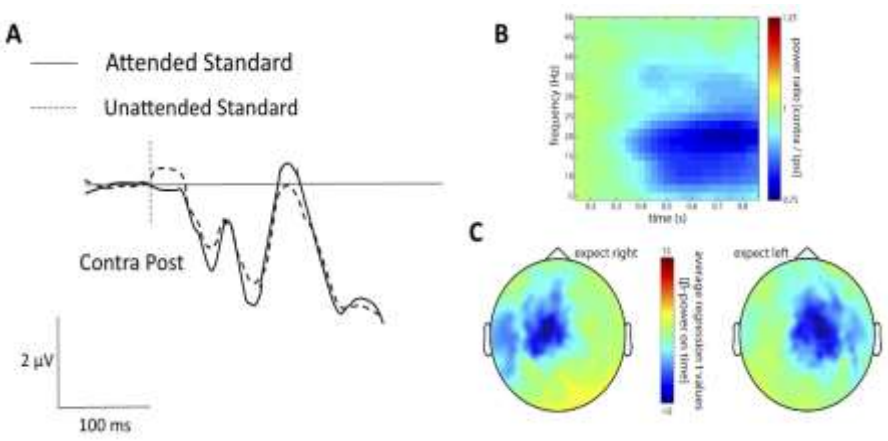


Figure III.5 : Attention spatiale et stimuli tactiles. *(A) Les potentiels évoqués recueillis au niveau controlatéral post centrales (contra post) présentent une plus grande amplitude lorsqu'ils sont attendus que lorsqu'ils ne le sont pas (stimulation électrique). (B) En l'absence de stimulus tactile mais lorsque celui-ci est attendu, les auteurs de cette étude observent une diminution des puissances alpha et beta au niveau du cortex somatosensoriel contra latéral. (C) Représentation spatiale des valeurs statistiques t correspondant à la puissance beta lorsque les stimuli tactile sont attendus à gauche (topographie de gauche) ou à droite (topographie de droite). (A) Adapté de Michie et al., 1987, (B) et (C) sont adaptés de van ede et al., 2011.*

III.2.1.2 Attention portée aux attributs des stimuli

Bien que moins étudiée que pour la vision, différents auteurs ont démontré que l'attention portée aux attributs des stimuli pouvait également moduler le traitement des informations somesthésiques (Josiassen et al. 1990; Hsiao et al. 1993; Johansen-Berg et al. 2000) et que ce type d'attention reposait sur des mécanismes cérébraux parallèles et indépendants à ceux supportant les modulations sensorielles liées à l'attention spatiale (Forster et Eimer, 2004; Reed et al., 2005; van Boven et al., 2005; De Santis et al., 2007; James et Kim, 2010). Par exemple, nous savons que l'attention portée sur la rugosité de matériaux présentés bilatéralement sous les index entraîne une augmentation de l'activité au niveau de SI et SII (Burton et al., 1999). De manière intéressante, dans une étude en IRMf, Staines et al. (2002) ont demandé à des participants de recevoir passivement des stimuli vibratoires au niveau de leur index ou de les recevoir en essayant de discriminer le nombre de faibles variations transitoires de la fréquence de vibration, faisant ainsi varier l'utilité des stimuli. Ils ont trouvé que lorsque l'attention était portée sur les stimuli vibratoires, le signal BOLD était augmenté dans différentes régions impliquées dans le traitement des informations somatosensorielles comme notamment le cortex somatosensoriel primaire ainsi que l'aire motrice supplémentaire (Figure III.6). D'autres

études en EEG et en magnétoencéphalographie ont également montré que l'attention portée à l'intensité ou la fréquence des stimulations tactiles (stimulations électriques) augmentait l'amplitude des potentiels évoqués liés à ces stimulations comparés à lorsque l'attention n'était pas portée sur ces paramètres (Michie et al, 1987; Forster et Eimer, 2004). Ainsi pris tous ensemble, ces résultats issus de différentes techniques d'investigations supportent l'idée que l'attention portée aux attributs des stimuli somatosensoriels peut accroitre l'activité cérébrale correspondante aux traitements de ces stimuli.

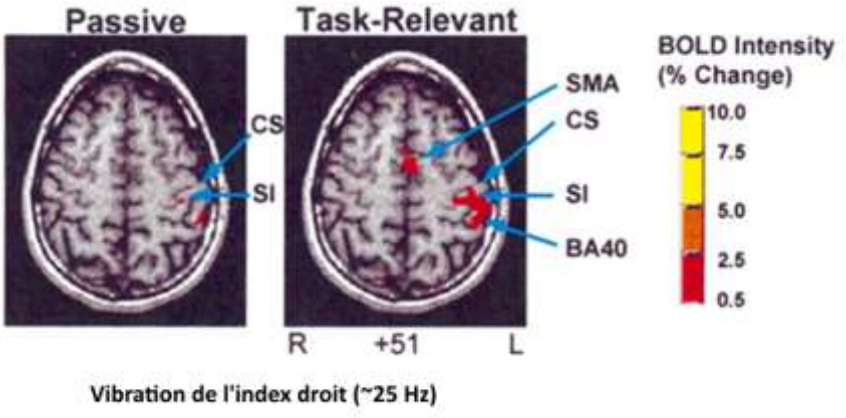


Figure III.6 : Variation attentionnelle de l'utilité de stimuli vibratoires de l'index droit. *Lorsque l'attention est portée sur la discrimination de changements fins de la fréquence de vibration appliquée sous l'index, l'activité augmente dans différentes aires impliquées dans le traitement des informations somatosensorielles comme SI, l'aire motrice supplémentaire (SMA) le sulcus central (CS) et le cortex pariétal inférieur (BA40). Attention, l'image est présentée en vue radiologique (latéralité « inversée »). Adapté de Staines et al., 2002.*

III.2.2 Modulation des informations somatosensorielles par le mouvement volontaire et les caractéristiques de la tâche

Il est classiquement rapporté que le mouvement volontaire est accompagné d'une atténuation du traitement des informations somatosensorielles. Nous allons ici présenter les principaux éléments de la littérature qui démontrent ce résultat. Cette interprétation sera en revanche à nuancer à la lumière d'autres résultats issus de techniques d'investigation et d'analyses différentes. Nous soulignerons à ce propos l'importance de la notion d'utilité des informations somatosensorielles dans un contexte donné.

La réduction du traitement des informations somatosensorielles durant l'exécution de mouvements volontaires a d'abord été mise en évidence dans des études comportementales

chez l'Homme. Nous savons notamment que le seuil de détection de stimulations cutanées au niveau d'un membre était augmenté durant et précédant légèrement (environ 1 seconde), l'exécution d'un mouvement spécifique de ce membre (Coquery et al. 1971; Garland and Angel 1974; Dyhre-Poulson 1978; Angel and Malenka 1982; Chapman et al., 1987).

Par la suite, d'autres études ont investigué les corrélats neuronaux de ces suppressions sensorielles en EEG et en MEG chez le singe et l'Homme, et ont confirmé les résultats comportementaux. Elles ont en effet mis en évidence une réduction de l'amplitude des potentiels évoqués par des stimulations somatosensorielles sur un segment corporel lorsque ce segment réalisait un mouvement volontaire. Cette réduction d'amplitude a été rapportée pour des ondes précoces (e.g., P27, post-centrale, N30 pré- et post- centrale, P40, N60 centrale) et plus tardive (N140) (Chéron et Borenstein, 1987; Cohen et Starr, 1987; Shimazu et al., 1999; Seki et al., 2003; Kida et al., 2004; Bernier et al., 2009; Figure III.7). Ces réductions d'amplitudes sont déjà présentes jusqu'à 1.5 seconde avant le mouvement, durant la phase de préparation motrice (Asanuma et al., 2003; Wasaka et al., 2003).

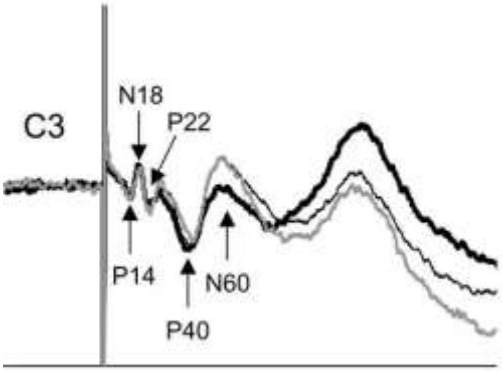


Figure III.7 : Modulation des potentiels évoqués lors de l'exécution d'un mouvement volontaire. *Les auteurs ont observé une diminution de l'amplitude des potentiels évoqués lors de la réalisation de mouvement volontaire du membre supérieur de saisie d'une poignée (ligne noire épaisse) comparé à une condition passive sans mouvement (ligne noire fine) ou à une condition active sans mouvement (les participants devaient compter silencieusement le nombre de stimuli électriques). Ces réductions sont précoces au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral à la stimulation. Adapté de Kida et al., 2004.*

De manière intéressante, le groupe de Chapman (Cybulska-Klosowicz et al., 2011) a montré que l'augmentation classique du seuil de perception lors de l'exécution de mouvements ne se produisait pas lorsque les mouvements étaient effectués à vitesse lente (Figure III.8). Il s'agissait de mouvement du coude alors que leur main reposait à plat sur un manipulandum mobile et

qu'ils recevaient des stimulations électriques faibles (juste supraliminaires) au niveau des 2ème et 3ème phalanges du majeur dans les 2/3 des essais. Les participants reportaient ensuite s'ils avaient perçu ou non une stimulation. Les auteurs font remarquer que cette vitesse lente est comparable à la vitesse classiquement employée dans l'exploration tactile. Cette étude suggère ainsi que l'utilité/pertinence des stimuli tactiles puisse influencer le traitement des informations somatosensorielles lors de la réalisation de mouvements.

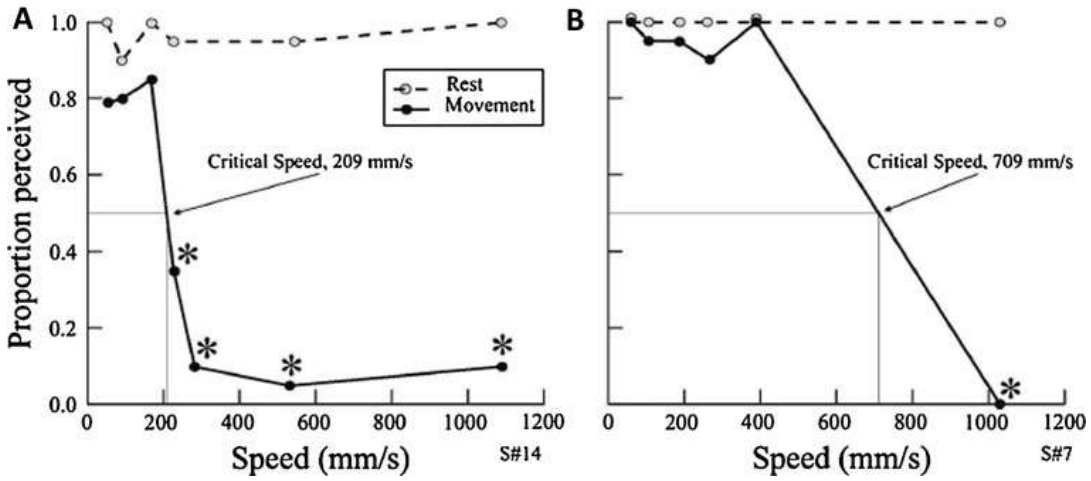


Figure III.8 : Modulation du seuil de perception et vitesse du mouvement. *(A et B) Exemple de résultats individuels obtenus avec 2 participants. En dessous d'une certaine vitesse de mouvement (extension du coude), la diminution classique de la perception tactile n'est plus observée. Adapté de Cybulska-Klosowicz et al., 2011.*

L'étude de Kida et al. (2006) appuie cette idée de l'importance de l'utilité des stimuli somatosensoriels. Dans leur expérience, les auteurs ont fait varier l'utilité des stimulations somatosensorielles (stimulations électriques du nerf médian) dans les phases de planifications motrices. Les participants recevaient une première stimulation pour leur indiquer de se préparer à effectuer un mouvement volontaire de flexion du doigt. C'est une seconde stimulation qui leur indiquait d'initier le mouvement le plus rapidement possible. Ainsi, cette seconde stimulation tactile était utile (indispensable) pour amorcer les mouvements et réaliser la tâche. De plus, le fait d'effectuer un mouvement sous pression temporelle permettait de maximiser ou de maintenir la phase de préparation motrice pendant laquelle l'information sensorielle est classiquement diminuée. Les auteurs ont mis en évidence que les potentiels évoqués tardifs (70 à 100 ms) liés à cette seconde stimulation présentaient des amplitudes plus importantes au

niveau du cortex somatosensoriel secondaire controlatéral à la stimulation, comparés à une condition de repos où les participants recevaient cette même stimulation mais sans mouvement à effectuer. Ces résultats au niveau de la planification motrice sont concordants, bien qu'indirectement, avec ceux de Saradjian et al. (2013). Dans cette étude en EEG (potentiels évoqués), les auteurs ont fait varier non pas l'utilité du stimulus en lui-même, mais le contexte dans lequel était appliqué ce stimulus. Ils ont en effet délivré des stimulations vibratoires au niveau des chevilles des participants qui, en position debout, se préparaient à effectuer un pas en avant. Les auteurs ont montré que dans cette situation où l'intégration des contraintes gravitaires d'équilibre étaient primordiales, l'amplitude des potentiels évoqués tardifs enregistrée au niveau du vertex (électrode Cz) était amplifiée (Figure III.9). Dans une situation expérimentale comparable mais dans laquelle les contraintes gravitaires étaient supprimées (microgravité), cette facilitation du traitement des informations somatosensorielles n'était plus observée. Les résultats de ces études en EEG sont en réalité corroborés par toute une série d'expériences comportementales, électrophysiologiques et en imagerie qui montrent que le traitement des informations somatosensorielles n'est pas diminué, et est même facilité par le mouvement au niveau central et périphérique lorsque ces information sont, à des degrés divers, utiles pour effectuer une tâche dans un contexte donné (Knecht et al., 1993; Staines et al., 1999, 2000, 2002; Ribot-Ciscar et al., 2009).

L'influence du mouvement sur le traitement des informations somatosensorielles a également été abordée dans d'autres séries d'expériences en EEG et en MEG, qui se sont centrées sur la décomposition et l'analyse de différentes bandes de fréquences présentes dans les enregistrements. De manière paradoxale avec les études en potentiels évoqués présentées plus haut qui ont trouvé une diminution du traitement des informations somatosensorielles durant le mouvement, les analyses fréquentielles de l'activité corticale ont révélé que le mouvement volontaire était associé à une augmentation de l'excitabilité du cortex somatosensoriel. Cette augmentation d'excitabilité se traduit par une diminution de la puissance dans les bandes de fréquences alpha (˜8-12 Hz) et beta (˜15-25 Hz) par rapport à une condition statique, et notamment au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral à la main en mouvement (e.g., Jasper et Penfield, 1949; Pfurtscheller, 1981; Pfurtscheller et Neuper, 1994; Stancak et Pfurtscheller, 1996b; Pfurtscheller et Da Silva, 1999). Il a été montré que cette diminution de puissance alpha et beta débutait 1 à 2 secondes avant le début du mouvement

effectif et perdurait durant toute la durée du mouvement. Nous savons également que cette diminution de la puissance alpha et beta se produit également lorsque le mouvement est imaginé (Pfurtscheller et al., 2006).

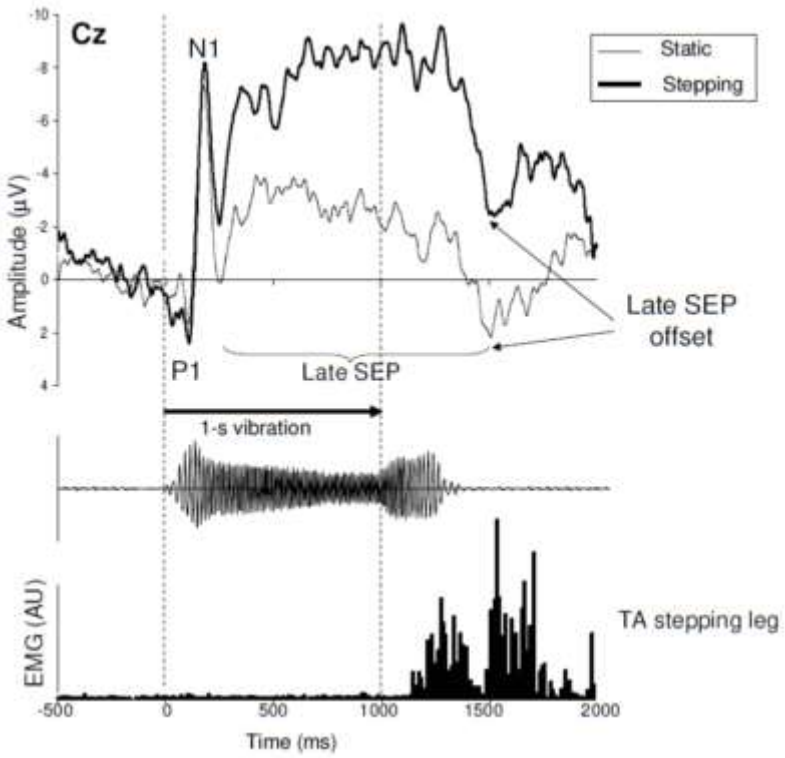


Figure III.9 : Potentiels évoqués lors de l'utilisation des contraintes gravitaires pour effectuer un pas en avant. *Lorsque les participants s'apprêtent à effectuer un pas en avant, les potentiels tardifs évoqués par des stimulations vibratoires et recueillis au niveau du vertex (électrode Cz) présentent une augmentation d'amplitude. Adapté de Saradjian et al., 2013.*

Parallèlement, la puissance gamma (>30 hz) augmente lors de la réalisation de mouvements volontaires au niveau du cortex somatosensoriel chez l'homme et l'animal (Bouyer et al., 1987; Sanes et Donoghue, 1993; Pfurtscheller et al., 1994; Salenius et al., 1996; Brown et al., 1998; Donoghue et al., 1998). Par exemple, Salenius et al. (1996) dans une étude en magnétoencéphalographie, ont demandé aux participants de réaliser des mouvements de l'index et ont montré que cette simple tâche entraînait une diminution bilatérale des puissances alpha et beta (voir supra) ainsi qu'une augmentation concomitante de la puissance gamma au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral à l'index en mouvement. L'augmentation de la puissance gamma est classiquement associée à des processus d'intégration multisensorielle et dans le transfert d'information entre différentes régions du cortex (Engel et al., 2012; voir Tallon-Baudry et Bertand, 1999 pour une revue). L'ensemble de ces études suggèrent ainsi que

le mouvement volontaire entraîne une augmentation du traitement des informations somatosensorielles au niveau des cortex somatosensoriels primaires.

Ainsi, différentes méthodes d'investigations (comportementales, signal BOLD, potentiels évoqués, décomposition fréquentielle du signal) ont conduit à des conclusions qui peuvent sembler paradoxales sur la manière dont le mouvement influence le traitement des informations somatosensorielles. Nous tenterons de discuter plus loin cette question à la lumière des différences de protocoles expérimentaux, ainsi qu'à celle des différentes méthodes de traitements du signal employées (potentiel évoqués, décompositions fréquentielles, activité évoquée, activité induite).

De manière générale, il apparaît que les informations visuelles et somatosensorielles sont modulées par tout un ensemble de facteurs contextuels. La littérature fait également état d'études qui démontrent que les traitements des informations issues de différentes modalités sensorielles peuvent présenter des relations d'influences réciproques (e.g., Macaluso et al. 2000; Calvert 2001; Foxe et al. 2002; Kayser et al.2007; Meehan and Staines 2009; Dionne et al. 2010, 2013). Nous ne nous sommes cependant pas intéressés à ces aspects dans nos travaux et ainsi, nous n'en parlerons pas.

III.3 Supports anatomiques de la modulation du traitement contextuel et modèle explicatif

Nous venons de voir que le traitement de l'information, et plus spécifiquement le traitement cortical des informations visuelles et somatosensorielles était modulé par le contexte. Nous allons nous arrêter ici un instant pour présenter plusieurs pistes qui ont été décrites dans la littérature et qui sont, chacune à leur niveau, autant de mécanismes possibles à l'origine de ces modulations contextuelles. Notre propos a ici pour objectif de constituer des éléments de réflexion à même de compléter la compréhension des phénomènes que nous avons observés dans nos travaux. Il est à noter que ces mécanisme sont à l'heure actuelle encore partiellement incompris et ne sont en aucun cas mutuellement exclusifs.

III.3.1 Thalamus

Il a été postulé que le thalamus constituait une structure essentielle dans la modulation des informations sensorielles qui atteignent le cortex cérébral. En effet, comme nous l'avons évoqué

dans le chapitre I, le thalamus est situé à une position de carrefour de l'information puisqu'il constitue un « passage obligé » pour toutes les informations sensorielles en provenance de la périphérie (Andersson et al., 1966; Friedman and Jones, 1981; Jones et al., 1982; voir Sherman, 2016, pour une revue). C'est cette position anatomique qui lui a parfois valu le nom de « porte thalamique ». Mais il a été montré que le thalamus était plus qu'un simple relais d'information, puisqu'il exerçait un contrôle dynamique sur l'information sensorielle (Basso et al., 2005, Groh et al., 2014). Par exemple, l'inactivation ou la stimulation chez le singe du noyau pulvinar latéral présent au niveau du thalamus (adjacent au noyau géniculé latéral du thalamus évoqué plus haut) entraîne respectivement une diminution ou une augmentation de l'activité au niveau de la couche de cellules supra-granulaire de l'aire visuelle primaire (V1; Purushothaman et al. (2012). Ceci suggère que le pulvinar est impliqué dans les phénomènes de modulations sensorielles et notamment dans la diminution du traitement des informations visuelles au niveau du cortex primaire (Figure III.10). De manière intéressante, Groh et al. (2014), ont également montré chez la souris que des connexions ascendantes en provenance du tronc cérébral et des connexions descendantes composées de neurones pyramidaux en provenance de la couche 5 du cortex somatosensoriel convergeaient sur des neurones uniques au niveau du noyau postérieur du thalamus. Les auteurs concluent que les neurones thalamo-corticaux sont ainsi en mesure d'intégrer des informations sensorielles « brutes » avec des signaux corticaux « élaborés » avant de renvoyer l'information vers les différents cortex sensoriels et associatifs. Ces données prises ensembles suggèrent ainsi que le thalamus soit une structure importante dans le contrôle de la dynamique des entrées et de la distribution des informations sensorielles au niveau du néocortex.

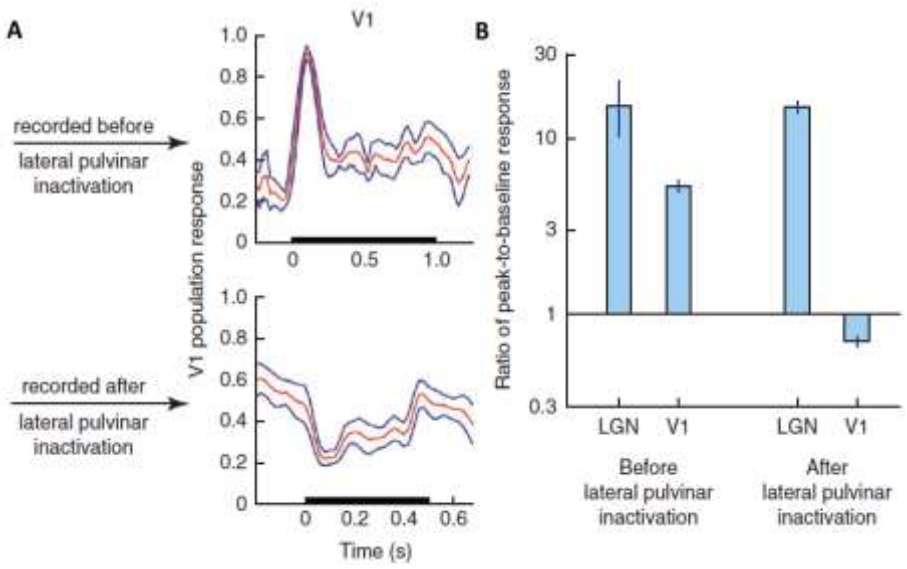


Figure III.10 : Inactivation sélective du noyau du pulvinar latéral du thalamus et activité au niveau de V1 suite à une stimulation visuelle chez le singe. *(A) Une stimulation visuelle avant inactivation du noyau du pulvinar du thalamus (haut) entraîne un potentiel évoqué au niveau de V1 (enregistrements unitaires). A l'inverse, une même stimulation après inactivation de ce noyau entraîne une déflection de l'activité des neurones enregistrée au niveau de V1. (B) L'activité des neurones du noyau géniculé latéral du thalamus (LGN) reste inchangée lors d'une stimulation visuelle après inactivation du noyau du pulvinar du thalamus, ce qui n'est pas le cas au niveau de V1. Ainsi le noyau du pulvinar du thalamus semble jouer un rôle important dans la modulation des informations visuelles. Adapté de Purushothaman et al., 2012.*

III.3.2 Cortex préfrontal

III.3.2.1 Modulations visuelles

Le cortex préfrontal, et notamment le cortex préfrontal dorsolatéral (aires de Brodmann 9 et 46; voir figure III.11) est également impliqué dans la modulation du traitement de l'information au niveau de différentes régions du cerveau, et notamment au niveau des régions impliquées dans le traitement des informations sensorielles (Voir Knight et al., 1999, ainsi que Gregoriou et al., 2009, pour des revues).

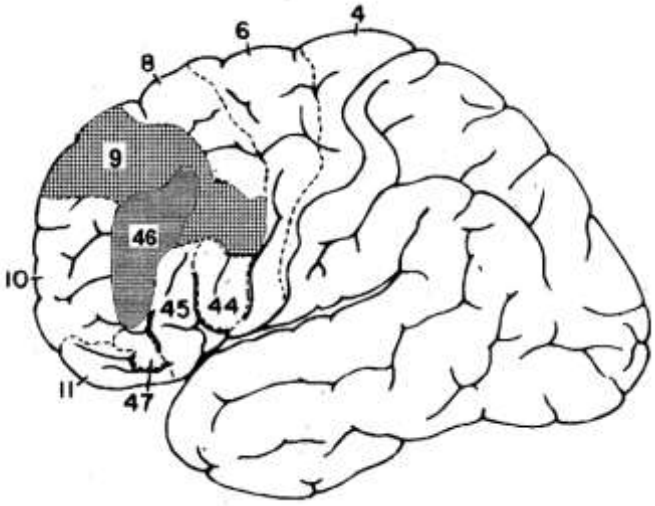


Figure III.11 : Représentation du cortex préfrontal dorsolatéral (gauche) chez l'Homme. *Cette région du cortex correspond assez largement aux aires cytoarchitectoniques décrites par Brodmann. Adapté de Brodmann, 1909.*

Le cortex préfrontal semble impliqué dans l'allocation de ressources dédiées au traitement des informations visuelles. Dans une étude en potentiels évoqués (EEG), Barceló et al. (2000) ont demandé à des patients qui présentaient des lésions unilatérales du cortex préfrontal dorsolatéral de détecter l'apparition d'une image cible dans une série d'images qui défilait au niveau des deux hémi-champs visuels (les patients fixaient un point central). De cette manière les patients portaient constamment attention aux informations visuelles issues des deux hémi-champ visuels. Les auteurs ont mis en évidence que les patients (avec lésion) présentaient une amplitude de l'onde de positivité P1 réduite au niveau des aires temporo-occipitales ipsilatérales à la lésion préfrontale (Figure III.12). Ainsi, les résultats de Barceló et al. (2000) suggèrent que le cortex préfrontal soit impliqué dans l'allocation de ressources allouées au traitement des informations visuelles. Ces résultats sont cohérents avec ceux présentés par Gregoriou et al. (2014) qui ont mis en évidence que l'activité au niveau de l'aire V4 du cortex visuel chez le singe était diminuée suite à une résection chirurgicale de la surface latérale du cortex préfrontal droit.

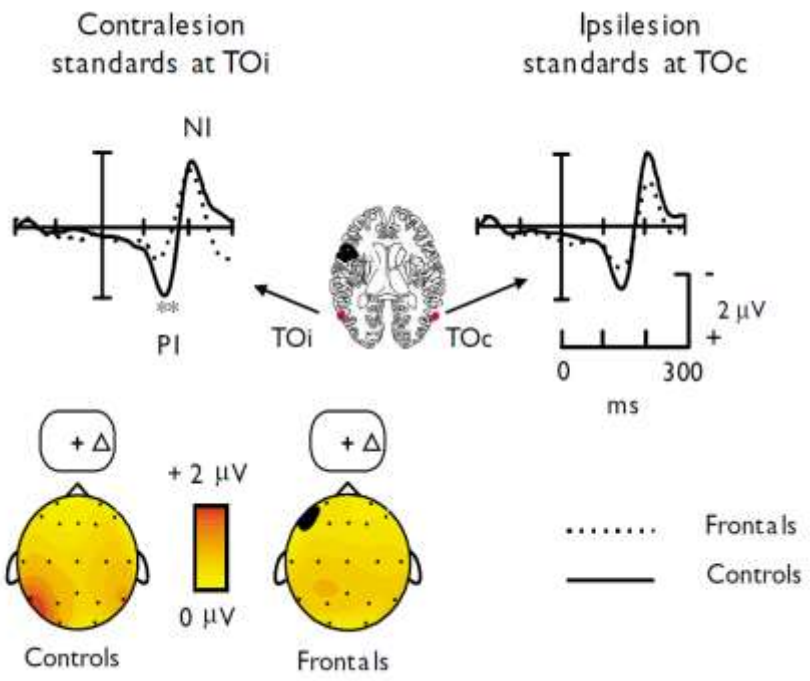


Figure III.12 : Potentiels évoqués visuels en EEG et lésions du cortex préfrontal dorsolatéral chez l'Homme. *L'amplitude de la P1 évoquée par la présentation d'images (ici présentation à droite) est réduite au niveau des électrodes temporo-occipitales ipsilatérales (TOi : 'ipsilateral temporo-occipital') à la lésion du cortex préfrontal dorsolatéral comparées aux électrodes controlatérales (Toc) et aux groupes contrôles. Adapté de Barceló et al., 2000.*

Les résultats présentés ci-dessus sont corroborés par une série d'études en imagerie qui montre que le cortex préfrontal est impliqué dans des tâches de détections et de discriminations visuelles (Corbetta et al., 1993; Nobre et al., 1997; Vandenberghe et al., 1997; Culham et al., 1998; Wojciulik et al., 1999; Gitelman et al., 1999; voir Corbetta et Shulman, 2002 pour une revue). Ainsi, l'ensemble de ces résultats supporte l'implication du cortex préfrontal dorsolatéral dans l'allocation de ressources pour le traitement des informations visuelles au niveau du cortex visuel.

III.3.2.2 Modulations somatosensorielles

Le cortex préfrontal est également impliqué dans la modulation des informations somatosensorielles. Les résultats de premières études ont dans un premier temps poussé la communauté à considérer le cortex préfrontal comme étant à l'origine d'un système d'inhibition des informations somatosensorielles (e.g., Yamaguchi et Knight, 1990; Knight et al., 1999). Ce n'est qu'à partir des résultats d'autres études qu'il a été postulé que le cortex préfrontal était en réalité impliqué dans la sélection des informations utiles/pertinentes pour la réalisation d'une tâche donnée. Ainsi, dans une étude IRMf dont nous avons déjà parlé, il a été montré que

l'augmentation de l'activité au niveau de SI du fait d'une stimulation vibro-tactile utile pour réaliser la tâche était en réalité également accompagnée d'une augmentation de l'amplitude du signal BOLD au niveau du cortex préfrontal, et plus précisément au niveau de l'aire de Brodmann 9 (Staines et al., 2002). Ce n'est que plus tard qu'un lien de causalité plus fort a été établi entre les activités de ces deux structures corticales. En effet, Bolton et Staines (2011) ont démontré que le cortex préfrontal était impliqué dans la sélection des informations utiles pour la tâche ainsi que dans l'inhibition des informations non pertinentes. Ces conclusions sont également cohérentes avec celles suggérées par les études d'autres groupes (e.g., Schaefer et al., 2005).

Ainsi, de manière générale, le cortex préfrontal dorsolatéral semble impliqué dans des processus de facilitation et d'inhibition du traitement des informations visuelles et somatosensorielles en fonction de leur utilité contextuelle au niveau d'un grand nombre de structures corticales, dont les aires sensorielles primaires de différentes modalités.

III.3.3 Autres structures cérébrales impliquées dans la modulation des informations sensorielles corticales

Le traitement des informations sensorielles au niveau du cortex cérébral semble pouvoir être modulé par le cervelet. Sur le plan anatomique tout d'abord, le cervelet est largement connecté avec le cortex cérébral. L'investigation de ces connexions a révélé que le cervelet contenait au moins deux cartes homotopiques différentes de l'ensemble du cerveau ou autrement dit, que le cerveau était représenté au moins deux fois au niveau des cartes du cortex cérébelleux (Buckner et al., 2011). Le cervelet projette également assez largement en direction des régions associatives du cortex cérébral (Strick, 1985; Habas et al. 2009; Krienen and Buckner 2009; O'Reilly et al. 2010; voir Strick et al., 2009, pour une revue). Il semble en revanche que la représentation du cortex visuel primaire (V1) soit inexistante au niveau du cervelet. L'ensemble de ces considérations anatomiques permet ainsi de supposer que le cervelet soit à même de moduler l'activité du cortex cérébral. Parallèlement, il a également été montré que le cortex préfrontal dorsolatéral, et notamment les aires de Brodman 9 et 46 dont nous avons parlé plus haut (Figure III.11) projetaient des axones au niveau du noyau pontin du cervelet (Schmahmann et Pandya, 1997b). Ceci permet de penser que ce cortex préfrontal puisse être impliqué dans la sélection des informations à traiter en fonction de leur pertinence contextuelle au niveau du cervelet.

Sur un plan fonctionnel, il a été mis en évidence que les entrées sensorielles au niveau du cervelet pouvaient être modulées par le mouvement actif. Apps et al. (1997) ont en effet montré par des enregistrements unitaires chez le chat, que l'activité des fibres grimpantes qui se projettent au niveau des zones C1, C2 et C3 du cortex cérébelleux était réduite lors de la réalisation de mouvements volontaires d'atteintes (C1, C2 et C3 sont des subdivisions anatomiques du cortex cérébelleux). De manière concordante chez l'Homme, la perception des déplacements angulaires actifs des segments corporels est diminuée chez des patients présentant des lésions cérébelleuses (Bhanpuri et al., 2012). Cette altération de la perception n'est pas présente pour des mouvements passifs. Ces derniers résultats suggèrent ainsi que le cervelet soit impliqué dans la comparaison des retours sensoriels liés aux mouvements avec la prédiction de ces retours sensoriels faite à partir de la commande motrice lors de l'exécution de mouvements volontaires (voir la section III.3.4). Ainsi, l'ensemble de ces résultats anatomiques et fonctionnels laissent à penser que le cervelet puisse être impliqué dans la modulation des informations sensorielles au niveau des différentes régions associatives et sensorimotrices.

Nous souhaitons également évoquer les études qui ont montré que les informations qui quittaient le cortex cérébral (corticofugales) en direction de différents noyaux sous corticaux étaient à même de moduler le transit et le traitement des informations sensorielles (Nuñez et Malmierca, 1965). Par exemple, il a notamment été mis en évidence que les cortex cérébraux visuels et somatosensoriels projetaient d'importants contingents de fibres en direction des noyaux thalamiques (Erisir et al. 1997; van Horn et al. 2000; Veinante et al., 2000; Sherman and Guillery 2002). Ces projections sont en partie à l'origine de boucles de régulations cortico-thalamo-corticales de l'information sensorielle, dont l'importance fonctionnelle dans la modulation de l'activité est aujourd'hui relativement bien établie (voir Cappe et al., 2009, ainsi que Metzger et al., 2013, pour des revues). Nous pouvons également évoquer ici les connexions entre le cortex préfrontal-dorsolatéral et le cervelet que nous avons présenté plus haut. L'ensemble de ces données suggèrent que les informations corticofugales sont à même de moduler l'activité sensorielle au niveau de différentes structures cérébrales.

Egalement, il a été montré que les connexions cortico-corticales entre les différentes aires sensorielles et intégratives sont engagées dans la communication entre ces différentes régions du cortex cérébral, et ainsi dans la modulation réciproque de l'activité neuronale (voir Cappe et al., 2009, ainsi que Keller et al., 2014, pour des revues). Par exemple, sur le plan anatomique, le

cortex pariétal postérieur (sulcus intra-pariétal) est relié par des connexions de type cortico-corticales avec les cortex sensoriels de différentes modalités (e.g., Duhamel et al., 1998; Lewis et van Essen, 2000). Sur le plan fonctionnel, les cortex sensoriels primaires sont le siège d'interactions inter-modalitaires, et ce à des latences très précoces (Giard et Peronnet, 1999; Foxe et al., 2000; Molholm et al., 2002; Murray et al., 2005; Senkowski et al., 2007; Sperdin et al., 2009; voir la section III.3 du présent travail de thèse). La rapidité de la mise en œuvre de ces influences entre modalités sensorielles supporte assez fortement l'existence de relation directe de type cortico-corticales entre les différentes régions sensorielles concernées.

III.3.4 Modèles internes du mouvement volontaire

Enfin, décrit un peu à part puisqu'il ne s'agit pas d'un mécanisme de modulation mais d'un modèle explicatif, nous souhaitons ici présenter les éléments de la littérature qui soutiennent l'existence de modèles internes du mouvement. Cependant, nous verrons que si ses fondements sont appuyés sur une littérature solide, ce modèle ne comporte pas moins des limites dans son potentiel explicatif de certaines données expérimentales.

Le postulat de l'existence de modèles internes du mouvement trouve son origine dans des études qui montrent que le système nerveux central est en mesure de réaliser des prédictions de la conséquence sensorielle des mouvements volontaires. Plus précisément, il a été suggéré et montré que lorsque nous réalisons un mouvement volontaire, c'est-à-dire que nous envoyons une commande motrice en direction des effecteurs musculaires, une copie de cette commande motrice est générée et utilisée pour prédire les conséquences sensorielles du mouvement qui va être exécuté. Il s'agit de la « copie d'efférence » de la commande motrice (Von Holts et Middelstaedt, 1950; Helmholtz, 1867; Kelso et al., 1977; Wolpert et al., 1995; Wolpert et Miall, 1996; Blakemore et al., 1999). Autrement dit, grâce à cette copie d'efférence, le système serait en mesure d'anticiper les retours sensoriels liés au mouvement. L'utilisation de cette copie d'efférence dans la prédiction des conséquences sensorielles du mouvement a été désignée par le terme de « modèle interne direct » du mouvement (le « modèle inverse » faisant référence à l'estimation de la commande motrice envoyée, à partir de l'état courant du système et du mouvement désiré). Pour ne pas être saturé d'informations sensorielles afférentes inutiles, le système nerveux central comparerait alors les prédictions sensorielles avec les retours sensoriels effectifs et supprimerait la part de ces retours effectifs qui serait redondante avec les prédictions effectuées. Ce système de suppression permettrait ainsi de faire « saillir » les

informations importantes, c'est-à-dire non prédites, afin de permettre une capture attentionnelle ou une correction du mouvement. En effet, les retours sensoriels non prédits ne seraient pas supprimés et constitueraient un message sensoriel afférent ('exafference') qui serait ainsi traité au niveau de différentes structures cérébrales (Figure III.13).

Il a été proposé que ce modèle interne direct soit utilisé dans l'intégration sensorimotrice (Wolpert et al., 1995). Ces auteurs ont en effet montré que le système nerveux central combinait l'utilisation des afférences somatosensorielles, mais aussi des prédictions faites à partir des informations contenues dans la commande motrice, pour estimer la localisation spatiale du bras dans l'espace.

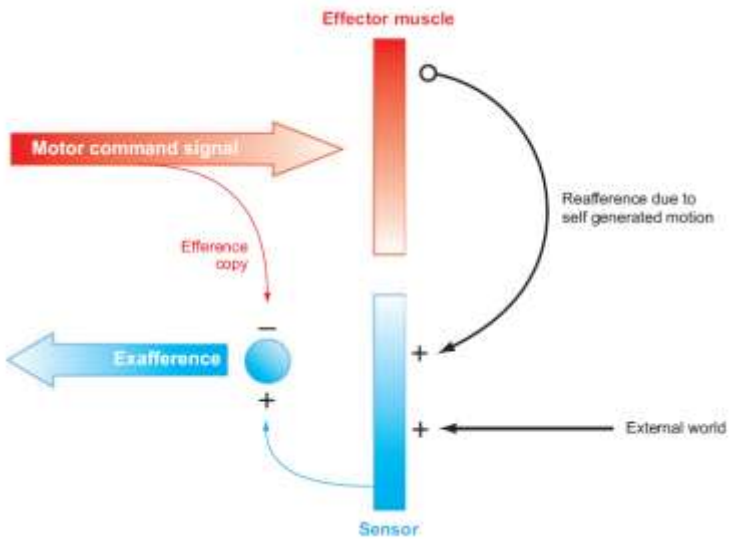


Figure III.13 : Schéma simplifié du principe de réafférence développé par Von Holst et Mittelstaedt. *L'exécution d'un mouvement entraîne l'envoi parallèle d'une copie d'efférence qui va permettre l'élaboration d'une prédiction du retour sensoriel lié au mouvement. La comparaison de cette prédiction avec le retour sensoriel effectif lié au mouvement, va permettre l'annulation de la partie du ce retour qui est conforme à la prédiction, et générer ainsi un retour sensoriel « résiduel » ou exaférence. Adapté de Angelaki et al., 2008.*

Ce n'est qu'un peu plus tard, que l'existence de modèles internes du mouvement a été rapprochée d'études qui ont montré que l'exécution de mouvements volontaires induisait une diminution du traitement de l'information somatosensorielle (voir section III.2.2). Cette diminution paraissait en effet contre intuitive au premier abord. En effet, d'un point de vue écologique, il peut sembler contradictoire de diminuer le traitement des informations somatosensorielles issues du membre mobilisé puisqu'elles peuvent permettre un meilleur contrôle des mouvements de ce membre. L' « annulation » des réafférences sensorielles prédites par la copie d'efférence pourrait ainsi être à l'origine de cette diminution du traitement

des informations somatosensorielles. Par exemple, Blakemore et al. (1998) ont montré dans une étude en IRMf que le cortex somatosensoriel présentait une activité supérieure lors de stimulations tactiles non prédites que lorsque les mêmes stimulations pouvaient être temporellement et spatialement prédites lors de la production de mouvements volontaires. De même, Blakemore et al. (1999) ont repris l'observation rapportée par Claxton (1975) que la sensation de chatouillement est plus efficace quand elle est produite par quelqu'un d'autre que par soi-même. Blakemore et al. (1999) ont ainsi postulé que la difficulté de se chatouiller soi-même était la conséquence de l'annulation de l'afférence sensorielle par la prédiction générée à partir de la commande motrice du mouvement de chatouillement. Ainsi, le système de suppression que nous venons de présenter plus haut permettrait d'expliquer la diminution du traitement des informations somatosensorielles durant le mouvement.

Il est à noter que parallèlement, un certain nombre d'études ont montré que l'aire motrice supplémentaire serait un bon candidat pour être le générateur de la copie d'efférence que nous venons de présenter (Wasaka et al., 2003; Haggard et Whitford, 2004; Sumner et al., 2007).

Mais ce modèle nous l'avons dit, appuyé sur une littérature solide, n'est probablement que partiel dans l'explication de la diminution du traitement des afférences sensorielles lors de l'exécution de mouvements volontaires, puisqu'il rencontre au moins deux limites principales. Une première limite réside dans le fait que des études ont montré que le traitement de certaines informations somatosensorielles, lorsqu'elles étaient utiles dans un contexte donné, n'était pas diminué et était parfois même facilité au cours des phases de planification ou d'exécution du mouvement (e.g., Kida et al., 2006; Cybulska-Closowicz et al., 2011; Saradjian et al., 2013; Staines et al., 2002, voir la section III.2.2). Il se trouve donc que, même prédites, « l'annulation » des informations somatosensorielles afférentes n'a pas lieu dans tous les cas. De plus, il a été mis en évidence que des stimulations tactiles non prédites, puisque déclenchées par l'expérimentateur, étaient tout de même atténuées lors de l'exécution de mouvements volontaires (Coquery et al. 1971; Garland and Angel 1974; Dyhre-Poulson 1978; Angel and Malenka 1982; Chapman et al., 1987; voir supra). Une deuxième limite, se situe dans la preuve que l'information sensorielle est déjà en partie modulée en périphérie, au niveau des capteurs et des voies ascendantes périphériques, en fonction de son utilité contextuelle (Jones et al., 2001; Dimitriou, 2016). Ces résultats démontrent que la « confrontation » des retours sensoriels avec la prédiction n'est pas indispensable à l'établissement de phénomènes modulatoires des

informations sensorielles. Ainsi, et pour le moins dans certains cas, le traitement des informations sensorielles pourrait se faire plus en fonction de la pertinence contextuelle que de la prédiction sensorielle. De manière générale, ces considérations laissent supposer qu'il existe plusieurs mécanismes responsables de modulations du traitement des informations sensorielles, et possédant probablement différents rôles fonctionnels. Il se peut par exemple que l'effet de la prédiction soit modulé par le contexte.

III.4 Note sur les différences interindividuelles dans l'utilisation des informations sensorielles

Il semble que de nombreux facteurs tels que l'âge, le sexe, les expériences perceptives et motrices personnelles puissent influer sur l'utilisation que chacun fait au quotidien des informations sensorielles qui nous parviennent (Huteau, 1987). Ainsi, lors d'une expérimentation qui vise à comprendre mieux la modulation du traitement sensoriel en fonction du contexte expérimental, il est tout à fait possible que d'aucun, croyant tester une population homogène de participants, soit en réalité face à plusieurs groupes phénotypiquement distincts dans leurs manières d'appréhender les évènements sensoriels. Loin d'être un problème en soi, ce paramètre doit cependant potentiellement être pris en compte dans les travaux qui, comme les notres, étudient le traitement des informations sensorielles dans différents contextes. Nous allons brièvement évoquer ici quelques éléments qui peuvent avoir un impact sur les résultats de nos travaux.

En premier lieu, nous savons qu'il existe des différences interindividuelles dans l'utilisation des informations sensorielles pour la construction d'un référentiel spatial (Ernst et Bulthoff, 2004). Cette notion est souvent résumée par l'idée qu'il existe différents types de « profils sensoriels », qui se différencient dans la priorité accordée à l'une ou l'autre de leurs entrées sensorielles pour se représenter les éléments contenus dans l'espace péri-personnel et guider leurs mouvements. Certaines études ont notamment mis à jour des différences interindividuelles dans la dépendance au champ visuel, classiquement évalué par le 'Rod and frame test' (Oltman, 1968; Marincola et Long, 1985; Marendaz, 1989; Ohlmann et Marendaz, 1991; Cian et al., 1995; Isableu 1997; Golomer et al., 1999). Les différences interindividuelles dans les résultats à ce test plaident pour l'existence de « profils sensoriels » différents.

En second lieu, il semble que le sexe des participants puisse être une source de variabilité interindividuelle, et notamment dans des tâches visuospatiales. En effet, les résultats de certaines études suggèrent que les femmes accordent plus de poids que les hommes aux entrées visuelles dans le contrôle du mouvement et dans l'évaluation de la verticale subjective (Elliott et al., 1995; Viaud-Delmond et al., 1998; Tremblay et al., 2004; Tremblay et Elliott, 2007). Ces considérations font ainsi état de la nécessité de prendre en compte les différences de genre, tout au moins dans les études, comme c'est notre cas, centrées autour des questions de l'intégration d'informations visuospatiales.

III.5 Note préliminaire sur l'interprétation des potentiels évoqués et des analyses fréquentielles en EEG

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que les modulations des informations sensorielles ont notamment été mises en évidences par des études en EEG, et plus spécifiquement par l'analyse de potentiels évoqués ou des décompositions fréquentielles des données temporelles issues d'enregistrements encéphalographiques. Ces sont ces techniques d'investigation que nous avons utilisées dans nos travaux. Ainsi, sans rentrer dans les explications techniques de ces méthodes d'analyse qui seront l'objet d'une partie un peu plus loin, nous voulons donner ici des clefs, qui permettront de mieux présenter les hypothèses de nos travaux de recherche.

III.5.1 Potentiels évoqués

Il est couramment admis qu'il est possible d'évaluer l'état d'excitabilité du cortex en mesurant l'amplitude des composantes des potentiels évoqués, enregistrés en un ou plusieurs points du scalp humain. Un nombre important d'études ont ainsi montré que le traitement d'informations sensorielles s'accompagnait d'une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués recueillis au niveau des régions fonctionnelles concernées. Par exemple, nous savons que la présentation de stimuli visuels de différents types (flash, damiers, stimuli complexes, …) donne lieu chez le sujet sain à l'émergence de différentes ondes négatives et positives spécifiques aux types de stimuli employés (voir Sokol, 1976; Odom et al., 2010; Kothari et al., pour des revues). L'aspect reproductible des enregistrements pour un même type de stimulus (flash, damiers, stimuli complexes,…) permet l'utilisation de ces potentiels évoqués visuels (PEVs) comme outils d'investigation fonctionnelle, l'amplitude des PEVs pouvant varier d'une

situation expérimentale à l'autre en fonction de l'utilité/pertinence de l'information visuelle (e.g., Di Russo et al., 2012; voir chapitre précédent). Ainsi plus la quantité d'information sensorielle (ou plus le traitement alloué au traitement de cette information est importante), plus l'amplitude des potentiels évoqués recueillis sera elle aussi importante. A ce titre, il a été mis en évidence que l'augmentation de l'activité de base au sein du cortex entraînait une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués au niveau de ce cortex (Chawla et al., 1999, 2000). Nous avons vu au chapitre précédent que le contexte était à même de faire varier l'amplitude de ces PEVs, et que ces potentiels évoqués représentaient ainsi un outil important dans l'investigation du fonctionnement du système nerveux central en matière de traitement des informations sensorielles. Dans nos travaux (étude 1), nous avons utilisé cette technique pour l'évaluation de l'activité du cortex visuel.

III.5.2 Analyses fréquentielles

Depuis Hans Berger en 1929 (voir aussi Adrian et Matthews, 1934; Figure III.14), les neurosciences s'intéressent à comprendre la signification des différents rythmes qu'il est possible d'enregistrer et de décomposer au niveau du scalp humain. Il a depuis été suggéré que les différentes bandes de fréquences puissent être le reflet du traitement des informations sensorielles au niveau des cortex sensoriels primaires et intégratifs.

De manière générale, il est postulé que la puissance dans la bande de fréquence (~8-12 Hz) est inversement proportionnelle à l'état d'excitabilité du cortex dans lequel elle est enregistrée (e.g., Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Ploner et al., 2006; Romei et al., 2008; Sauseng et al., 2005; Anderson and Ding, 2011). Autrement dit, la puissance alpha peut être considérée comme un marqueur local d'excitabilité corticale. Par exemple, une stimulation visuelle entraîne une diminution de la puissance alpha au niveau du cortex visuel (Pfurtscheller, 1992). De la même manière, une stimulation somatosensorielle est classiquement associée à une diminution de la puissance alpha au niveau du cortex somatosensoriel (Pfurtscheller, 1989; Nikouline et al., 2000a; Della Penna et al., 2004). Enfin, comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent le mouvement volontaire entraîne une diminution similaire de la fréquence alpha (et beta) au niveau du cortex somatosensoriel controlatéral au segment mobilisé (e.g., Pfurtscheller et Da Silva, 1999; voir chapitre précédent).

La bande de fréquence beta (~15-25Hz), est particulièrement présente au niveau du cortex somatosensoriel, et notamment en absence de stimuli somesthésiques et donc de

mouvements. Cet état est couramment désigné dans la littérature par le terme de « statu quo ». Nous savons que, comme la puissance alpha, la puissance beta diminue au niveau du cortex somesthésique lors de stimulations somatosensorielles (Pfurtscheller, 1989; Nikouline et al., 2000a; Della Penna et al., 2004). Il a été largement montré que la puissance beta diminue également fortement 1 à 2 secondes avant le début du mouvement (Chatrian et al. 1959; Cheyne et al. 2003; van Ede et al. 2011, 2012a; et voir Pfurtscheller and Lopes da Dilva 1999 pour une revue). Cette diminution beta est classiquement interprétée comme étant le reflet du traitement ou de la préparation au traitement de l'information somatosensorielle liée au mouvement.

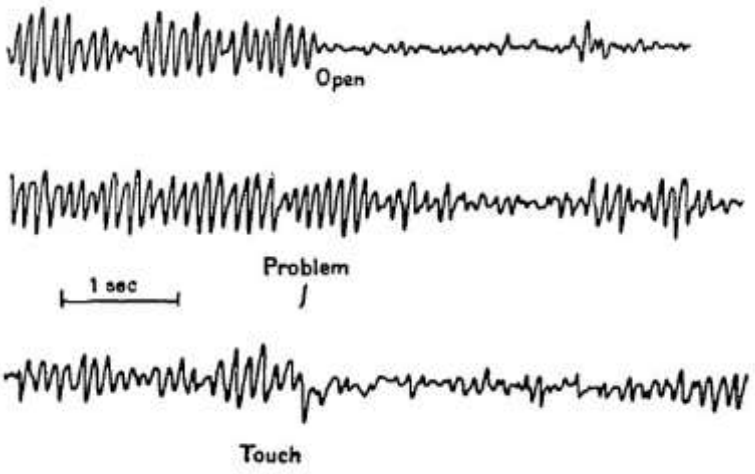


Figure III.14 : Rythmes alpha enregistrés par Hans Berger en 1929. *Sur cette image, il est possible de noter la présence de fortes oscillations dont la fréquence avoisine les 10 Hz (alpha). Ce rythme « brut », obtenu sans filtration ni traitement particulier du signal électroencéphalographique s'interrompt ou diminue (« wave blocking ») du fait de différents évènements tels que l'ouverture des yeux (haut), lorsqu'on touche le participant (bas), ou lorsque ce dernier tente de résoudre un problème arithmétique (milieu). Adapté d'Adrian and Matthews 1934.*

Prises dans leur ensemble, et selon un point de vue plus fonctionnel, il a été montré que les oscillations alpha et beta étaient inversement proportionnelles aux performances des participants dans des tâches de détection et de discrimination sensorielles (Ergenoglu et al. 2004; Hanslmayr et al. 2007; Romei et al. 2010; van Dijk et al. 2008; Haegens et al., 2011). Autrement dit, plus la puissance alpha et beta est basse au niveau des cortex somatosensoriels, plus les sujets ont des performances élevées dans ces tâches de détection et de discrimination.

De plus, ces deux bandes de fréquence sont co-modulées par différents facteurs cognitifs, sensoriels ou moteurs (e.g., van ede et al. 2012a).

De manière classique, la puissance gamma (>30 Hz) est corrélée négativement avec la puissance alpha et beta (e.g., Salenius et al., 1996). Il a par exemple été montré que la puissance gamma augmente au niveau des cortex visuels et somatosensoriels lors de stimulations visuelles et proprioceptives (e.g., Desmedt et al., 1994; Perez-Borja et al., 1961; voir Tallon-Baudry and Bertrand 1999, pour une revue) et particulièrement lorsque ces stimulations sont utiles dans un contexte donné (voir sections III.1 et III.2). Il a également été suggéré que les oscillations gamma puissent être un marqueur de l'intégration multisensorielle (Engel et al. 2012). Notamment, ces oscillations pourraient être le reflet d'un transfert d'information entre différentes populations de neurones impliquées dans le traitement des informations sensorielles (voir Wang, 2010, pour une revue). Cette hypothèse est compatible avec les résultats d'études qui montrent que la puissance gamma décroit fortement dans des situations où diverses informations sensorielles sont incongruentes (Maier et al. 2008; Ghazanfar et al. 2008; Krebber et al. 2015). Enfin, et de manière concordante avec ces dernières études, la puissance dans la bande de fréquence gamma augmente lors de la perception cohérente de stimuli visuels (e.g., Muller et al., 1997; voir Tallon-Baudry et Bertrand 1999, ainsi que Fries, 2009, pour des revues).

Ainsi, l'ensemble de ces études supportent l'idée que le contenu oscillatoire extrait d'enregistrement EEG (ou MEG) est un outil adapté pour tenter d'évaluer, et ainsi de mieux comprendre la manière dont le cerveau traite et pondère les informations visuelles et somatosensorielles dans différentes situations expérimentales. Tout particulièrement, la co-modulation de la puissance de ces différentes bandes de fréquences semble être à même de fournir de précieuses informations à ce sujet, et c'est la raison pour laquelle nous avons employé ce type d'analyse dans nos travaux.

Partie B: Hypothèses de travail et considérations méthodologiques

Chapitre IV: Hypothèses de travail

IV.1 Définition de la problématique

Suite à l'ensemble des travaux que nous venons de présenter, il apparaît que le traitement des informations visuelles et somatosensorielles puisse être modulé contextuellement pour répondre aux contraintes liées à une situation d'incongruence entre ces informations. Cependant, de nombreux aspects de ces mécanismes de pondérations sensorielles en situation d'incongruences visuo-somatosensorielles restent encore très largement inexplorés et incompris. De plus, malgré son importance, les corrélats neuronaux du traitement des informations visuelles durant le contrôle de mouvements visuoguidés restent à ce jour peu explorés. L'objectif du présent travail de thèse est d'étudier les mécanismes de pondération des informations visuelles et somatosensorielles dans le contrôle du mouvement volontaire visuoguidé de la main lorsque les retours de ces deux canaux sensoriels véhiculent des informations spatiales congruentes, ou incongruentes. Pour cela, dans nos différentes expériences, nous avons demandé aux participants de suivre les contours d'un polygone irrégulier avec un stylet dans des situations où les retours visuels et proprioceptifs étaient soit congruents, soit incongruents. Afin d'étudier ces mécanismes de pondération, nous allons ici dégager un certain nombre de volets de recherche ainsi que des hypothèses et prédictions à partir des éléments que nous avons présentés en première partie de ce document.

IV.1.1 Retours visuo-somatosensoriels congruents

Nous avons pu voir au fil des chapitres précédents que les processus neurophysiologiques associés aux traitements des informations visuelles au cours du mouvement volontaire ont été relativement peu étudiés. Nous souhaitons ainsi, par différentes approches méthodologiques, tenter de comprendre mieux la manière dont le cerveau reçoit et intègre les informations visuelles au niveau des régions corticales visuelles, primaires et plus intégratives, dans le

contrôle de mouvement visuoguidé de la main. Parallèlement, le traitement des informations somatosensorielles dans le contrôle du mouvement a été relativement bien étudié au travers de différentes techniques d'investigations (IRMf, MEG, EEG,…). Il apparaît cependant que les conclusions de ces différentes études sont en partie contradictoires puisque il a été rapporté selon les techniques d'investigation que le mouvement volontaire était à l'origine d'une diminution ou d'une augmentation du traitement des afférences somatosensorielles. Comme présenté, il semble que l'aspect de l'utilité/pertinence des stimuli sensoriels ait parfois été négligé. Nous n'avons pas l'ambition d'apporter des éléments propres à pouvoir trancher cette question, mais nous espérons pouvoir contribuer modestement à sa résolution.

IV.1.2 Retours visuo-somatosensoriels incongruents

Nous avons également pu noter au travers des chapitres précédents que peu d'études se sont penchées sur les aspects des modulations du traitement cortical des informations somesthésiques et somatosensorielles en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle. Parmi ces études, très peu ont étudié ces modulations spécifiquement pendant le contrôle du mouvement. Il apparaît en effet que les études qui ont investigué les corrélats neuronaux du traitement sensoriel durant le mouvement se sont essentiellement concentrées sur les phases de planification du mouvement. De plus, il apparaît que la majorité des études qui se sont intéressées aux corrélats neuronaux de l'adaptation à la situation d'incongruence se sont en réalité penchées davantage sur les phénomènes d'intégrations au niveau de régions corticales multisensorielles que sur la pondération des informations sensorielles au niveau des cortex sensoriels primaires. C'est la raison pour laquelle parmi ces quelques études, la majorité a spécifiquement investigué le rôle du cortex pariétal postérieur (e.g., Clower et al. 1996). Enfin, la littérature reste très pauvre en ce qui concerne la dynamique des modulations des processus cérébraux mis en place au sein des cortex visuel et somatosensoriel primaires et associatifs lors de l'apparition d'une situation d'incongruence visuo-somatosensorielle durant le contrôle du mouvement.

Comme nous l'avons présenté en introduction, nous nous intéressons à deux aspects distincts mais complémentaires concernant le traitement des informations sensorielles en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle. Premièrement, quels sont les corrélats neuronaux liés au traitement des informations visuelles et somatosensorielles lors du contrôle du mouvement en situation d'incongruence ? Deuxièmement, quels sont les corrélats

neuronaux du traitement de ces informations sensorielles lors de l'adaptation à cette situation d'incongruence ?

L'ensemble de ces considérations nous a permis de définir cinq volets de recherche originaux, parmi lesquels nous pouvons dégager des hypothèses et prédictions.

IV.2 Volets de recherche, hypothèses et prédictions

IV.2.1 Retours visuo-somatosensoriels congruents

Volet N°1: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et intégratives lors du contrôle du mouvement volontaire en l'absence d'incongruence

Au vu des éléments que nous avons développés dans les chapitres précédents, nous postulons qu'en comparaison à une situation où la main est statique, le contrôle du mouvement visuoguidé entraîne une augmentation de l'utilité/pertinence de l'information visuelle, dans le but de permettre un contrôle moteur optimal et adapté aux contraintes expérimentales. Cette augmentation de l'utilité des informations visuelles se traduirait alors par une augmentation du traitement de l'information visuelle au niveau du cortex visuel primaire mais également au niveau de régions plus associatives engagées dans l'intégration de ces informations visuelles dans le contrôle du mouvement comme le cortex extra-strié, ainsi que les régions comprises au niveau des voies visuelles dorsales et ventrales. Nous savons en effet que l'augmentation de l'utilité d'un stimulus dans un contexte donné entraîne une augmentation des ressources allouées à son traitement au niveau du cortex (voir chapitre III). Cette augmentation d'activité se mesurerait par une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués visuels, et notamment des composantes autour du pic positif robuste qui culmine aux environs de 100 ms à la suite d'une stimulation visuelle par flash de lumière (voir Odom et al., 2010). Cet accroissement d'activité se mesurerait également par une diminution de la puissance des bandes de fréquences alpha (8-12 Hz) et beta (15-25 Hz), ainsi que par une augmentation de la bande de fréquence gamma (15-25 Hz).

IV.2.2 Retours visuo-somatosensoriels incongruents

Volet N°2: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et associatives pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle

Nous postulons que la réalisation de mouvements manuels volontaires et visuoguidés en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle conduise à une augmentation supplémentaire de l'utilité/pertinence des informations visuelles par rapport à une situation en l'absence d'incongruence. Cette augmentation d'utilité correspondrait à la nécessité de la mise en place des phénomènes adaptatifs tels que la correction en ligne des erreurs de mouvement, la recalibration stratégique ainsi que le réalignement spatial. Nous prédisons ainsi une augmentation de l'excitabilité corticale des régions visuelles primaires et associatives lors de la réalisation de mouvements manuels volontaires en situation d'incongruence. Cette augmentation pourrait là aussi se traduire par une diminution supplémentaire de la puissance dans les bandes de fréquences alpha (8-12 Hz) et beta (15-25 Hz), ainsi que par une augmentation de la puissance dans la bande de fréquence gamma (50-80 Hz) par rapport à une condition sans conflit. Enfin, cette augmentation d'activité pourrait également se traduire par une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués visuels (PEV), et notamment des composantes autour du pic positif robuste qui culmine aux environs de 100 ms (voir Odom et al., 2010). L'amplitude des PEV serait ainsi plus importante en incongruence par rapport à une condition sans conflit, notamment au niveau des aires impliquées dans les processus spatiaux et adaptatifs.

Volet N°3: modulation de la sensibilité aux informations somatosensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle

De la même manière, nous postulons que la tentative d'adaptation lors des phases précoces d'exposition à la situation d'incongruence (correction en ligne des erreurs de mouvement, recalibration stratégique, réalignement spatial) va conduire à une augmentation de l'utilité/pertinence des informations somatosensorielles, et ainsi un accroissement de l'excitabilité corticale du cortex somatosensoriel. Cependant, il a également été mis en évidence que le traitement des informations somatosensorielles puisse être diminué dans une telle situation, réduisant l'intensité de l'incongruence sensorielle et favorisant la performance motrice dans les premières phases d'adaptation. Nous nous attendons ainsi à mettre à jour des

différences fonctionnelles dans les différentes bandes de fréquences alpha, beta et gamma, qui reflèteraient ainsi ces différents mécanismes. Plus précisément, nous pensons que la diminution de la puissance des bandes de fréquences alpha et beta par rapport à une condition sans conflit reflèterait une augmentation du traitement des informations somatosensorielles. Parallèlement, le niveau de la puissance gamma pourrait refléter l'état d'adaptation des participants à la situation d'incongruence. Ainsi une diminution de la puissance gamma témoignerait d'un état non encore adapté du fait d'un traitement non optimal de l'information somatosensorielle, permettant potentiellement de diminuer la force de l'incongruence et de favoriser la performance.

Volet N°4: modulation de l'activité au niveau des régions associatives, et plus particulièrement au niveau du cortex pariétal postérieur pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle

Le cortex pariétal postérieur, et principalement au niveau de l'hémisphère droit, est impliqué dans la représentation multimodale de l'espace péri-personnel et dans l'intégration d'informations multisensorielles. Nous postulons ainsi que la situation d'incongruence induise une augmentation d'activité à ce niveau, reflétant une tentative d'adaptation à la situation d'incongruence. Là encore, cette augmentation d'activité se traduirait par une diminution des puissances alpha et beta, une augmentation de la puissance gamma ainsi que de l'amplitude des potentiels évoqués visuels.

Volet N°5: modulation de l'activité au niveau des régions visuelles, somatosensorielles et associatives au cours de l'adaptation effective (phases tardives d'adaptation) à la situation d'incongruence

Nous postulons que l'adaptation sensorimotrice à la situation d'incongruence conduise à une utilisation plus « efficace » des informations sensorielles dans le contrôle du mouvement, avec une réduction progressive de l'excitabilité corticale avec l'amélioration de la performance. De ce fait, nous postulons que l'adaptation à la situation d'incongruence induise une maturation des mécanismes adaptatifs (réalignement des représentations spatiales visuelles et somatosensorielles, contrôle en ligne, recalibration stratégique), et ainsi à une diminution graduelle de l'activité au niveau des cortex visuels, somatosensoriels et pariétal postérieur. Il s'agirait d'un « retour à la normale » des processus de traitement des informations sensorielles dans le contrôle du mouvement.

Chapitre V: Considérations méthodologiques

Dans le but de tester les différentes hypothèses que nous venons de présenter, nous avons mis en place différents protocoles expérimentaux qui possèdent chacun leurs propres spécificités. Ces protocoles seront présentés dans nos contributions expérimentales. Nous allons cependant au préalable présenter un certain nombre de considérations méthodologiques générales importantes dans le cadre de notre travail. Nous aborderons ainsi dans un premier temps la méthodologie que nous avons employée dans l'enregistrement et l'analyse des données comportementales, ainsi que les méthodes que nous avons utilisées pour induire une situation d'incongruence visuo-somatosensorielle. Nous détaillerons dans un second temps la technique d'enregistrement du signal électroencéphalographique ainsi que les principes des traitements et analyses réalisés sur ces enregistrements. Enfin, dans un troisième et dernier temps, nous décrirons les méthodes statistiques que nous avons employées en justifiant de leur choix.

V.1 Dispositif expérimental, enregistrement et analyse des données comportementales

V.1.1 Dispositif expérimental: miroir et dispositif informatique

Comme évoqué plus haut, il existe différentes manières d'induire une situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles. Nous en avons utilisé deux différentes pour les avantages respectifs qu'elles présentaient.

V.1.1.1 Tâche de dessin en miroir

Nous avons réalisé notre première étude en utilisant la « tâche du dessin en miroir ». A cette fin, nous avons disposé un miroir rond à 45° sur la gauche des participants, qui reflétait la région de la tablette sur laquelle ils réalisaient leurs tracés manuels (Figure V.1A). Un panneau empêchait toute vision directe de la main. L'angle de 45° a été choisi pour la difficulté qu'il entraîne dans le contrôle du mouvement. En effet, cet angle implique un éloignement maximum d'une simple inversion du champ visuel. Une simple inversion se produit lorsque l'on place le miroir face aux participants (inversion avant/arrière) ou strictement sur le côté (inversion droite/gauche). L'angle à 45° permet ainsi de combiner ces deux inversions et d'augmenter la force de l'incongruence, avec laquelle il est par conséquent plus difficile de contrôler ses

mouvements et de s'adapter. Cette situation est ainsi la plus à même de maximiser la mise en jeu des mécanismes de pondérations sensorielles que nous souhaitons étudier. De plus, cet angle d'incongruence ne correspond pas à l'angle « familier » rencontré dans l'usage quotidien des miroirs (salle de bain,…). Ce constat a toute son importance puisqu'il a été montré que les acquisitions motrices en incongruence étaient peu ou pas transférables d'une situation à une autre qui lui serait différente (Ghez et al., 2000; Thoroughman et Shadmehr, 2000).

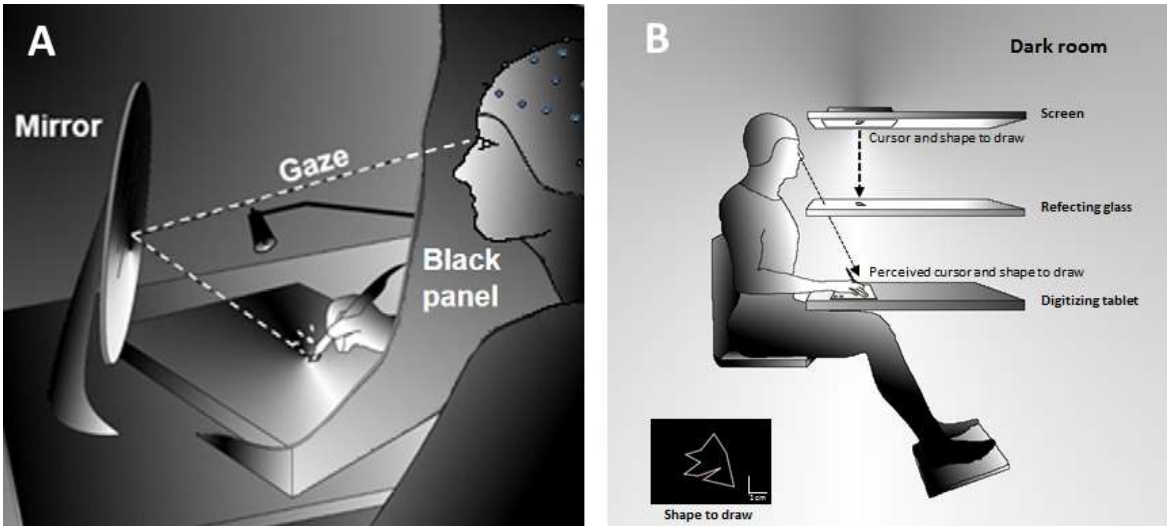


Figure V.1: Dispositifs utilisés dans nos protocoles expérimentaux *(A) Tâche de dessin en miroir (étude N°1). (B) Dispositif informatique (études N°2 et 3). (A) Adapté de Lebar et al., 2015, (B) adapté de Lebar et al., soumis.*

L'utilisation du miroir dans la constitution d'une situation d'incongruence visuo-somatosensorielle a pour principal avantage de conserver la vision de la « vraie » main des participants. Il a été montré que la vision de la main permettait de maximiser la force de l'incongruence (e.g., Clower et Boussaoud, 2000). Il est également à souligner que la vision en miroir induit une vision allocentrée de la main, puisque cette main est alors perçue selon un angle de vue extérieur à celui qui la regarde. De plus, il se produit une inversion dans la perception de la latéralité de l'effecteur puisqu'une main droite qui dessine (pouce à gauche et 5ème doigt à droite) est alors perçue comme une main gauche (pouce à droite et 5ème doigt à gauche). Enfin notons que pour être performants dans une tâche de suivi de contours d'une forme avec vision de la main dans un miroir, les participants doivent produire le même mouvement (la même commande motrice) en présence ou en l'absence du miroir : il s'agit

« simplement » de suivre les contours d'une forme invariante, seul l'angle de vision de cette forme (et de la main) est modifié.

V.1.1.2 Dispositif informatique

Dans nos deuxième et troisième études, nous avons également induit des situations d'incongruence par l'intermédiaire d'un dispositif informatique. Dans ce dispositif, les participants ne voyaient pas leur main, mais un curseur sur un écran qu'ils contrôlaient avec leur main. Les stimuli visuels (incluant le curseur) étaient présentés grâce à un système étagé (Figure V.1B). Pour cela, l'écran qui contenait la forme à suivre et le curseur était disposé horizontalement, en haut du système étagé, et projetait les stimuli visuels vers le bas. Ceux-ci se reflétaient à l'étage intermédiaire sur une vitre opaque dans laquelle le sujet regardait. A l'étage inférieur, se situait la tablette graphique sur laquelle les sujets réalisaient leurs mouvements manuels. Il est important de souligner que la vitre (étage intermédiaire) se situait à égale distance de l'écran (étage supérieur) et de la tablette graphique et de la main (étage inférieur). De cette manière, malgré l'absence de vision de la main, les stimuli visuels qui se reflétaient au niveau de la vitre étaient perçus comme étant au même niveau que cette main. Cette disposition a toute son importance puisqu'elle permettait de conserver l'alignement spatial entre la vision du curseur et la somesthésie de la main. L'enregistrement du déplacement de la pointe du stylet était utilisé pour déplacer le curseur reflété au niveau de la vitre opaque. La situation d'incongruence a été induite en introduisant un angle de 120° entre les mouvements de la main et ceux du curseur. Dans ce cas, pour être performants, c'est-à-dire pour parvenir à suivre les contours d'une forme projetée sur l'écran, les participants devaient modifier leur mouvement (leur commande motrice) pour que le curseur reste sur le contour, par rapport à une situation où aucun angle n'était introduit entre le mouvement du curseur et celui de la main. L'angle de 120° a également été choisi suite à une expérience pilote pour maximiser la difficulté qu'il induisait dans le contrôle du mouvement. Ce dispositif expérimental informatique a pour avantage de permettre de contrôler parfaitement l'angle de l'incongruence, ainsi que le moment précis de son apparition. Il est à ce titre indispensable pour étudier la dynamique des phénomènes de pondérations sensorielles liés à l'apparition de l'incongruence. Ces paramètres de présentation des stimuli étaient gérés par un programme Matlab réalisé au sein du laboratoire.

V.1.2 Enregistrement

Bien qu'avec certaines variantes, les tâches que nous avons employées dans nos protocoles expérimentaux consistaient toutes en la production de mouvements manuels situés dans un plan horizontal. Il s'agissait en effet de suivre manuellement les contours d'un polygone irrégulier. Afin d'enregistrer ces mouvements, nous avons utilisé une tablette graphique et un stylet magnétique. Ce dispositif nous permettait ainsi de recueillir les coordonnées spatiales en x et en y des déplacements effectués par les participants, à une fréquence comprise entre 100 Hz (Wacom, PL2200) et 160 Hz (Wacom, Intuos 4) en fonction de la tablette utilisée. Cette fréquence d'échantillonnage était, nous le verrons, largement suffisante du fait que les mouvements réalisés étaient effectués à vitesse lente.

V.1.2 Analyse des données comportementales

Nous avons utilisé deux indices afin d'évaluer la performance des participants: un indice d'erreur de distance, et un indice d'erreur radial. Ces deux indices sont complémentaires.

L'indice d'erreur de distance est un ratio calculé entre la distance parcourue par le stylet au cours d'un essai (du point de départ jusqu'au dernier point tracé) et la distance qu'il aurait théoriquement dû parcourir s'il avait suivi « parfaitement » le contour de la forme (entre le point de départ et le dernier point du contour qu'il est parvenu à atteindre). Cet indice, s'il permet de se faire une bonne idée de la performance des participants, n'est pas sensible aux éventuels « raccourcis » que ceux-ci pourraient prendre, notamment au moment du passage des angles de la forme dont ils devaient suivre les contours. Pour compléter nos analyses et pallier ainsi à ce problème, nous avons également calculé un indice d'erreur radial.

L'indice d'erreur radial est une évaluation de la distance moyenne de l'écart de chacun des points tracés par les participants avec le point le plus proche situé sur la forme à tracer. Autrement dit, il correspond au calcul de l'aire en valeur absolue comprise entre le tracé des participants et la forme dont ils devaient suivre les contours. De cette manière, les erreurs de tracés contenues dans les « raccourcis » étaient reflétées au niveau de cet indice. En revanche si les participants suivaient la forme de façon légèrement décalée (e.g., le stylet situé 2mm à côté du trait à suivre), alors ce ratio faisait état d'une performance relativement mauvaise, alors même que les participants étaient relativement performants en ce qui concerne la fluidité de leurs mouvements et le choix des directions à prendre. L'indice d'erreur de distance présenté

au paragraphe précédent n'est en revanche pas sensible à ces décalages et permet ainsi de compléter l'analyse de la performance.

V.2 Electroencéphalographie

L'électroencéphalographie (EEG) est une technique qui permet l'enregistrement au niveau du scalp de signaux électriques résultants de l'activité du système nerveux sous-jacent. Elle est permise par le placement d'électrodes directement au niveau du scalp des participants. Cette technique a été privilégiée au cours de nos différents travaux pour le compromis satisfaisant qu'elle offre entre une résolution temporelle excellente et une résolution spatiale suffisante pour répondre aux questions que nous nous sommes posées. Au cours des pages qui vont suivre, nous allons ainsi rappeler l'origine et la nature du signal enregistré en EEG, et esquisser une brève présentation du matériel qui nous a permis de l'acquérir. Nous détaillerons ensuite les principaux traitements du signal que nous avons appliqués aux données électrophysiologiques acquises. A ce titre, nous reviendrons notamment sur la nature des potentiels évoqués et des décompositions fréquentielles utilisées, mais également sur celles des différentes méthodes d'amélioration de la résolution spatiale employées.

V.2.1 Origine du signal enregistré : genèse des potentiels de surface

V.2.1.1 Dipôle élémentaire

La communication des messages nerveux se fait par des mouvements d'ions de part et d'autre de la membrane des neurones. Si l'on considère schématiquement un seul neurone, il est classiquement considéré que ces mouvements de molécules chargées naissent au niveau de son arbre dendritique. Ces courants, ou potentiel post-synaptiques, sont la résultante de l'ouverture de canaux ioniques au niveau de ces dendrites (puits de courant) du fait de la libération de neurotransmetteurs par un neurone pré-synaptique. Ces courants vont se propager jusqu'au soma du neurone, et pourront éventuellement donner lieu à la naissance d'un potentiel d'action qui se propagera à son tour le long de l'axone. Ainsi décrit, le neurone correspond donc à une structure polarisée permettant la conduction d'un courant (d'un pôle dendritique vers un pôle somatique ou axonal). Sur le plan électrique, ce neurone est ainsi considéré comme un dipôle élémentaire puisqu'il est responsable d'une différence de potentiel entre deux de ses pôles (dendrites/soma par exemple; voir Rodriguez-Valces, 2015, pour une

discussion). Les courants qui traversent ce dipôle élémentaire correspondent aux différences de potentiels créées du fait du mouvement des ions au travers du neurone et peuvent être symbolisés par des « lignes de courant primaire » (Figure V.2A). Du fait d'un nécessaire rééquilibre des charges au niveau extracellulaire, ces courants primaires vont à leur tour entraîner des déplacements d'ions dans l'environnement du neurone, créant ainsi des courants secondaires. Ainsi, les différences locales de charges électriques mises en mouvement au niveau du dipôle élémentaire sont à l'origine de la constitution d'un champ électrique autour de ce neurone. Il est également possible de représenter ce champ électrique par ses lignes iso-potentielles, perpendiculaires aux lignes de courant primaire. La valeur de la différence de potentiel est la même en chaque point d'une de ces lignes iso-potentielles. Ces lignes de courant vont alors traverser les différents tissus cérébraux qui pourront être recueillis au niveau d'électrodes placées sur le scalp (Figure V.2B).

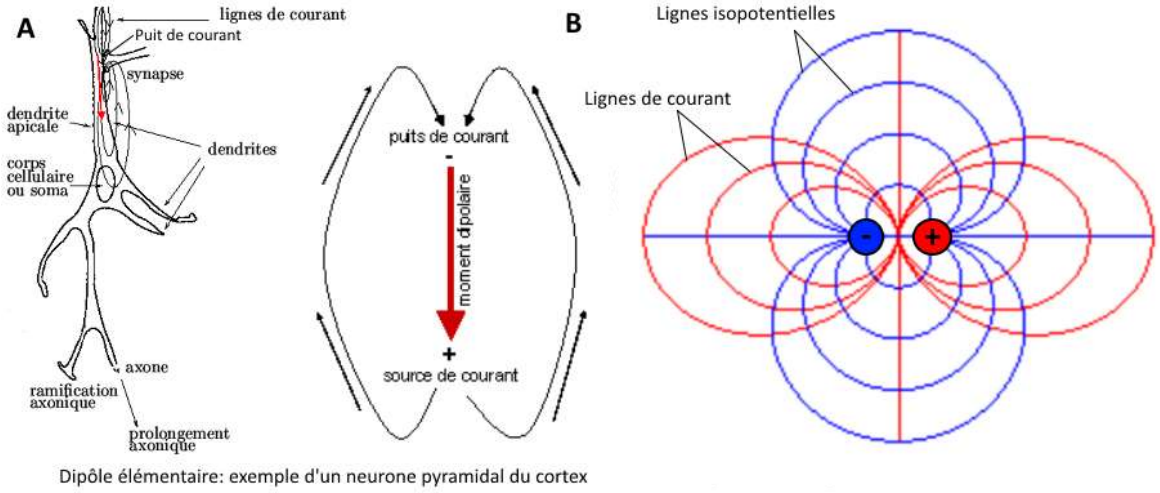


Figure V.2: Dipôle élémentaire et lignes de courant. Un neurone peut être comparé électriquement à un dipôle élémentaire. *(A) Représentation des courants primaires entre le puit de courant au niveau des dendrites et le soma du neurone. (B) Représentation des courants secondaires (rouge) ainsi que des lignes iso-potentielles de ces courants (bleues). Adapté de http://anne.crouzeix.free.fr/these.*

V.2.1.2 Nécessité d'une sommation des courants

Les courants générés par un dipôle élémentaire sont en réalité trop faibles pour générer un potentiel de surface et être recueillis au niveau du scalp. En effet, malgré les méthodes d'amplification du signal, ces courants rencontrent trop de résistance (e.g., tissus méningés et

osseux, autres dipôles élémentaires qui émettent des courants électriques « contradictoires »). A quoi correspond alors le signal enregistré en EEG ? Pour être recueillis au niveau du scalp, les différents courants émis par les différents dipôles élémentaires ont besoin d'être sommés, c'est-à-dire que l'activité simultanée de ces différents dipôles doit massivement être concordante temporellement et spatialement, afin que la résultante (moment électrique) soit suffisamment importante pour générer un potentiel de surface décelable par le système d'enregistrement. Différents éléments rentrent alors en compte. Il a été montré que les potentiels d'actions de différents neurones adjacents (dipôles élémentaires) étaient trop brefs (entre 1 à 3 ms) pour être sommés efficacement. En revanche, les potentiels post-synaptiques dendritiques sont des phénomènes beaucoup plus lents (entre 20 et 30 ms) dont la sommation est ainsi beaucoup plus probable (voir Luck, 2014 pour une discussion). De plus, pour se sommer, il est nécessaire qu'un groupe de dipôles élémentaires soit organisé en champ ouvert, c'est-à-dire que l'orientation de ces différents dipôles électriques soit massivement parallèle. En effet, on sait que le moment électrique global résultant de la sommation de dipôles électriques élémentaires organisés en champs fermés (regroupés de manière spatialement non alignée) tend à être nul. Les neurones pyramidaux représentent la principale « structure » qui démontre une telle organisation parallèle. Il est d'importance de souligner que ces neurones représentent la principale sortie d'information du cortex vers les structures sous corticales ou d'autres régions du cortex. Enfin, il faut noter que schématiquement, si les neurones pyramidaux sont parallèles entre eux, ils sont en revanche perpendiculaires à la surface du cortex. Ainsi, si on se situe au niveau du scalp où s'effectue l'enregistrement EEG, certains groupes de neurones pyramidaux seront effectivement perpendiculaires à la surface du scalp (dipôles radiaux), et d'autres, situés dans les invaginations des sillons, seront parallèles à la surface du scalp (dipôles tangentiels). Il est à souligner qu'en raison de la conformation de ces invaginations corticales, l'ensemble des orientations intermédiaires entre les dipôles radiaux et tangentiels sont possibles (Voir Mauguière et Fischer, 2007). De plus, du fait de la présence des invaginations corticales, ces différents dipôles se situent à des distances différentes de la surface du scalp, et n'ont ainsi pas le même impact au niveau des enregistrements du fait des phénomènes de diffusion des courants. Il faut ajouter que du fait de l'atténuation très forte des lignes de courant par les milieux traversés, ainsi que du fait de l'orientation de ces lignes de courant (voir supra), l'EEG n'est principalement sensible qu'à l'activité des dipôles radiaux présents au niveau des gyrus.

Enfin, nous voulons souligner le fait que, comme indiqué par son nom, une différence de potentiels représente une différence entre une certaine valeur et une autre valeur qui sert de référence. Ainsi, les systèmes d'enregistrements EEG sont tributaires d'une (ou plusieurs) électrodes de références qui servent de ligne de base pour exprimer le signal. De ce fait, les positivités et négativités observées lors des enregistrements résultent d'une comparaison avec cette référence (en plus bien entendu de refléter différentes orientations des groupes de dipôles électriques; voir Olejniczak, 2006 pour une discussion).

Ainsi, le signal recueilli en EEG correspond pour l'essentiel à l'enregistrement de courants extracellulaires engendrés par la génération simultanée d'un grand nombre de potentiels post-synaptiques au niveau des dendrites des neurones pyramidaux au niveau des gyrus. L'amplitude du signal est donc dépendante du degré de synchronisation de l'activité des neurones pyramidaux.

V.2.1.3 Matériel d'enregistrement

Nous avons effectué les enregistrements EEG par l'intermédiaire d'un système de 64 électrodes (Ag-AgCl, Biosemi) préamplifiées incorporées dans un bonnet élastique dont la disposition des électrodes respecte les règles du système standard international 10-20 (Figure V.3). L'enregistrement des données électrophysiologiques a été réalisé en continu avec une fréquence d'échantillonnage de 2048 Hz.

Nous avons également utilisé des électrodes dites externes, car non positionnées sur le bonnet EEG, afin de procéder à l'enregistrement de l'activité liée aux mouvements oculaires. Cette activité est essentiellement liée au fait que le globe oculaire est lui aussi polarisé électriquement. Son déplacement dans les orbites, par exemple lors de saccades ou de clignements des yeux, est à l'origine de modifications caractéristiques du potentiel de surface recueilli au niveau de ces électrodes externes (et du scalp, voir infra). Nous avons utilisé 4 électrodes externes pour enregistrer les mouvements oculaires (électro-oculographie ou EOG) : une au-dessus et une au-dessous de l'œil (enregistrements des mouvements verticaux des yeux), ainsi qu'au niveau des *canthi* externes (une à droite et une à gauche pour l'enregistrement des mouvements latéraux des yeux).

Enfin, deux autres électrodes externes ont été placées bilatéralement au niveau des mastoïdes, et serviront pour modifier la référence du signal lors des analyses (voir infra).

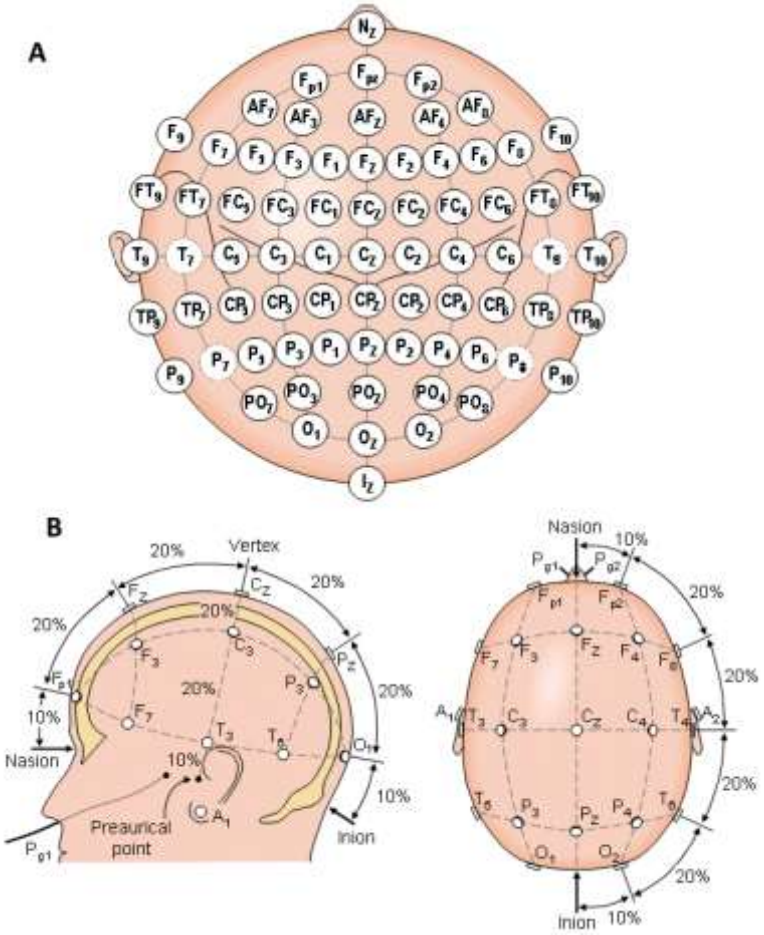


Figure V.3 : Représentation du positionnement de 64 électrodes selon le système standard international 10-20. *(A) Représentation de la disposition des 64 électrodes sur le bonnet (Sharbrough et al., 1991). Sur cette représentation vue de dessus, le bonnet est artificiellement mis à plat. (B) Comme représenté ici, le nom du système provient du fait que le scalp ait été divisé en six parties aux proportions inégales entre le nasion (haut de l'arrête nasale) et l'inion (extrémité basse de l'occiput) : 10% pour chacune des parties aux deux extrémités, 20% pour chacune des parties intermédiaires. Adapté de http://www.bem.fi/book/13/13.htm.*

V.2.2 Prétraitement du signal

Comme nous l'avons souligné plus haut, le signal EEG est dépendant d'une référence lors de son enregistrement. Cette référence est couramment modifiée au moment de l'analyse pour préférer une référence permettant de maximiser le rapport signal sur bruit. C'est la raison pour laquelle dans chacune de nos études, nous avons choisi de re-référencer le signal EEG sur la moyenne de l'activité enregistrée au niveau des mastoïdes. Ces électrodes sont en effet placées très proches du scalp et sont donc à même d'enregistrer un « bruit électrique ambiant » identique à celui capté par les 64 électrodes, mais sont placées en regard d'une proéminence osseuse (mastoïde) qui permet de limiter l'enregistrement de l'activité cérébrale à cet endroit. Autrement dit, les enregistrements effectués au niveau des mastoïdes contiennent en proportion beaucoup de bruit, et peu de signal d'intérêt, ce qui en fait de bonnes références.

L'activité électrique liée aux mouvements oculaires constitue une source de bruit dans le signal qu'il est utile de supprimer. En effet, si la présence d'électrodes externes permet un enregistrement optimal de cette activité et de contrôler les mouvements oculaires artéfactuels, l'activité liée aux mouvements des yeux, du fait de son amplitude importante, contamine quasiment l'ensemble de l'activité enregistrée par les électrodes disposées sur le scalp. Nous avons soustrait cette activité en utilisant la méthode de décomposition du signal en composantes indépendantes ('Indépendant Composant Analysis' – ICA; Makeig et al., 1996; Jung et al., 2001; Hoffmann et Falkenstein, 2008) telle qu'implémentée dans EEGLAB et dans Brain Vision Analyser. D'une manière générale, cette méthode permet de décomposer le signal en différents profils d'activité (composantes) statistiquement indépendants. Parmi eux, un ou plusieurs de ces profils d'activité pourront présenter la signature électrophysiologique des mouvements oculaires (composante oculaire). Il s'agit alors de supprimer cette composante et de reconstituer le signal ainsi soustrait de cette activité.

A cette étape du traitement du signal, il est utile d'appliquer un filtre passe-haut à seuil très bas (0.1 Hz), afin de corriger les dérives lentes présentes dans le signal continu. Lors des analyses en potentiels évoqués, nous avons appliqué un filtre passe bande supplémentaire (0.1-80 Hz, Butterworth, pente de 24 dB/octave, « Notch » à 50 Hz). Concernant les analyses fréquentielles, du fait même de la nature de ces analyses, nous n'avons pas appliqué de filtres supplémentaires, mais utilisé la méthode 'Cleanline' telle qu'implémentée dans EEGLAB, afin de retirer du signal les fréquences artéfactuelles liées à la présence de champs électriques du courant du secteur (50 Hz).

V.2.3 Traitement du signal

V.2.3.1 Technique de moyennage et d'analyse des potentiels évoqués

Pourquoi le moyennage ? La technique d'analyse des potentiels évoqués consiste à effectuer un moyennage des activités cérébrales issues de différents essais d'une même condition expérimentale, en alignant ces essais sur un évènement commun. En ce qui nous concerne, comme nous le verrons plus loin, cet évènement commun était une stimulation visuelle. Ce moyennage d'activité est nécessaire du fait de la faible amplitude de l'activité liée à une seule stimulation au cours d'un essai unique. Ce moyennage permet ainsi de multiplier les évènements électriques synchrones aux différents essais (ceux liés au traitement des stimuli visuels par exemple) et de réduire ce qui varie d'un essai à l'autre (bruit ambiant présent dans

le signal, asynchrone d'un essai à l'autre). Autrement dit, le moyennage est une méthode d'amélioration du rapport signal/bruit (Guérit, 1991). Cette technique permet ainsi de faire émerger du bruit les différents évènements électriques post-stimulus, qui vont alors pouvoir être mesurés et comparés entre les différentes conditions expérimentales. Dans notre étude en potentiel évoqué (étude N°1), nous avons choisi de comparer l'amplitude des potentiels évoqués visuels, mesurable entre les différents pics d'intérêt dans les différentes conditions.

Dans cette première étude, les stimuli visuels étaient des flashs de lumière blanche. Les flashs lumineux sont connus pour évoquer une activité standard dont le pic le plus robuste est l'onde positive dont l'occurrence se situe aux alentours de 100 ms (Odom et al., 2010; Figure V.4). A noter que selon les pics et composantes d'intérêt, la terminologie peut changer d'une étude à l'autre. Le détail des analyses que nous avons effectuées est rapporté dans le chapitre « Contributions expérimentales ».

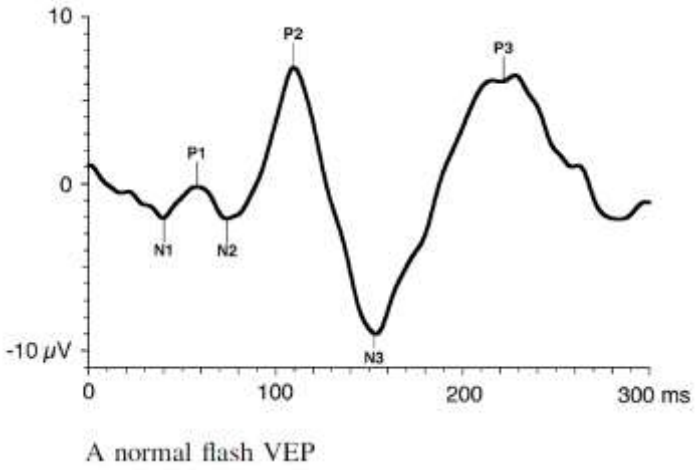


Figure V.4 : Représentation d'un potentiel évoqué visuel standard *(VEP dans son acronyme anglais). Ici, ce potentiel est obtenu par un flash de lumière. Les « N » représentent les pics d'ondes négatives, les « P » les pics d'ondes positives. A noter que ici, les positivités sont en haut de l'axe des Y. Cette convention peut changer d'une étude à l'autre (historiquement, les négativités étaient placées en haut de cet axe). Adapté de Odom et al., 2010.*

V.2.3.2 Décomposition fréquentielle et analyse de l'activité induite

V.2.3.2.1 Décomposition fréquentielle

La décomposition fréquentielle se fonde sur le constat que l'activité enregistrée par une électrode en un point du scalp est la résultante de différentes activités fréquentielles élémentaires. Chaque activité fréquentielle élémentaire représenterait ainsi, pour une

fréquence donnée, l'amplitude de la fréquence de décharge des neurones sous-jacents. Il est possible de connaître la puissance de chacune de ces activités fréquentielles élémentaires à partir de signal continu unique enregistré par une électrode, en appliquant une transformée de Fourier. Le signal d'origine est ainsi décomposé en autant d'activités élémentaires que désirées (généralement par pas de 1 Hz). Il est alors possible de moyenner ces puissances élémentaires afin d'observer la puissance de l'activité pour une bande de fréquence donnée (e.g., entre 8 et 12 Hz : activité alpha).

V.2.3.2.2 Décomposition Temps-fréquence

La décomposition fréquentielle que nous venons de présenter au paragraphe suivant s'applique sur une fenêtre de temps moyenne donnée, mais ne décrit pas l'évolution temporelle de la puissance des différentes fréquences décomposées. Afin d'avoir accès à cette information, il est possible d'extraire la puissance d'une fréquence en chaque point du temps du signal continu, ce qui permet d'obtenir son évolution temporelle (ainsi que celle des processus cérébraux qu'elle peut représenter). Pour ce faire, nous avons utilisé des ondelettes (wavelet) de Morlet (Figure V.5). De manière générale, une ondelette représente une oscillation à une fréquence donnée (choisie) qui va être appliquée successivement à chaque point du temps du signal continu (fenêtre glissante). Cette application va permettre d'estimer, à chaque point du temps, un paramètre ('dot product') qui représentera le niveau de « présence » de cette fréquence en ce point du temps. Autrement dit, la valeur obtenue par le 'dot product ' reflètera la part de la fréquence choisie (celle de l'ondelette) dans la constitution du signal d'origine à ce point donné du temps. En réalité, cette estimation correspondra à l'activité présente dans le signal légèrement avant et légèrement après ce point du temps puisque la fenêtre qui comprend l'ondelette est centrée sur ce point. Ainsi, une fenêtre de quelques centaines de millisecondes sera nécessaire pour estimer la puissance d'une activité à haute fréquence (80 Hz par exemple), alors que cette fenêtre devra être de plusieurs secondes pour estimer la puissance d'une fréquence très lente (0.3 Hz par exemple).

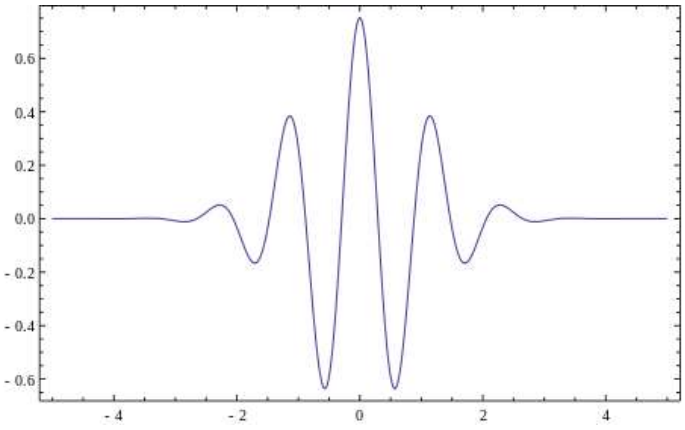


Figure V.5 : Représentation d'une ondelette de Morlet. *Adapté d'une figure réalisée par JonMcLoone : http://members.wolfram.com/jonm/*

La méthode consiste ainsi à répéter l'application de cette fenêtre glissante avec des ondelettes différentes, qui vont chacune estimer la puissance contenue par le signal continu en chaque point du temps pour une fréquence différente (voir Cohen, 2014 pour une présentation étendue).

V.2.3.2.3 Transformation ERD/ERS

A ce stade, le signal continu est ainsi décomposé en différentes fréquences sur l'ensemble des points du temps. Il est alors utile d'exprimer chacune de ces puissances dans le temps en proportion d'évolution par rapport à une activité de référence, généralement par division (ligne de base, ou 'baseline'). Il de ce fait impératif de choisir une activité de référence la plus « neutre » possible, c'est-à-dire durant laquelle les participants ne réalisent aucun traitement d'intérêt. Les choix de nos fenêtres de référence sont justifiés dans leur contexte expérimental dans les études 2 et 3). Le signal est ainsi exprimé en unité de changement de la puissance par rapport à la ligne de base (en dB). En rapport avec ce que nous avons présenté, une diminution de la puissance dans une fréquence donnée correspond ainsi à une diminution de la synchronisation des décharges neuronales à cette fréquence donnée. Ainsi, une ERD (event related desynchronisation correspond à une diminution de puissance par rapport à la ligne de base (Pfurtscheller et Aranibar, 1977). A l'inverse, une augmentation de la puissance dans une fréquence donnée correspond à une augmentation de la synchronisation des décharges neuronales à cette fréquence donnée et est classiquement désignée par le terme ERS (Event Related Synchronisation). Ce signal ainsi traité peut être représenté pour l'ensemble des fréquences sur un seul graphique conservant les dimensions temporelles, fréquentielles et de variation de puissance (Figure V.6). Nous pouvons alors moyenner la puissance de différentes

fréquences contenues dans une bande de fréquences donnée. Nous avons ainsi étudié l'évolution temporelle des bandes de fréquences alpha (8-12 Hz), beta (15-25 hz) et gamma (50-80 Hz).

Il est à noter que sur le plan méthodologique, la décomposition fréquentielle est d'abord effectuée sur le signal continu (ou essai par essai) avant d'être moyennée. Il s'agit alors de l'estimation de l'activité induite. A l'inverse, si le signal continu est segmenté et moyenné, puis que le résultat de ce moyennage est décomposé en différentes fréquences, on parle d'activité évoquée (ERP : 'Event Related Potentials' dans son acronyme anglais; voir Tallon-Baudry et Bertrand, 1999 pour une discussion).

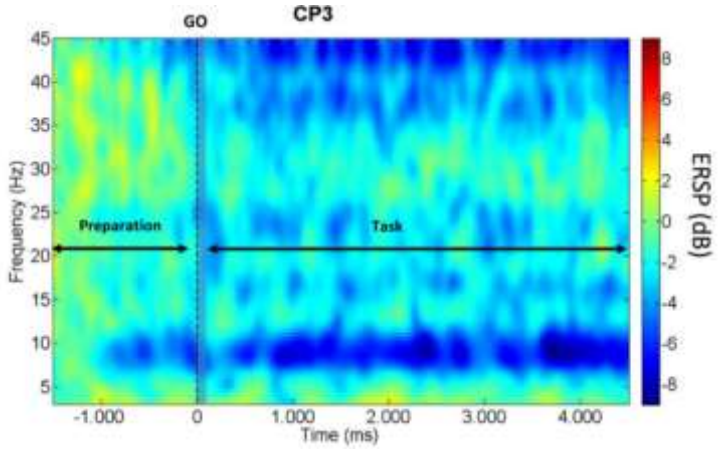


Figure V.6 : Représentation temps-fréquence de l'activité pariétale postérieure lors de la préparation et de l'exécution d'un mouvement volontaire de la main. *Le code couleur représente pour chaque fréquence le niveau de variation négative (vers le bleu) ou positive (vers le rouge) de la puissance par rapport à la ligne de base. Adapté de Ramos-Murguialday et Birbaumer, 2015.*

V.2.4 Techniques d'amélioration de la résolution spatiale

Comme nous l'avons évoqué plus haut, la résolution spatiale de l'EEG n'est pas équivalente à son excellente résolution temporelle. Il est cependant possible d'améliorer cette résolution spatiale par différentes techniques, afin d'améliorer les conclusions que nous permettent de tirer les enregistrements EEG. En réalité, il existe deux principales approches. La première consiste à préciser la localisation topographique de l'activité au niveau du scalp, c'est-à-dire à réduire les effets liés à la diffusion des courants électriques au niveau de ce scalp. La deuxième consiste à tenter d'évaluer l'origine corticale (sous le scalp donc) des générateurs de l'activité enregistrée. Nous avons utilisé ces deux méthodes au cours de nos travaux, et allons en présenter ici les principes de fonctionnement généraux.

V.2.4.1 Localisation topographique au niveau du scalp : Laplacien de surface

Comme un certain nombre de filtres spatiaux, le Laplacien de surface consiste en l'attribution de poids à l'activité de chacune des électrodes disposées sur le scalp. Ceci permet de limiter l'effet de la forte diffusion des courants électriques au niveau de ce scalp (conduction liée aux volumes), et d'augmenter la pertinence topographique des informations représentées dans les signaux (Nunez et Srinivasan, 2006). La caractéristique principale de ce filtre spatial est qu'il permet d'accentuer la représentation des activités électriques qui possèdent une haute fréquence spatiale (activité très localisée), en diminuant celles des activités électriques qui possèdent une fréquence spatiale basse (activité répartie sur de larges régions du scalp). De ce fait, le Laplacien de surface va essentiellement être sensible aux dipôles radiaux présents au niveau des gyrus (voir supra) en raison de leur proximité avec le scalp. Il est classiquement admis que l'application d'un Laplacien de surface permet d'estimer l'activité corticale comme si elle était enregistrée au niveau de la dure-mère (juste sous l'os du crâne), en passant d'une résolution spatiale de l'ordre de ~10 cm avant application du filtre, à une résolution spatiale avoisinant les ~2 cm suite aux corrections qu'il permet d'apporter (Nunez, 2000). D'une manière générale, le Laplacien de surface consiste à soustraire à l'activité de chaque électrode l'activité moyenne des électrodes adjacentes (Hjorth, 1975; Shepard, 1968). De façon plus fine, il est ensuite possible de pondérer ces moyennes d'activité en fonction de la distance entre les électrodes ainsi que des modèles de représentation de la position de ces électrodes sur le scalp. C'est la raison pour laquelle il existe différents algorithmes d'application. Il est possible de modifier les paramètres de ces algorithmes, et notamment de définir l'ordre du polynôme de Legendre (coordonnées sphériques de la position des électrodes) ainsi que le paramètre λ qui permet de définir un niveau de lissage (filtre) des données traitées. Dans nos études 2 et 3, nous avons utilisé l'algorithme développé par Perrin et al. (1989b). Enfin il est d'importance de noter que du fait que le Laplacien de surface correspond à une dérivée seconde de l'activité originale, le signal obtenu suite à son application ne dépend plus d'aucune référence (voir supra), et s'exprime en mV/m^2.

V.2.4.2 Localisation de sources

De manière différente à la localisation topographique de l'activité au niveau du scalp, les techniques de localisations de sources consistent à tenter d'estimer la localisation des générateurs d'activité (dipôles) au niveau des tissus cérébraux. L'estimation de cette localisation

se fait classiquement en deux étapes : résolution du problème direct, et résolution du problème inverse, que nous allons détailler brièvement. Une des principales difficultés théoriques lors de l'estimation de la position des générateurs réside dans le fait que le problème inverse est un problème « mal posé », c'est-à-dire qu'il comporte plusieurs solutions équiprobables. Il existe cependant des méthodes pour pondérer l'une ou l'autre des solutions possibles par des a priori, afin de permettre de réaliser un tri dans ces solutions. C'est la raison pour laquelle il existe plusieurs méthodes dans la résolution du problème inverse. Nous allons ainsi présenter les grandes lignes de la méthode que nous avons employée, telle qu'implémentée dans le logiciel Brainstorm (Tadel et al., 2011).

V.2.4.2.1 Résolution du problème direct

La résolution du problème direct consiste à modéliser les liens entre le nombre et la localisation des capteurs d'enregistrements (les 64 électrodes sur le scalp) et le nombre et la localisation des sources possibles (dipôles au niveau du cerveau) en considérant les milieux traversés par les courants électriques. Ce modèle doit ainsi tenir compte de la position relative des capteurs entre eux, de la forme de la tête sur laquelle ces capteurs sont posés, les différents milieux traversés par les courants, de l'anatomie du cortex et enfin du nombre de sources potentielles à la surface du cortex (vertices) ainsi que leur disposition dans l'espace (gyrus, sillons, courbures,…). Il est à noter que l'ensemble de ces différents milieux traversés (peau, os, méninge, liquide céphalo-rachidien) sont relativement difficiles à modéliser du fait que leur conductivité est relativement mal connue et qu'ils possèdent une géométrie complexe. Ce sont ces différents milieux qui sont à l'origine de la diffusion « irrégulière » des courants à travers les volumes cérébraux, dont ceux compris entre le cortex et le scalp. Différentes solutions existent pour modéliser chacune des composantes que nous venons de décrire et les intégrer dans le modèle global. En ce qui nous concerne, nous avons utilisé la disposition des électrodes EEG Biosémi pour 64 électrodes, un modèle 'template' (Collin 21) pour ce qui est des topographies de la tête et du cerveau, ainsi que la méthode Open MEEG BEM ('Boundary Element Method', développée par l'INRIA; Darvas et al., 2004; Kybic et al., 2005; Gramfort et al., 2010) pour ce qui est de la modélisation des liens entre l'ensemble des éléments que nous venons de décrire. Dans nos différentes études, nous avons varié le nombre de dipôles potentiels (entre 8000 et 15 000) en fonction de nos besoins et des capacités de calcul à notre disposition.

V.2.4.2.2 Résolution du problème inverse

La résolution du problème inverse, à partir de l'activité cérébrale enregistrée au niveau des 64 capteurs ainsi que du modèle obtenu lors de la résolution du problème direct, consiste à estimer quels sont les dipôles au niveau du cortex qui sont à l'origine de l'activité enregistrée. Au vue de l'énorme différence qu'il existe entre le nombre de capteurs (64) et le nombre de dipôles potentiels (entre 8000 et 15 000), il est relativement aisé de comprendre que le problème à résoudre soit « mal posé », puisqu'il existe une infinité de solutions possibles. Autrement dit, l'activité enregistrée au niveau des capteurs peut potentiellement correspondre à une infinité de configuration possible de l'activité des dipôles modélisés. Comme nous l'avons mentionné, il existe des manières de pondérer des solutions en fonction d'a priori afin de limiter (voire de réduire à 1) le nombre de solutions possibles. En ce qui nous concerne, nous avons choisi d'utiliser l'algorithme du 'Minimum Norm'. La caractéristique principale de cet algorithme est qu'il estime l'amplitude de toute les sources modélisées simultanément et conserve la distribution qui présente la plus petite énergie globale afin d'expliquer les données enregistrées au niveau des capteurs (Dale et al., 2000).

Les données converties dans l'espace des sources permettent alors de préciser l'emplacement d'un effet enregistré au niveau de l'espace des électrodes. Il est également possible de constituer des régions d'intérêt et de travailler dans l'espace des sources en y comparant l'activité dans différentes conditions expérimentales. Nous avons employé ces deux approches au cours de nos travaux. Enfin, il est à noter qu'il est également possible, comme nous l'avons fait, de réaliser des décompositions fréquentielles dans l'espace des sources, de la même manière que nous l'avons présenté précédemment pour l'espace des électrodes.

Partie C : Contributions expérimentales

Chapitre VI Etude N°1: Corrélats neuronaux des facilitations du traitement de l'information visuelle en fonction de sa pertinence pour guider le mouvement volontaire visuoguidé

VI.1 Résumé de l'article N°1

La vision est une source d'information importante pour le contrôle de nos mouvements, et particulièrement les mouvements visuoguidés de la main qui requièrent une grande précision. Cependant, les corrélats neuronaux des processus de traitements des informations visuelles qui permettent ce contrôle du mouvement sont mal connus. Dans cette étude, nous testons l'hypothèse que l'excitabilité des régions corticales visuelles est augmentée lors de la réalisation de mouvements spatiaux visuoguidés de la main, comparée à une situation où les mêmes informations visuelles sont inutiles/non-pertinentes pour la réalisation de la tâche. Plus précisément, nous avons comparé l'amplitude des potentiels évoqués visuels induits par des flashs lumineux au niveau du champ visuel droit lorsque les participants suivaient les contours d'un polygone irrégulier avec un stylet sur une tablette graphique, avec une condition dans laquelle les participants gardaient le stylet immobile. Cette tâche a été choisie parce qu'elle engage des processus visuels variés (perception de la forme à suivre, représentation spatiale de la main et de la direction à suivre,…). Les deux conditions expérimentales (main en mouvement visuoguidé, main immobile) ont été réalisées en situation de vision normale, et en situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles. Dans cette dernière situation, les participants contrôlaient les mouvements de leurs mains par l'intermédiaire d'un retour visuel reflété dans un miroir, ce qui augmentait la difficulté de la tâche. Nous prédisons que la sensibilité des régions corticales aux entrées visuelles sera augmentée pendant le mouvement visuoguidé, et que cette sensibilité augmentera d'avantage en situation d'incongruence. De plus, dans le but d'évaluer les éventuels liens entre la performance et les modulations d'activités corticales, nous avons classé les participants en deux groupes distincts en fonction de leur performance (meilleurs/moins bons) dans la tâche de dessin en miroir. Les analyses réalisées au niveau de l'espace des sources ont révélé que pour les deux groupes,

l'excitabilité corticale des aires occipitales et V5 (MT/MST) gauches était augmentée lorsque les participants traçaient les contours de la forme comparé à lorsqu'ils étaient immobiles. Cependant, pour les deux groupes, la situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles n'a pas affecté l'amplitude des potentiels évoqués, mais a augmenté la latence d'apparition des pics de ces potentiels au niveau des régions occipitales, temporales et pariétales. En revanche, les deux groupes de participants ont montré des patrons d'activité corticale très différents. En effet, le groupe de participants les plus performants présentait une augmentation de l'excitabilité corticale liée au mouvement volontaire visuoguidé que ne présentait pas le groupe des participants les moins performants au niveau du cortex pariétal postérieur inférieur, du cortex temporal-occipital et du cortex temporal inférieur. Ainsi ces augmentations spécifiques du traitement des informations visuelles observées pour les participants les plus performants permettraient un avantage comportemental lorsque le contrôle du mouvement s'effectuerait en situation d'incongruence visuo-proprioceptive. Pris ensembles, nos résultats supportent l'idée que l'augmentation de la sensibilité aux informations sensorielles est le reflet de leur utilité/pertinence pour le contrôle du mouvement visuoguidé.

VI.2 Article N°1

Neural correlates for task-relevant facilitation of visual inputs during visually-guided hand movements

Nicolas Lebar, Pierre-Michel Bernier, Alain Guillaume, Laurence Mouchnino, Jean Blouin

NeuroImage 121 (2015) 39–50

Contents lists available at ScienceDirect

NeuroImage

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ynimg

Neural correlates for task-relevant facilitation of visual inputs during visually-guided hand movements

Nicolas Lebar [a], Pierre-Michel Bernier [b], Alain Guillaume [a], Laurence Mouchnino [a], Jean Blouin [a,*]

[a] Laboratory of Cognitive Neuroscience, FR 3C 3512, CNRS and Aix-Marseille University, Marseille, France
[b] Department of Kinanthropology, University of Sherbrooke, Sherbrooke, Quebec, Canada

ARTICLE INFO

Article history:
Received 4 February 2015
Accepted 12 July 2015
Available online 17 July 2015

ABSTRACT

Vision is a powerful source of information for controlling movements, especially fine actions produced by the hand that require a great deal of accuracy. However, the neural processes that enable vision to enhance movement accuracy are not well understood. In the present study, we tested the hypothesis that the cortical sensitivity to visual inputs increases during a spatially-constrained hand movement compared to a situation where visual information is irrelevant to the task. Specifically, we compared the cortical visual-evoked potentials (VEPs) in response to flashes (right visual hemifield) recorded while participants followed the outline of an irregular polygon with a pen (i.e., tracing), with VEPs recorded when participants simply kept the pen still. This tracing task was chosen specifically because it requires many different visual processes (e.g., detection of line orientation, motion perception, visuomotor transformation) to be completed successfully. The tracing and resting tasks were performed with normal vision and also with mirror-reversed vision, thereby increasing task difficulty when tracing. We predicted that the sensitivity to visual inputs would be enhanced (i.e. greater VEPs) during tracing and that this increase in response sensitivity would be greater when tracing was performed with mirror-reversed vision. In addition, in order to investigate the existence of a link between the sensitivity to visual inputs and the accuracy with which participants traced the shape, we assigned participants to high performer (HP) or low performer (LP) groups according to their tracing performance in the condition with mirror-reversed visual feedback. Source analyses revealed that, for both groups, the sensitivity to visual inputs of the left occipital and MT/MST regions increased when participants traced the shape as compared to when they were resting. Also, for both groups of participants, the mirror-reversed vision did not affect the amplitude of the cortical response to visual inputs but increased the latencies of the responses in the occipital, temporal, and parietal regions. However, the HP group showed cortical responses that largely differed from those displayed by the LP group. Specifically, the HP group demonstrated movement-related increases of visual sensitivity in regions of the visual cortex that were not observed in the LP group. These increased responses to visual inputs were evidenced in the posterior inferior parietal, temporal–occipital, and inferior-temporal regions. Overall, our results are in line with the assertion that increasing the sensitivity to visual inputs serves to promote relevant visual information for the different processes involved during visually-guided hand movements. Our results also suggest that maintaining accurate hand tracing movements in the presence of discrepant visual and somatosensory feedback requires additional perceptual and spatial information processing that is tightly linked to visual inputs.

© 2015 Elsevier Inc. All rights reserved.

Introduction

There is accumulating evidence that the brain dynamically increases the weight of somatosensory inputs during the preparation and execution of movements whose control largely depends on proprioceptive or cutaneous feedback (Blouin et al., 2014; Cybulska-Klosowicz et al., 2011; Knecht et al., 1993; Staines et al., 2002; Saradjian et al., 2013). Surprisingly, despite the fact that vision has long been recognized as a dominant source of information for controlling one's movements (e.g., Woodworth, 1899), electrophysiological evidence of the increased weight of visual inputs during visually-guided motor actions has not been reported. Nevertheless, several lines of evidence from behavioral research suggest that motor planning processes do increase the weight of visual inputs. For instance, hand visual feedback has been found to have a greater impact on movement accuracy when subjects prepare their movements with prior knowledge that vision will be available during their reaches (Zelaznik et al., 1983; Elliott and Allard, 1985). Motor preparation is also known to facilitate the processing of visual information related to the target of the movement. For instance, Wykowska et al. (2009) reported that the detection of the size of the target was

* Corresponding author at: Laboratory of Cognitive Neuroscience, CNRS and Aix-Marseille University, 3 Place Victor Hugo, Marseille 13001, France. Fax: +33 413 550 956.
E-mail address: jean.blouin@univ-amu.fr (J. Blouin).

http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.033
1053-8119/© 2015 Elsevier Inc. All rights reserved.

facilitated during the planning of grasping but not during the planning of pointing. Besides showing the capacity of the brain to modulate the weight of visual inputs, these findings provide an illustration of the importance of the context in visual information processing. Increasing the sensitivity of the visual cortical network could be the neural mechanism underpinning the greater impact of vision in circumstances where vision is critical for controlling movements.

Neural correlates of context-dependent weighting of visual inputs have been largely uncovered using perceptual and attentional visual tasks. For instance, expected visual stimuli (e.g., location, features) elicit greater neural activity in several visual cortical areas than unexpected stimuli (e.g. V1, V2, V4, V6, MT; O'Craven et al., 1999; Hughes and Waszak, 2011; Di Russo et al., 2012; Heinze et al., 1994; Luck et al., 1997; Chen et al., 2008; Corbetta et al., 1990; Treue et al., 1996). Moreover, attention has been shown to provide a temporal processing advantage, with attended stimuli being more rapidly processed than unattended ones (Di-Russo and Spinelli, 1999). Neural sensitivity is also enhanced when seeing salient objects (e.g., in V2, V5, temporoparietal junction; McKeefry et al., 1997; Corbetta et al., 2000) or objects, such as tools, that evoke motor actions (e.g., in middle-temporal cortex (MT); Creem-Regehr et al., 2005). Furthermore, it has been shown that task difficulty can amplify the activity of neuronal populations within V1 and extrastriate cortex (Chen et al., 2008), notably when subjects need to solve cognitive and sensory conflicts (Egner et al., 2005; Kerns et al., 2004). These results show that the brain can dynamically focus on relevant aspects of the ongoing task, leading to selective modulation of visual inputs.

The studies discussed above provide neurophysiological evidence for the possibility that visual inputs could be facilitated during visually-guided hand movements. To test this hypothesis, we measured the cortical visual-evoked potentials (VEPs) elicited by visual flashes that occurred during the execution of a natural motor task in which participants followed the outline of a two-dimensional shape with a pen. This tracing task was chosen because it involves a wide range of visual processes (e.g., detection of line orientation, motion perception, visuomotor transformation) and functionally specialized regions (e.g. primary visual cortex and upstream visual cortical areas such as temporal, temporal–occipital and posterior parietal cortices).

The drawing task was also performed in a novel visuomotor environment where participants traced the shape with mirror-reversed vision. In this type of visuomotor environment, the information carried by visual and proprioceptive signals becomes incongruent and previous studies have shown that degrading proprioceptive sensitivity enhances tracing performance (Lajoie et al., 1992; Balslev et al., 2004; Bernier et al., 2009). According to these studies, the reduction of proprioceptive input arising either from disease (Lajoie et al., 1992), repetitive transcranial magnetic stimulations (Balslev et al., 2004) or dynamic somatosensory gating (Bernier et al., 2009), may serve to relieve some of the sensory interference and indirectly facilitate visual guidance of the movement.

We reasoned that analyzing the neural response evoked by the visual stimulations (i.e., flashes) would allow for the assessment of the weighting of visual input within the task-engaged cortical visual networks during the manual tracing task (Chawla et al., 1999, 2000). In this light, we predicted that the cortical responses to the flashes would be greater when participants engaged in task relevant behaviors (tracing) compared to when they remained motionless. Moreover, on the basis that both the amplitude (Chen et al., 2008) and the latency (Ellemberg et al., 2003) of the neural response to visual input increase when the task requires additional visual processing, we expected to observe additional increases of VEP amplitudes and longer VEP latencies when participants drew with mirror-reversed vision. These modulations might occur, for instance, in the occipital region where visual information would undergo their first stages of processing (Callaway, 1998), the temporal region which contributes to the recognition and identification of complex visual stimuli (Kourtzi and Connor, 2011) and the posterior parietal region which is involved in spatial representations, multisensory integration, and visuomotor transformations (Andersen and Buneo, 2002; Husain and Nachev, 2007; Klemen et al., 2012).

Methods

Participants

Twelve healthy right-handed participants, between 22 and 30 years of age (mean age 25 ± 3 yrs, six females), were recruited. All participants were self-proclaimed right handed, they all presented normal or corrected to normal vision. Each participant signed an informed consent document. All procedures and protocols were in accordance with the 1964 Helsinki declaration and approved by the local Ethics Committee (Sud Méditerranée 1).

Apparatus

Participants were comfortably seated facing a digitizing tablet (Wacom PL 2200, precision 0.5 mm, 100 Hz recording frequency) laid on a table located in a dark chamber. With a black digitizing pen held in their right hand, participants had to follow the contour of a small white polygon printed on a black paper. The polygon was an irregular five-branch star (dimension 25 mm × 17.5 mm), made of 8 thin (0.5 mm) white straight lines whose lengths varied between 7 and 15 mm (total perimeter 85 mm) (Fig. 1). The polygon was positioned in front of the participants, at an ~35 cm distance from their eyes and was dimly lit by two white 4 mm LEDs that were positioned over it. This provided sufficient illumination to clearly see the polygon, the pen, and the drawing hand.

Two white light emitting diodes (LEDs, width 5 mm, beam angle 40°, luminance 60 000 mcd, 22.7 lm) were used to elicit the VEP (see below). Because both the latency and the magnitude of the VEP depend on the retinal coordinates of the visual stimuli (Hagler, 2014; Kremláček et al., 2004; Levine and McAnany, 2005), special care was taken to ensure minimum change in the retinal coordinates of these diodes during the trials. A thin rod was used to link the diodes to the pen that was held by the participants (Fig. 1). The diodes were positioned 1.5 cm above and to the right of the tip of the pen. Since participants were instructed to look at the tip of the pen during the entire duration of the trials, the diodes appeared in the right upper visual field, at ~2° from the fovea, within the attentional visual field (Müller et al., 2003). The light emitted by the diodes therefore primarily stimulated the left hemisphere (i.e., the hemisphere that controlled motion of the right hand).

For the conditions with mirror-reversed vision, participants rotated the trunk and the head leftwards in order to comfortably face a tilted plane mirror (Comair Cabinet Executive mirror, diameter 28 cm) placed 45° on the left of their body midline. The mirror was ~40 cm from their eyes and ~40 cm from the polygon. With this experimental configuration, the position of the eyes in the orbits was comparable to their position in the normal vision conditions and the virtual images of the polygon and the tip of the pen appeared ~80 cm from the participants' eyes. With mirror-reversed vision, proprioception and vision of the arm provided incongruent information with regard to the orientation and motion of the hand. The 45° mirror orientation was chosen to maximize this incongruence. Direct vision of the drawing hand and polygon was occluded by a black panel.

In all conditions, participants were asked to remain relaxed, even if they experienced difficulties in drawing the shape with mirror-reversed visual feedback. They were also instructed that besides their right hand in the tracing conditions, their body (e.g., legs, left arm, head) had to remain motionless.

Experimental protocol

VEPs were recorded (methods described below) while participants were exposed to either normal or mirror-reversed vision. In each vision

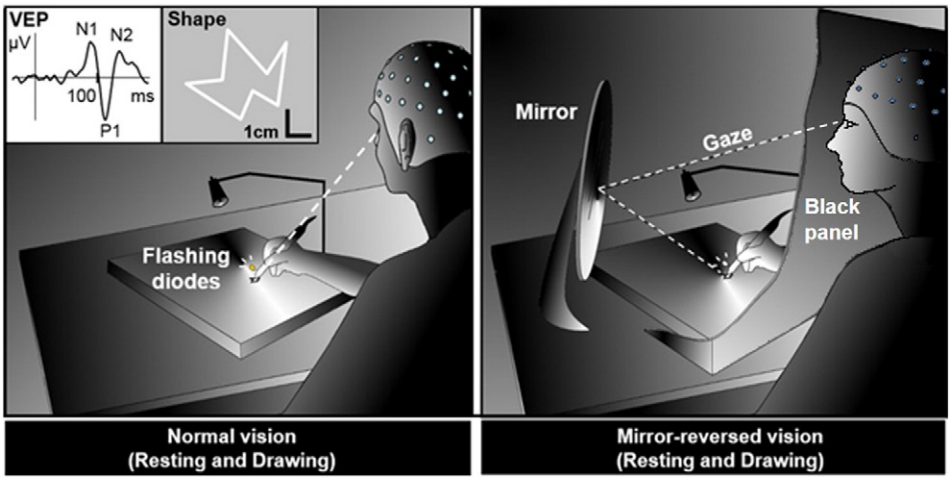


Fig. 1. Schematic representation of the experimental set-up. The set-up used for the conditions with direct vision and with mirror-reversed vision is represented in the left and right panels, respectively. The white left inset shows the mean evoked potential obtained after pooling the parietal electrodes (electrodes P1, P3 and P5) of the left hemisphere from all participants and conditions, and the gray left inset represents the irregular polygon that participants had to trace in the tracing conditions.

condition, the participants either traced the outline of the shape (drawing trials) or kept the hand still (resting trials) during periods of 90 s. The resting trials were used as baseline for assessing VEP modulations in the drawing trials. For these trials, the participants adopted the same position as when they were drawing and looked at the tip of the digitizing pen, which they held stationary in the middle of the shape. For the drawing trials, after receiving a go signal from the experimenter, the participants had to precisely follow the contour of the polygon while looking at the tip of the pen. Participants were required to continue their tracing until the end of the trial even if they had completed the contour of the polygon. Participants were instructed to come back to the point where they left the polygon whenever they deviated from it before continuing the tracing. The end of the trials was indicated verbally by the experimenter. The diodes were programmed to stop flashing automatically 90 s after trial onset. Because the retinal stimulation used to elicit the VEP depended on gaze direction (as discussed above), we emphasized in the instructions to "always look at the tip of the pen during the entire trial duration". Participants did not report any difficulty complying with these instructions, including in the drawing task where fixation of the pen constituted the natural behavior to precisely trace the shape.

With both normal and mirror-reversed vision, participants were asked to produce slow tracing movements to minimize contamination of the EEG signals by fast pursuit eye movements and large activation of arm muscles during tracing. Offline analyses yielded a mean tracing velocity of 2.1 mm/s ± 0.14 (SEM). At this tracing speed and with a similar experimental setting, Bernier et al. (2009) found that the cortical somatosensory inputs were attenuated during the first minutes of drawing with mirror vision (i.e., when participants were not yet adapted to the novel visuomotor relationships). An experimenter gave a demonstration of acceptable drawing speeds prior the experimental session. This experimenter verified that participants complied with this velocity requirement using the tracing feedback on a computer screen and provided participants with corrective instructions (between trials) when necessary. Participants self-selected the direction of the first tracing trial but they had to use the same direction for all subsequent trials. A rest period of ~1 min was given between trials.

The experiment consisted of 4 experimental blocks, each containing 3 trials of the same experimental condition. The ordering of the blocks was identical for all participants: Block 1: normal vision — resting trials; block 2: normal vision — drawing trials; block 3: mirror vision — resting trials; block 4: mirror vision — drawing trials. It is worth noting that the present study was not designed to capture the effect of visuomotor adaptation on cortical visual information processing. Although there were sufficient flash stimulations to obtain reliable VEP averages in all conditions (see below), exposure to the sensory incongruence was too short to investigate adaptive processes (see Bernier et al., 2009). To account for possible time-related effects (e.g., habituation to flashes, changes in electrode impedance) that may have affected the VEPs, blocks 3, 2 and 1 were repeated (in that order) after block 4. Thus, comparing the VEPs recorded in the experimental and control blocks of similar experimental conditions allowed us to control for time-related effects on the VEPs.

EEG recording and visual stimulation procedure

Electroencephalographic (EEG) signals were recorded continuously from 64 pre-amplified Ag/AgCl electrodes (Active-two-Biosemi) embedded on an elastic cap in accordance with the extended 10/20 system. Specific to the BioSemi system, the ground electrode was replaced with two separate electrodes, a Common Mode Sense (CMS) active electrode and a Driven Right Leg (DRL) passive electrode. These 2 electrodes, located near Pz and POz electrodes, form a feedback loop, which drives the average potential of the subject (the Common Mode voltage) as close as possible to the analog-digital converter (ADC) reference voltage in the AD-box. Electro-oculographic (EOG) activity was recorded bipolarly with surface electrodes placed near both outer canthi and under and above the left orbit. EOG recording was used to reduce EEG artifacts related to blinks and saccades (see below for the technique used). The EEG and EOG signals were digitized at a sampling rate of 2048 Hz (DC 268 Hz, 3 dB/octave).

The VEPs were elicited by flashing the LEDs attached to the pen. The flashes lasted 20 ms and occurred every 1200 ms (70 stimulations for each 90 s-trial, i.e., 210 stimulations for each block of a given condition). Together, the short flash duration and the very slow velocity of the movements ensured that the flashes did not produce retinal slip in the drawing condition (as in the resting condition). It is worth noting that our probe visual stimulations (flashes) were irrelevant with regard to the completion of the visuomotor drawing task. However, because it is known that baseline neural activity is enhanced during visual processing, and that visually evoked responses increase along with baseline activity (Chawla et al., 1999, 2000), we reasoned that analyzing neural responses evoked by visual flashes should allow for the assessment of the sensitivity of task-engaged cortical visual networks.

Data reduction

Kinematics data

Tracing performance was quantified by error indexes related to both the distance covered by the pen and the radial trajectory error (Balslev et al., 2004; Bernier et al., 2009; Gagné Lemieux et al., 2014; Miall and Cole, 2007). The distance error index was defined as the ratio between the total distance covered by the digitizing pen and the total length of all drawn segments (Fig. 2). The closer this error index is to 1, the more efficient the participant (an index of 1 indicating perfect tracing). Note that the distance error index is sensitive to shortcuts that might have occurred during the tracings. In these cases, the error index would be smaller than one. We calculated the radial error index by first computing, for each sample, the shortest radial distance between the pen and the polygon and then by averaging the radial distance obtained over the total duration of the trials (i.e., 90 s).

Electrophysiological data processing

For each participant, and each trial of each block (experimental and control), VEPs were obtained by averaging all epochs time-locked to the stimulation (−200 to 400 ms), with the average amplitude of −90 ms to −5 ms pre-stimulus epoch serving as baseline. Examination of the EOG recordings revealed very few occurrences of vertical or horizontal saccades (less than 11 for each type of saccades when considering all participants). The small number of saccades confirms that participants complied with the requirement to keep their gaze towards the tip of the pen during all tasks, as requested. EOG signal analyses revealed that blinks occurred on average 5.5 times per trial of 90 s between flashes and only 0.65 times during a flash. Eye movements are known to accompany spontaneous, voluntary, as well as reflexive blinking (Bour et al., 2000) and the amplitude of these blinks is dependent on the position of the eye in the orbit at the time of the blink. Importantly, after the blinks, the eyes return to their primary position with great accuracy (Bour et al., 2000). Therefore, for the majority of the blinks that occurred between flashes, participants were most certainly gazing the tip of the pen at the time of the next flash. Artifacts resulting from blinks and saccades were subtracted from the EEG recordings by removing the corresponding component computed by the independent component analysis (ICA) as implemented in the Brain Vision Analyser 2.0 software (Brain Product GmbH; Gilching, Germany). This was performed using the 64 EEG electrode channels and the 4 EOG channels.

We used a 0.1–80 Hz band-pass filter (Butterworth, slope 24 dB/oct.) to remove slow (e.g., drifts) and high-frequency (e.g., EMG) artifacts. A 50 Hz notch and a DC detrend were also applied to the data to lessen the impact of electrical noise. The raw recordings were re-referenced on the average mastoid and visually inspected. Any epochs still presenting artifacts were rejected during the visual inspection. We then averaged the EEG traces obtained in the 3 trials of each block to maximize the signal-to-noise ratio of the VEP averages. Depending on the number of rejected segments, the number of traces used to compute the VEP averages varied between 191 and 196 traces between the blocks (out of a potential of 210 traces). The fact that the number of rejected epochs did not vary greatly between conditions suggests that the signal-to-noise ratio was similar, allowing the amplitude of the VEPs to be compared between the different experimental conditions.

Classically, studies assessing visual-evoked potentials report results obtained with electrode space analyses. Due to volume conduction, the electric potentials recorded with the surface electrodes are the compound of many different local field potentials, emerging from a wide variety of cerebral areas. Therefore, the activity recorded at an electrode site does not provide an accurate image of the cortical activity underneath the electrode. However, using an appropriate volume conduction model and inverse solutions, it is possible to approximate the neural generators of the recorded activity with much greater accuracy than with electrode space analyses (Hallez et al., 2007). For this reason, in the present study, we also assessed the VEP amplitudes in the source space. For the purpose of comparison with other studies, results obtained in both electrode and source spaces will be reported.

Because the flashing diodes appeared in the right visual field, we focused our analyses on the electrodes of the left hemisphere (contralateral to the diodes). Note that this hemisphere was largely engaged in the control of the drawing movements, which were performed with the right hand. The protocol used in the present study being not optimal to investigate VEPs in the right hemisphere (ipsilateral to the flashing diodes), we will refrain from assessing the VEPs in the right hemisphere. Further studies will be needed to investigate the sensitivity to visual inputs of this hemisphere, which is highly responsive to salient and unexpected visual stimuli (Corbetta and Shulman, 2002; Singh-Curry and Husain, 2009) and to erroneous hand visual feedback (Balslev et al., 2004).

Analysis in electrode space

We pooled (linear average) electrodes on the basis of their positions relative to the cortex as revealed by the EEG-magnetic resonance

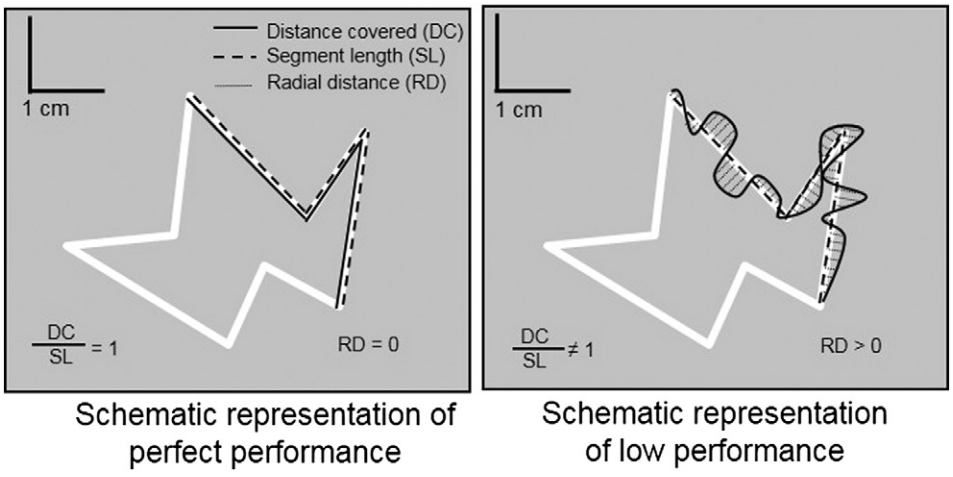


Fig. 2. Tracing performance analyses. The accuracy with which participants traced the shape with normal or mirror-reversed vision was assessed using two error indexes: 1) the distance error index: pen distance covered (DC)/segment length (SL). When the tip of the pen stays on the outline of the shape during the tracing, both DC and SL have similar values leading to an error index close to one. The further this error index from one, the more deteriorated the tracing performance. 2) The radial error index was obtained by computing for each sample the shortest radial distance between the pen and the polygon (hatched lines on the right panel), and by averaging the radial distance obtained over the total duration of the trials. The higher the radial error index, the lower the tracing performance.

imagery study by Koessler et al. (2009). This led to the creation of 3 ROIs in the electrode space: occipital pooling (electrodes O1, PO7, PO3), temporal pooling (electrodes P7, P9), and parietal pooling (electrodes P1, P3, P5) (Fig. 5a). Similar to previous studies (e.g., Di Russo et al., 2012), these electrodes all recorded marked increased activities following the visual stimulations. The VEPs were composed of two negative peaks (N1 and N2) interspersed with one positive peak (P1) (Figs. 1 and 5). We assessed the VEPs by measuring the amplitudes of N1–P1 and P1–N2.

Few studies have investigated the specific functions of these VEP components (e.g., Brodeur et al., 2008) and their respective contributions remain largely unknown. Therefore, we will make no functional discernment between these components and will thus consider them in an undifferentiated way. The EEG technique does not allow one to determine whether a change in the recorded event-related potential results from a change in the neuronal gain or from a change in the population or synchronization of recruited neurons. We will thus consider any increase of N1–P1 and P1–N2 amplitudes as a neurophysiological signature of a facilitation of visual inputs and therefore as a greater weight given to these inputs for the underlying neural processes.

Moreover, because VEP latencies are under the influence of several cognitive processes (e.g., attention and cognitive demand; Di-Russo and Spinelli, 1999; Callaway et al., 1982; Ellemberg et al., 2003); we also investigated whether the latencies of N1, P1 and N2 peaks (with respect to flash onsets) were modulated by the tracing and visual conditions of the present experiment.

Analysis in source space: source estimation

We employed the minimum-norm technique implemented in Brainstorm software (Tadel et al., 2011, freely available at http://neuroimage.usc.edu/brainstorm) to resolve the inverse problem and estimate the VEP cortical sources of the left hemisphere (i.e., contralateral to the stimulations). We imported the data from all sensors processed and averaged for each participant, condition and electrode. The forward model was computed for each condition using a symmetric boundary element method (BEM, Gramfort et al., 2010) on the anatomical MRI brain template from the Montreal Neurological Institute (MNI Colin27). The cortical sources were searched at N1 latencies as measured from the pooled electrodes described above, for each condition and each of the performance-based groups (see statistical analyses below for detailed explanation on groups). Seven distinct brain regions showed enhanced activity at these latencies and were the bases to define seven regions of interests (ROIs) used for the source analyses. The extent of each ROI was designed to include the local main cluster activity and to minimize the overlap with neighboring ROIs. These ROIs corresponded to the occipital, temporal–occipital, inferior-temporal, middle-temporal/middle-superior-temporal (MT/MST), inferior posterior parietal, superior posterior parietal and parietal–occipital regions (Fig. 6a). For each ROI, we computed the mean absolute activity over the ROI's N1–N2 time window extracted for each participant and condition.

Results

Tracing performance

As specified above, the EEG signals recorded in all trials of each block were averaged to obtain a single EEG estimate for each block. To determine whether the error indexes could also be averaged into a single value for each block of tracing trials (i.e., with normal or mirror-reversed vision), we verified if the error indexes were statistically different between the 3 trials within each block. To perform these tests, we submitted the distance and the radial error indexes to separate ANOVAs with repeated factors on the factor Trial. The results of these tests are detailed in the Supplemental Tables 1 and 2. They showed that the tracing performance (as measured with both error indexes) did not significantly differ across the 3 trials of both blocks with normal vision (i.e., experimental and control blocks) and, importantly, also across the 3 drawing trials with mirror vision. These results confirm that participants did not significantly improve their tracing performance over the 3 trials of each block, including when controlling their movements with mirror-reversed vision. For the statistical analyses, we used the average error indexes computed for each block of drawing trials (i.e. with either normal or mirror-reversed vision).

All participants performed accurate tracings with normal vision. Unexpectedly however, when tracing with mirror-reversed vision, some of them still precisely traced the shape. This can be seen in Fig. 3 which shows the first tracing for each participant. Bernier et al. (2009) found that the participants who were the least perturbed during mirror vision tracing were those who showed the greater attenuation of neural activity in the somatosensory cortex. To determine whether the modulation of the VEP also varied according to participants' performance, we added the factor Group in the statistical analyses. The 6 participants showing the greater and smaller mean error indexes were respectively assigned into the hereafter called low performer group (LP) and high performer group (HP). The composition of the LP and HP groups was the same regardless of whether the tracing accuracy was quantified using the distance or the radial error indexes. Therefore, the kinematic data (i.e., both error indexes) were analyzed using 2 (Vision: normal, mirror) × 2 (Group: HP, LP) mixed ANOVAs, with repeated measures on the factor Vision. The statistical threshold was set to $p < .05$ and significant effects were further analyzed using Newman–Keuls tests.

As expected the HP group had greater accuracy when they traced with mirror-reversed vision compared to the LP group. The ANOVA yielded a significant Vision × Group interactions for both the radial error index ($F(1, 10) = 22.74$, $p < .001$) and the distance error index ($F(1, 10) = 12.45$, $p < .006$) (Fig. 4). Post-hoc analyses of these interactions showed that the radial error index increased for both groups in mirror-reversed vision but to a much greater extent in LP group than in the HP group (all $p < .01$). Also, in mirror-reversed vision, the distance error index significantly increased for LPs but not in HPs (all $p < .002$), suggesting that the radial error index is a more sensitive variable than the distance error index when assessing tracing accuracy (e.g., less affected by shortcuts).



Fig. 3. First drawing with mirror-reversed vision for each participant of both HP and LP groups.

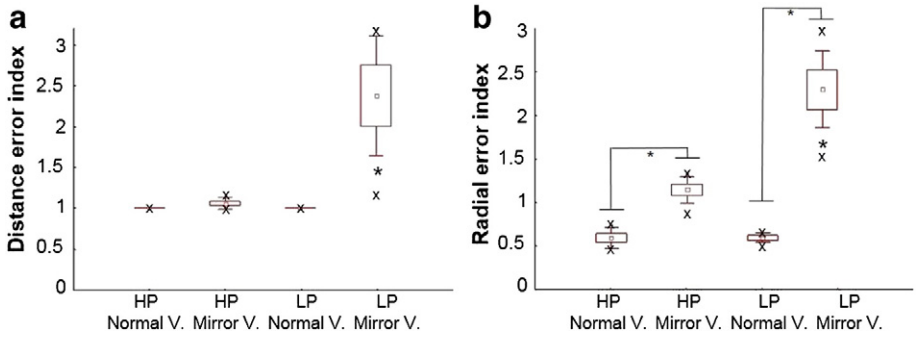


Fig. 4. Box plots of the distance (a) and radial (b) error indexes computed in conditions with normal vision and mirror-reversed vision for both HP and LP. The square in each box represents the mean and the X represents both the smallest and greatest error indexes obtained in each condition and group. Note that due to the scale of the graph and to the small distance error indexes, both X symbols appear superimposed in conditions with normal vision.

The LP group showed a large between-participant variability when tracing with mirror-reversed vision for both error indexes (Fig. 4). This could be attributed, in part, to the performance-based criteria that was used for creating groups. For instance, the error indexes of the participant of the LP group showing the most accurate tracing with mirror-reversed vision were close to the error indexes of the participant of the HP group showing the least accurate tracing (as revealed by the extreme values shown in the box plots of Fig. 4). In this light, our criteria for contrasting groups can be considered as being conservative for revealing VEP performance-related differences. The box plots of Fig. 4 also revealed that the most and the least accurate participants of the LP group showed large differences in performance (note that the ranking in the HP group had a ceiling effect on error indexes that did not have the ranking in LP).

We verified whether participants of both groups similarly complied with the slow speed requirements of the drawing task with normal and with mirror-reversed vision. This instruction was important to minimize contamination of the EEG signals by fast pursuit eye movements and large activation of arm muscles during tracing. This verification was performed by submitting the total distance covered by the pen (not the distance error ratio) to a 2 (Vision: normal, mirror) × 2 (Group: HP, LP) mixed ANOVA. This analysis did not reveal significant effect of Group and Vision and no significant Vision × Group interaction (all $F(1, 10) < 4.88$, all $p > .05$). On average, participants covered a

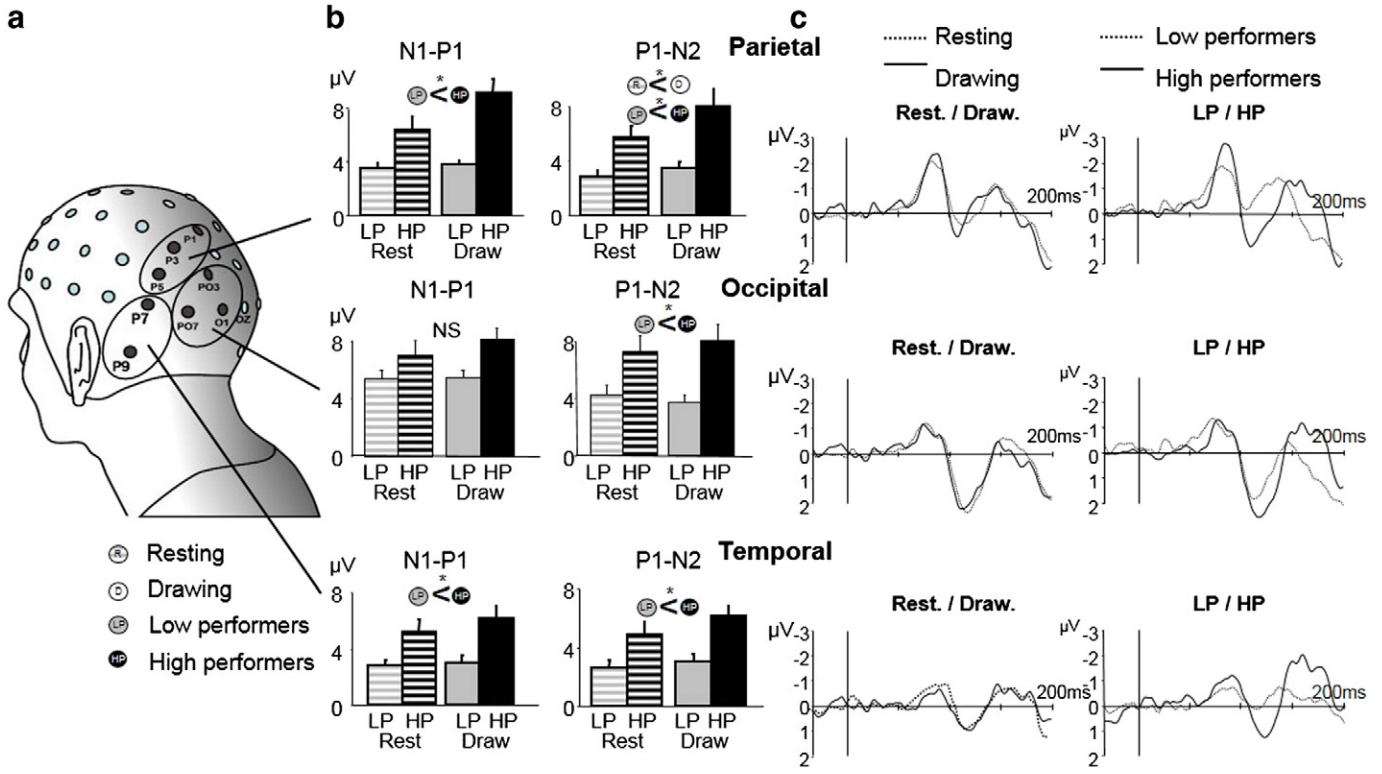


Fig. 5. VEP analyses based on electrode space recordings. a. Selected regions of interest (ROI): electrodes P1, P3 and P5: parietal pooling; electrodes O1, PO3 and PO7: occipital pooling; P7 and P9: temporal pooling. b. Histograms (means and SEM) depicting the effects of the factors Task and Group on the amplitude of the N1–P1 and P1–N2 components as revealed by separate 2 (Task: resting, drawing) × 2 (Group: HP, LP) mixed ANOVAs with repeated measures on factor condition (alpha level set at .05). Significant effects of task are represented by hatched (resting) and plain (drawing) circles and significant effects of Group by black (HP) and gray (LP) circles. Note that the factor Vision, which is not represented in the graphs, had no significant main or interaction effect on the VEP amplitudes c. Grand-averages of the electrode space recordings time locked to the flash onset (vertical lines) for the resting and drawing conditions (left graphs, factors Vision and Group collapsed), and for LP and HP groups (right graphs, factors Task and Vision collapsed), for each electrodes pooling: parietal, occipital and temporal.

distance of 189 mm ± 8 (SEM) with the pen during the 90 s trials (average speed 2.11 mm/s ± 0.09 (SEM)).

Electrophysiology

The electrophysiological variables related to the 3 electrode pools (i.e., amplitude of N1–P1 and P1–N2, latencies of N1, P1 and N2 in the electrode space) and to the 7 ROIs (i.e., amplitude of their mean activities over N1–N2 time windows in the source space) were submitted to separate 2 (Vision: normal, mirror) × 2 (Task: resting, drawing) × 2 (Group: HP, LP) mixed ANOVAs with repeated measures on factors Vision and Task.

The results of the statistical analyses performed on electrode space data and on source space data are all reported in Supplemental material (Supplemental Tables 3–5). Below, we will report, for both the amplitudes and latencies of the VEPs, all significant effects revealed by the ANOVAs.

VEP amplitudes

Effect of movement

In agreement with our predictions, the amplitude of the VEPs significantly increased when participants traced the shape compared to when they remained motionless (main effect of Task; Figs. 5 and 6). This increased response to visual inputs during tracing occurred in the parietal pooling of the electrode space (P1–N2: $F(1, 10) = 4.96$, $p = .05$). It was also found within the source space at the occipital ROI ($F(1, 10) = 5.16$, $p < .05$) and in the MT/MST ROI ($F(1, 10) = 6.79$, $p < .03$). To our knowledge, this provides the first electrophysiological demonstration that the brain dynamically increases the weight of visual inputs during ongoing visually guided hand movements.

Effect of mirror-reversed vision

Contrary to our prediction, performing the more complex visuomotor task of drawing with mirror-reversed vision did not elicit supplementary facilitation of visual inputs compared to normal vision. This was attested by the results of the ANOVAs which did not reveal significant main effects of Vision on the amplitude of the VEPs either in the electrode or the source spaces (all $F(1, 10) < 4.64$, all $p > .05$).

Effect of the performance when tracing with mirror-reversed vision

Statistical analyses revealed a strong link between tracing performance and VEP amplitude that was independent of the type of vision (i.e., normal or mirror-reversed). Specifically, participants that managed to produce accurate tracing movements in mirror-reversed vision (i.e., HP group) showed greater movement-related increases in activity when compared to LPs over the inferior-temporal ($F(1, 10) = 6.22$, $p < .04$), temporal–occipital ($F(1, 10) = 13.24$, $p < .005$) and posterior

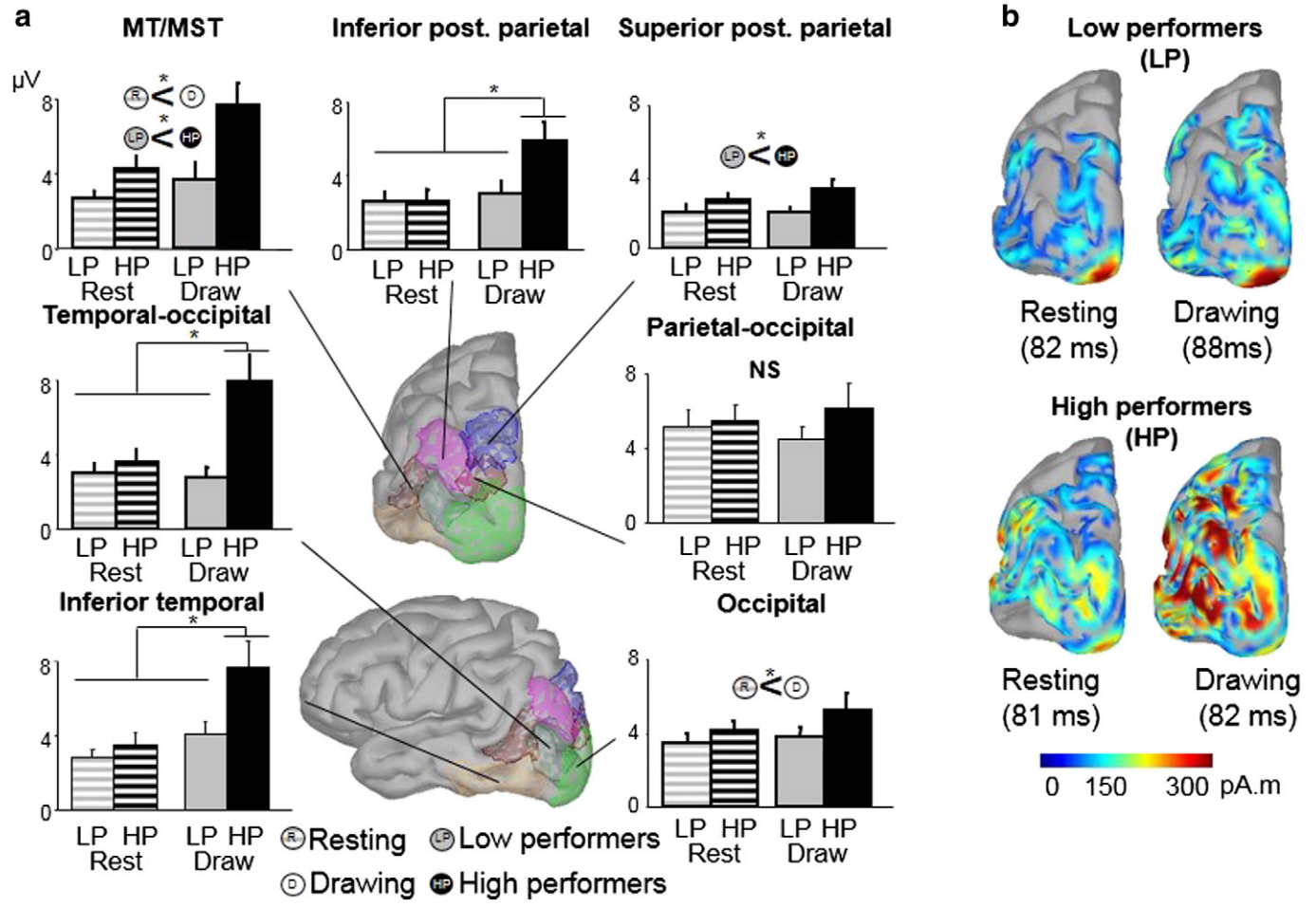


Fig. 6. Minimum norm source localization analyses. a. Representation of the seven regions of interest (ROI) on the MNI Colin27 anatomical MRI template. The histograms (means and SEM) depict the results of the separate 2 (Task: resting, drawing) × 2 (Group: low performers — LP, high performers — HP) mixed ANOVAs performed on the mean absolute activity in the N1–N2 time window of the VEP (alpha level set at .05). Note that the factor Vision (i.e., normal and mirror-reversed vision), which is not represented in the graphs, had no significant main or interaction effect on the VEP amplitudes. Significant effects of task are represented by hatched (resting) and plain (drawing) circles, significant effects of Group by black (HP) and gray (LP) circles and significant Task × Group interactions by asymmetric horizontal lines. b. Left hemisphere source localization at N1 latency (inferior posterior parietal ROI) for the resting and drawing conditions, and the LP and HP groups. The flashes evoked greater cortical response when participants were tracing the shape than when they were resting, but this increase was markedly larger for HP than in LP. Sources are thresholded to only show source activity that is 15% upper of minimal activation.

inferior parietal ($F(1, 10) = 4.69$, $p = .05$) ROIs (i.e., source space, Fig. 6). The observed increased activity in the temporal–occipital ROI when the participants of the HP group traced the shape was also confirmed by the decomposition of the significant three-way interaction Task × Vision × Group ($F(1, 10) = 5.58$, $p < .04$). More specifically, these analyses revealed that HPs showed greater activity in this ROI when tracing with normal vision than in all other conditions (all $p < .04$) and greater activity when tracing with mirror-reversed vision than in both Resting conditions (all $p < .04$). Such Task × Group interactions showing greater VEPs in HPs than in LPs when tracing were not found in the electrode space analyses.

As revealed by a significant Group effect, HPs also showed greater VEP amplitude than LPs in all pools of electrodes (occipital P1–N2 ($F(1, 10) = 6.27$, $p < .04$); parietal N1–P1 ($F(1, 10) = 16.15$, $p < .003$) and P1–N2 ($F(1, 10) = 14.26$, $p < .004$); temporal N1–P1 ($F(1, 10) = 6.41$, $p < .03$) and P1–N2 ($F(1, 10) = 6.03$, $p < .04$) (electrode space)). VEP amplitude was also significantly greater in HPs than in LPs over the superior–posterior-parietal ($F(1, 10) = 4.54$, $p = .05$) and MT/MST ($F(1, 10) = 7.64$, $p < .02$) ROIs (source space). It is also worth noting that the significant three-way interaction reported above on the activity recorded in temporal–occipital ROI indicated that the activity in this ROI was greater for HPs with normal vision than for LPs in the resting condition with mirror-reversed vision.

VEP latencies

Latencies of the N1, P1, and N2, components of the VEPs measured in each electrode pooling are shown in Table 1 for each experimental condition and group. The type of vision had a marked effect on the VEP latencies in each electrode pooling, the latencies being generally longer in mirror-reversed vision than in normal vision conditions.

For the occipital pooling, longer peak latencies in mirror-reversed vision than in normal vision conditions were found for P1 and N2 ($F(1, 10) = 22.73$, $p < .0008$ and $F(1, 10) = 11.94$, $p < .007$, respectively).

For the parietal pooling, all VEP components had longer latencies in mirror-reversed vision than in normal vision conditions (N1: $F(1, 10) = 7.36$, $p < .03$; P1: $F(1, 10) = 32.59$, $p < .0002$, N2: $F(1, 10) = 12.74$, $p < .006$). Significant three-way interactions were also found for the parietal pooling on both N1 and P1 ($F(1, 10) = 5.06$, $p < .05$ and $F(1, 10) = 5.67$, $p < .05$, respectively). The breakdown of these interactions showed that for HPs, the N1 latency was longer when drawing with mirror-reversed vision than in all other conditions (all $p < .006$). Also for HPs, the P1 latency was longer in the drawing/mirror-reversed vision than in both resting and drawing conditions with normal vision ($p < .02$ and $p < .003$, respectively); and longer in the resting/mirror-reversed vision condition than in the drawing/normal vision condition ($p < .05$). For LPs, the P1 latency was greater in the mirror-reversed condition than in the normal vision condition.

For the temporal pooling, the ANOVA showed that N1 and P1 latencies were significantly greater in mirror-reversed vision than in normal vision conditions ($F(1, 10) = 5.04$, $p < .05$ and $F(1, 10) = 7.55$, $p < .03$, respectively). The effect appeared weaker on N1 for LPs despite the ANOVA not showing a significant Vision × Group interaction ($F(1, 10) = 4.02$, $p < .07$).

Almost all significant effects (9 out of 10) revealed by the ANOVAs involved the factor Vision, with longer latencies for mirror-reversed vision than for normal vision. It is worth noting that this effect of mirror-reversed vision on peak latencies was most apparent in HP's parietal pooling during the tracing task.

Assessments of time-related effects

None of the t-tests performed to compare the measured variables (i.e., amplitudes of N1–P1, P1–N2 and latencies of N1, P1, N2) between the first blocks (experimental) and the last (control) blocks of trials revealed a significant difference. These results ensure that the change reported above in the VEP during the drawing with normal or mirror-reversed vision did not result from time-related side effects (e.g., habituation to flashes, changes in electrode impedance). The results related to the amplitudes and latencies of the VEPs are all reported in the Supplemental Tables 6 and 7, respectively.

Discussion

Using visual-evoked potentials, we investigated whether the sensitivity to visual inputs is enhanced during visually-guided hand movements compared to a resting condition where vision is task irrelevant. We selected a task that was fairly familiar (i.e. tracing the contour of a shape with a pen), but which required a great deal of visual and visuomotor processes in order to be completed successfully (e.g., detection of line orientation, visuomotor transformation, perception of hand motion). Both the tracing and resting tasks were performed with normal vision and also with mirror-reversed vision to increase the task difficulty. Three key findings emerged from our investigation: (1) the amplitude of the VEPs increased in several areas of the posterior cortex when drawing compared to resting, (2) these movement-related increases of VEP amplitude were greater and were found in more cortical regions for participants who drew the most accurately in mirror-reversed vision, and (3) the latencies of the VEPs were longer when drawing with mirror-reversed vision than with normal vision.

Although the effects of the experimental factors (i.e., Task, Vision and Group) revealed by the electrode space (scalp level) and source space (cortical level) analyses were consistent, they did not perfectly overlap. For instance, the analyses in the electrode space revealed that the VEPs were greater in the parietal pooling when the participants traced the shape than when they remained motionless. However, the

Table 1
Latencies (ms ± SEM) of N1, P1 and N2 peaks for each EEG electrode pooling (occipital, parietal, temporal), averaged for Group (LP, HP), Vision (normal, mirror-reversed) and Task (resting, drawing) conditions.

	Low performers (LP)				High performers (HP)			
	Normal vision		Mirror-reversed vision		Normal vision		Mirror-reversed vision	
	Resting	Drawing	Resting	Drawing	Resting	Drawing	Resting	Drawing
N1	84 ± 4	83 ± 5	86 ± 5	81 ± 4	82 ± 4	89 ± 6	91 ± 3	91 ± 4
P1	114 ± 4	106 ± 5	121 ± 3	112 ± 7	108 ± 4	116 ± 4	119 ± 4	129 ± 6
N2	140 ± 5	129 ± 6	152 ± 4	139 ± 9	135 ± 7	143 ± 5	152 ± 9	155 ± 9
Parietal								
N1	85 ± 3	83 ± 3	89 ± 5	85 ± 3	83 ± 4	85 ± 3	88 ± 2	98 ± 6
P1	104 ± 2	105 ± 4	118 ± 4	115 ± 4	111 ± 3	106 ± 3	118 ± 4	125 ± 4
N2	121 ± 4	128 ± 4	141 ± 5	139 ± 5	142 ± 6	140 ± 5	146 ± 9	146 ± 5
Temporal								
N1	86 ± 4	94 ± 4	89 ± 6	92 ± 7	86 ± 5	87 ± 4	95 ± 4	95 ± 5
P1	112 ± 4	114 ± 4	117 ± 8	112 ± 7	110 ± 5	109 ± 5	121 ± 4	124 ± 4
N2	132 ± 4	133 ± 4	139 ± 5	127 ± 7	143 ± 6	137 ± 6	148 ± 8	144 ± 5

source analyses revealed that the effect of Task was more focally observed in the inferior posterior parietal cortex and specifically for the HP group. However, such differences between the results obtained by electrode space and source space analyses are to be expected. By partially de-convolving the EEG data in a physically and anatomically meaningful way, source space analyses may reveal effects that remain hidden or appear weaker at the scalp level with electrode space analyses (Salmelin et al., 2009; Baillet et al., 2001). For this reason, below we will only discuss the VEP amplitude results obtained with the source analyses and will refer to the electrode space analyses when discussing on the VEP latencies.

Increased VEP amplitude during drawing movement

A key finding of the present study was the increased response to visual inputs of both the occipital and posterior middle temporal regions when participants traced the contour of a shape compared to when they were resting. The occipital lobe is known to be involved in the elementary processing stages of visual inputs (Livingstone and Hubel, 1988). It is now well established that baseline activity and event-related potentials in primary visual cortex (V1) can be modulated in monkey and human by the difficulty of attentional tasks (Chen et al., 2008), object features (Saenz et al., 2002; Ernst et al., 2013) and top down spatial attention (Ress et al., 2000; McAdams et al., 2005; Jack et al., 2006; Kelly et al., 2008). Due to its high spatiotemporal constraints, the drawing task used in the present experiment had several elements likely to increase the response to visual inputs within the occipital cortex. Our results are therefore in line with these previous studies and provide evidence that the processes engaged during visually-guided hand movements increase the sensitivity of cortical regions implicated in the earliest stages of visual processing.

The cortical response to the visual stimuli also substantially increased in the MT/MST ROI during the tracing task. This region of the temporal lobe is recognized as an important node for processing visual motion information (Orban et al., 1995; Newsome and Paré, 1988). Populations of neurons in MT/MST have also been found to be involved in the processing of visual information specifically related to hand motion (Tankus and Fried, 2012). This gives critical functions to MT/MST in the present motor task, where participants had to precisely trace the contour of the shape and to comply with the slow speed constraint. The greater response to the flash stimuli (i.e. non-moving stimulations) then suggests a facilitation of visual input in MT/MST area during such visually-guided hand movement.

It is important to mention that, in the present study, the level of arousal was not controlled. Therefore, the increased activity observed when the participants traced the shape compared to when they were resting could have been influenced by task-dependent changes in the participants' arousal state. However, based on the work of Portas et al. (1998), in which they found that arousal does not affect responses of the visual cortex, even during passive viewing (i.e., similar to our resting condition), we believe that the activity observed in the occipital and MT/MST ROIs during tracing movements is more likely to be related to the processing of visual information than arousal state.

Supplementary movement-related increases of VEP amplitude for the high performer group

A striking finding of the present study was the strong link between VEP amplitude and drawing performance when participants traced the shape with mirror-reversed vision. More specifically, participants that managed to produce accurate tracings with mirror vision feedback (HP group) showed an additional movement-related increase of VEP amplitude. These increased responses to visual inputs were evidenced in the posterior inferior parietal, temporal–occipital and inferior-temporal ROIs. The HP's increased sensitivity to visual information in these ROIs was observed regardless of whether the tracings were performed with normal or mirror-reversed vision. Then, while the enhanced VEP amplitudes were not associated with smaller tracing errors with normal vision, they appeared to be beneficial for preserving accurate tracing performance in mirror-reversed vision.

The temporal–occipital and lateral occipital regions (which respectively contain object- and scene-selective populations of neurons, Dilks et al., 2011; Murray and Wojciulik, 2004) may have provided important visual information to guide the movement under mirror-reversed vision. For instance, an fMRI study of Dilks et al. (2011) showed that these regions are sensitive to mirror reversals and that they do not hold invariant representations of objects and scenes. Since these movements require more sensitivity than tolerance to viewing conditions, the computation underlying visually-guided actions could benefit from these neural properties (Dilks et al., 2011). HP's sensitivity to new viewing conditions could have favored tracing performance in the present mirror-reversed vision condition, which required a remapping between the visual inputs and the motor commands.

Specific representations of tools are also found in the left lateral occipito-temporal region (Bracci et al., 2012; Chao et al., 1999). Interestingly, the response elicited in this region by the view of a tool selectively overlaps with the response elicited when viewing hands, but does not overlap with responses to nonhand body parts, other objects, or visual motion (Bracci et al., 2012). According to Bracci et al. (2012), these findings suggest a functional organization in higher-order visual cortex that optimizes connections between the representations of the hand and tool and regions more specifically involved in action-relation processing (e.g., posterior parietal and premotor cortices). Accordingly, the increased sensitivity to visual inputs observed in the HP group could reflect enhanced hand and pen visual processing when drawing compared to when resting.

On the other hand, the HP's increased response to visual inputs found in the inferior temporal ROI during drawing could be related to the processing of the shape that participants had to outline. Indeed, this region of the ventral visual pathway is widely known to perform computations required for object recognition (DiCarlo et al., 2012; Tanaka, 1996). Integrating information about relative positions of contour elements (Brincat et al., 2004), the inferior temporal cortex has connections with the visuomotor areas of the posterior parietal and prefrontal cortices (Webster et al., 1994). These functional and structural findings might provide bases for a link between the stronger activation found in HP's inferior temporal cortex and the high level of accuracy with which HPs traced the shape with mirror-reversed vision.

The inferior posterior parietal ROI is the third region revealed by the source analyses where the HP group showed significant increase to visual inputs during tracing movement, which was not observed in the LP group. Different processing related to visual information in this ROI could have contributed to the HP's good tracing performance in the mirror condition. For instance, the inferior posterior parietal cortex is an important node for the integration of visuomotor information (Andersen, 1987; Mountcastle et al., 1975) and is also involved in tool manipulation (Culham et al., 2003; Johnson-Frey et al., 2005). It is implicated in the processing of visuospatial information (for a review, see Kravitz et al., 2011) that contribute for instance to the definition of the visual goal of the movements (Rozzi et al., 2008) and to the online control of hand movement (Reichenbach et al., 2010).

Different sensitivity to visual inputs between high and low performers

The source analyses also revealed that HPs had greater sensitivity to visual stimulation than LPs in the MT/MST and superior posterior parietal ROIs, regardless of whether participants in this group were drawing or resting. Group effects must be interpreted with caution because factors such as impedance, gender, and thickness of the skull are known to modulate VEP amplitude (Allison et al., 1984), and these factors can vary between groups. However, the fact that the effect of Group did not generalize over the 7 ROIs but was only observed in MT/MST and

superior posterior parietal ROIs argues for a genuine greater HP sensitivity to visual inputs in these regions. Because HPs also showed greater VEPs than LPs in the static condition, their high sensitivity to visual inputs found in MT/MST may have served other processes than those strictly related to the perception of visual motion. There is a large consensus that the activity of the left temporal cortex increases when visual stimuli evoke motor actions, or in other words, when the stimuli have strong motor affordances (Chao et al., 1999; Gibson, 1977; Kourtzi and Kanwisher, 2000). Objects with strong motor affordances would automatically evoke motor representations of possible actions that could be made with these objects in relation to their intrinsic and extrinsic properties (e.g., shape, size, and position) and functions. For instance, compared to a house, the sight of a graspable tool will evoke motor actions and will elicit strong activity within the temporal cortex (Chao et al., 1999). In this light, HP's greater sensitivity to visual inputs in MT/MST could be regarded as an enhanced processing of the visual attributes of the scene (e.g., related to the pen and shape) that are pertinent for retrieving stored motor representations.

Moreover, the greater activity observed in HP's MT/MST ROI is also consistent with a study by Della-Maggiore and McIntosh (2005) showing a positive correlation between MT activity and movement performance when participants were first exposed to a visuomotor adaptation task. In this task, the participants had to move a cursor on a screen in a condition where the direction of the cursor on the screen was the mirror image of the hand's actual movement direction.

The greater sensitivity of the superior posterior parietal ROI to visual input found in HP could have also benefited the processes involved in the control of hand movements with mirror-reversed vision. This is suggested by the increased superior posterior parietal activity that has been reported in previous work when participants produced movement under discrepant visual and proprioceptive feedback (Clower et al., 1996; Della-Maggiore and McIntosh, 2005). It is generally agreed that the superior posterior parietal cortex plays a crucial role for the visuomotor remapping that is required to produce accurate movement with discordant visual and proprioceptive information. Finally, the importance of the posterior parietal cortex in the control of hand movements performed with or without modified visual feedback is also evidenced by impairments of patients with lesions in this area (McIntosh et al., 2011; Pisella and Mattingley, 2004; Mutha et al., 2011).

Altogether, our findings might suggest that HP had a cognitive advantage in processing semantic, perceptual and spatial information linked to visual inputs that was beneficial when guiding movements with mirror-reversed vision. While it is known that experienced musicians show greater cortical response to auditory stimulations (Baumann et al., 2008), to our knowledge, this is the first evidence that visuomotor expertise is associated with enhancement of visual-evoked potentials.

Mirror-reversed vision increases VEP latencies but not VEP amplitudes

Contrary to our prediction, performing the drawing task under reversed-mirror vision was not associated with greater VEP amplitude than when drawing with normal vision. This might suggest that, while visual inputs can be modulated during visually-guided movement, task difficulty has no effect on this modulation. Another possibility is that the spatio-temporal constraints and the relevance of visual inputs when tracing the outline of our bi-dimensional shape with direct vision were sufficiently high to have elicited modulations of visual input similar to those observed in the condition with mirror-reversed vision.

However, the type of vision (i.e., normal, mirror-reversed) markedly affected the latencies of the responses to the visual stimulation in the occipital, temporal and parietal pooling of electrodes. Indeed, the factor Vision was involved in all analyses revealing significant effects on VEP latencies. All post-hoc analyses showed longer VEP latencies for mirror-reversed vision than for normal vision. The mechanisms leading to the longer VEP latencies with mirror-reversed vision cannot be formally elucidated here. For instance, the increased latencies may have resulted from changes in the physical properties of the visual stimulation (e.g., apparent distance and intensity of the flashes due to the mirror) rather than from genuine modulations of neural processes. Nevertheless, the longer VEP latencies observed with mirror-reversed vision are consistent with previous findings showing that responses to unexpected visual stimuli (here, the visual consequence of the motor commands and the right hand appearing as a left hand, for instance) are associated with longer latencies than expected stimuli (Di-Russo and Spinelli, 1999). On the other hand, the increased VEP latencies observed in the parietal pooling when the participants traced the shape under mirror-reversed vision support studies reporting longer response latencies when the visual inputs required a great deal of cognitive efforts or additional visual processing (Callaway et al., 1982; Ellemberg et al., 2003). Importantly, in the present study, the first observable peak of activity (i.e., N1) arising in the occipital ROI, an area dedicated to the early stage of cortical visual processing, was not significantly different between normal and mirror-reversed conditions. Therefore, it may be hypothesized that, alone, changes in the stimulation properties caused by introducing a mirror between the flashing LEDs and the eyes had negligible impact on VEP latencies. This assumption is supported by the fact that the latency of P1 does not significantly differ over a wide range of flash intensities (between 1.375 and 22 lm/ft^2) (Coburn et al., 2005). In this light, we suggest that the longer VEP latencies found in the conditions with mirror-reversed vision resulted from cognitive-related neural processes not engaged in conditions with normal vision rather than from different stimulation properties.

Visual attention

Focusing attention on visual stimuli is known to enhance the activity of the striate and extrastriate visual cortices (Corbetta et al., 1990; Di Russo et al., 2012; Hughes and Waszak, 2011). In this light, it is therefore worth mentioning that the probe visual stimulations used in the present study (i.e., flashes) were irrelevant to the tracing task that the participants had to perform. It is then very unlikely that the enhanced response to visual inputs witnessed in the tracing task resulted from greater attention to the flashes when participants were following the outline of the shape compared to when they were resting. We rather suggest that covert/overt attention to visual information relevant for the guidance of the hand movement is more likely to have contributed to the increased sensitivity to visual input.

Conclusion

In summary, we found that the amplitude of the VEP increased when participants performed visually-guided movements as compared to when they remained motionless. This increased response to visual stimulation was greater and spread over more cortical visual areas for those participants who produced the most accurate tracing under mirror-reversed vision. Altogether, these findings are consistent with a task-dependent increase of the weight given to the relevant visual information for controlling movements. In this light, the increased sensitivity to visual inputs might have served to prepare and promote visual information for the broad range of perceptual and sensorimotor processes involved when tracing the contour of the shape. More generally, the present findings are in line with the existence of a general sensory gain control mechanism driven by the state of the central nervous system and the current stimuli in a given context (Prochazka, 1989). Networks involving several neural substrates such as the thalamus (Purushothaman et al., 2012; Womelsdorf et al., 2014), the prefrontal cortex (Barceló et al., 2000; Gregoriou et al., 2014), the cerebellum (Knight et al., 1999), or the brain valuation system (Lebreton et al., 2009) may have contributed to modulate allocation of processing resources of the relevant inputs in the visual cortices.

Supplementary data to this article can be found online at http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.033.

Acknowledgments

This study was funded by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS, program DEFI-SENS) (75111). We thank Didier Louber for technical assistance, Franck Buloup for developing the software Docometre used for data acquisition, Marcel Kaszap for developing the software Analyse used for data processing, Jéremy Danna for developing the software used for kinematic data processing, and Gerome Manson for helpful comments.

References

Allison, T., Hume, A.L., Wood, C.C., Goff, W.R., 1984. Developmental and aging changes in somatosensory, auditory and visual evoked potentials. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 58, 14–24.
Andersen, R.A., Buneo, C.A., 2002. Intentional maps in posterior parietal cortex. Annu. Rev. Neurosci. 25, 189–220.
Andresen, R.A., 1987. Inferior parietal lobule in spatial perception and visuomotor integration. The handbook of physiology, section I: the nervous system, volume V. Higher functions of the brain part 2. In: Plum, F., Mountcastle, V.B., Geiger, S.R., Bethesda, M.D. (Eds.), American Physiological Society, pp. 483–518.
Baillet, S., Mosher, J.C., Leahy, R.M., 2001. Electromagnetic brain mapping. IEEE Signal Process. Mag. 18, 14–30.
Balslev, D., Christensen, L.O., Lee, J.-H., Law, I., Paulson, O.B., Miall, R.C., 2004. Enhanced accuracy in novel mirror drawing after repetitive transcranial magnetic stimulation-induced proprioceptive deafferentation. J. Neurosci. 24, 9698–9702.
Barcelo, F., Suwazono, S., Knight, R.T., 2000. Prefrontal modulation of visual processing in humans. Nat. Neurosci. 3, 399–403.
Baumann, S., Meyer, M., Jäncke, L., 2008. Enhancement of auditory-evoked potentials in musicians reflects an influence of expertise but not selective attention. J. Cogn. Neurosci. 20, 2238–2249.
Bernier, P.M., Burle, B., Vidal, F., Hasbroucq, T., Blouin, J., 2009. Direct evidence for cortical suppression of somatosensory afferents during visuomotor adaptation. Cereb. Cortex 19, 2106–2113.
Blouin, J., Saradjian, A.H., Lebar, N., Guillaume, A., Mouchnino, L., 2014. Opposed optimal strategies of weighting somatosensory inputs for planning reaching movements towards visual and proprioceptive targets. J. Neurophysiol. 112, 2290–2301.
Bour, L.J., Aramideh, M., de Visser, B.W., 2000. Neurophysiological aspects of eye and eyelid movements during blinking in humans. J. Neurophysiol. 83, 166–176.
Bracci, S., Cavina-Pratesi, C., Ietswaart, M., Caramazza, A., Peelen, M.V., 2012. Closely overlapping responses to tools and hands in left lateral occipitotemporal cortex. J. Neurophysiol. 107, 1443–1456.
Brincat, S.L., Connor, C.E., 2004. Underlying principles of visual shape selectivity in posterior inferotemporal cortex. Nat. Neurosci. 7, 880–886.
Brodeur, M., Bacon, B.A., Renoult, L., Prevost, M., Lepage, M., Debruille, J.B., 2008. On the functional significance of the P1 and N1 effects to illusory figures in the notch mode of presentation. PLoS One 3, e3505.
Callaway, E.M., 1998. Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. Annu. Rev. Neurosci. 21, 47–74.
Callaway, E., Halliday, R., 1982. The effect of attentional effort on visual evoked potential N1 latency. Psychiatry Res. 7, 299–308.
Chao, L.L., Haxby, J.V., Martin, A., 1999. Attribute-based neural substrates in temporal cortex for perceiving and knowing about objects. Nat. Neurosci. 2, 913–919.
Chawla, D., Rees, G., Friston, K.J., 1999. The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. Nat. Neurosci. 2, 671–676.
Chawla, D., Lumer, E.D., Friston, K.J., 2000. Relating macroscopic measures of brain activity to fast, dynamic neural interactions. Neural Comput. 12, 2805–2821.
Chen, Y., Martinez-Conde, S., Macknik, S.L., Bereshpolova, Y., Swadlow, H.A., Alonso, J.M., 2008. Task difficulty modulates the activity of specific neuronal populations in primary visual cortex. Nat. Neurosci. 11, 974–982.
Clower, D.M., Hoffman, J.M., Votaw, J.R., Faber, T.L., Woods, R.P., Alexander, G.E., 1996. Role of the posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. Nature 383, 618–621.
Coburn, K.L., Amoss, R.T., Arruda, J.E., Kizer, L.D., Marshall, Y.S., 2005. Effects of flash mode and intensity on P2 component latency and amplitude. Int. J. Psychophysiol. 55, 323–331.
Corbetta, M., Shulman, G.L., 2002. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. Nat. Rev. Neurosci. 3, 201–215.
Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L., Petersen, S.E., 1990. Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. Science 248, 1556–1559.
Corbetta, M., Kincade, J.M., Ollinger, J.M., McAvoy, M.P., Shulman, G.L., 2000. Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. Nat. Neurosci. 3, 292–297.
Creem-Regehr, S.H., Lee, J.N., 2005. Neural representations of graspable objects: are tools specials? Cogn. Brain Res. 22, 457–469.
Culham, J.C., Danckert, S.L., De Souza, J.F., Gati, J.S., Menon, R.S., Goodale, M.A., 2003. Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas. Exp. Brain Res. 153, 180–189.
Cybulska-Klosowicz, A., Meftah, E.M., Raby, M., Lemieux, M.L., Chapman, C.E., 2011. A critical speed for gating of tactile detection during voluntary movement. Exp. Brain Res. 210, 291–301.
Della-Maggiore, V., McIntosh, A.R., 2005. Time course of changes in brain activity and functional connectivity associated with long-term adaptation to a rotational transformation. J. Neurophysiol. 93, 2254–2262.
Di Russo, F., Spinelli, D., 1999. Electrophysiological evidence for an early attentional mechanism in visual processing in humans. Vis. Res. 39, 2975–2985.
Di Russo, F., Stella, A., Spitoni, G., Strappini, F., Sdoia, S., Galati, G., Hillyard, S.A., Spinelli, D., Pitzalis, S., 2012. Spatiotemporal brain mapping of spatial attention effects on pattern-reversal ERPs. Hum. Brain Mapp. 33, 1334–1351.
DiCarlo, J.J., Zoccolan, D., Rust, N.C., 2012. How does the brain solve visual object recognition? Neuron 73, 415–434.
Dilks, D.D., Julian, J.B., Kubilius, J., Spelke, E.S., Kanwisher, N., 2011. Mirror-image sensitivity and invariance in object and scene processing pathways. J. Neurosci. 31, 11305–11312.
Egner, T., Hirsch, J., 2005. Cognitive control mechanisms resolve conflict through cortical amplification of task-relevant information. Nat. Neurosci. 8, 1784–1790.
Ellemberg, D., Lavoie, K., Lewis, T.L., Maurer, D., Lepore, F., Guillemot, J.-P., 2003. Longer VEP latencies and slower reaction times to the onset of second-order motion than to the onset of first-order motion. Vis. Res. 43, 651–658.
Elliott, D., Allard, F., 1985. The utilization of visual feedback information during rapid pointing movements. Q. J. Exp. Psychol. A Hum. Exp. Psychol. 37, 407–425.
Ernst, Z.R., Boynton, G.M., Jazayeri, M., 2013. The spread of attention across features of a surface. J. Neurophysiol. 110, 2426–2439.
Gibson, J.J., 1977. The theory of affordances. In: Shaw, Robert, Bransford, John (Eds.), Perceiving, Acting, and Knowing.
Gramfort, A., Papadopoulo, T., Olivi, E., Clerc, M., 2010. OpenMEEG: opensource software for quasistatic bioelectromagnetics. Biomed. Eng. Online 9, 45.
Gregoriou, G.G., Rossi, A.F., Ungerleider, L.G., Desmione, R., 2014. Lesion of prefrontal cortex reduce attentional modulation of neuronal responses and synchrony in V4. Nat. Neurosci. 17, 1003–1011.
Hagler, D.J., 2014. Visual field asymmetries in visual evoked responses. J. Vision 14 (13), 1–19.
Hallez, H., Vanrumste, B., Grech, R., Muscat, J., De Clercq, W., Vergult, A., D'Asseler, Y., Camilleri, K.P., Fabri, S.G., Van Huffel, S., Lemahieu, I., 2007. Review on solving the forward problem in EEG source analysis. J. Neuroeng. Rehabil. 4, 46.
Heinze, H.J., Mangun, G.R., Burchet, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Münte, T.F., Gös, A., Scherg, M., Johannes, S., Hundeshagen, H., Gazzaniga, M.S., Hillyard, S.A., 1994. Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. Nature 372, 543–546.
Hughes, G., Waszak, F., 2011. ERP correlates of action effect prediction and visual sensory attenuation in voluntary action. NeuroImage 56, 1632–1640.
Husain, M., Nachev, P., 2007. Space and the parietal cortex. Trends Cogn. Sci. 11, 30–36.
Jack, A.I., Shulman, G.L., Snyder, A.Z., McAvoy, M., Corbetta, M., 2006. Separate modulations of human V1 associated with spatial attention and task structure. Neuron 51, 135–147.
Johnson-Frey, S.H., Newman-Norlund, R., Grafton, S.T., 2005. A distributed left hemisphere network active during planning of everyday tool use skills. Cereb. Cortex 15, 681–695.
Kelly, S.P., Gomez-Ramirez, M., Foxe, J.J., 2008. Spatial attention modulate initial afferent activity in human primary visual cortex. Cereb. Cortex 18, 2629–2636.
Kerns, J.G., Cohen, J.D., MacDonald, A.W., Cho, R.Y., Stenger, V.A., Carter, C.S., 2004. Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control. Science 303, 1023–1026.
Klemen, J., Chambers, C.D., 2012. Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions. Neurosci. Biobehav. Rev. 36, 111–133.
Knecht, S., Kunesch, E., Buchner, H., Freund, H.J., 1993. Facilitation of somatosensory evoked potentials by exploratory finger movements. Exp. Brain Res. 95, 330–338.
Knight, R.T., Staines, W.R., Swick, D., Chao, L.L., 1999. Prefrontal cortex regulates inhibition and excitation in distributed neural networks. Acta Psychol. 101, 159–178.
Koessler, L., Maillard, L., Benhadid, A., Vignal, J.P., Felblinger, J., Vespignani, H., Braun, M., 2009. Automated cortical projection of EEG sensors: anatomical correlation via the international 10–10 system. NeuroImage 46, 64–72.
Kourtzi, Z., Connor, C.E., 2011. Neural representations for object perception: structure, category, and adaptive coding. Annu. Rev. Neurosci. 34, 45–67.
Kourtzi, Z., Kanwisher, N., 2000. Activation in human MT/MST by static images with implied motion. J. Cogn. Neurosci. 12, 48–55.
Kravitz, D.J., Saleem, K., Baker, C.I., Mishkin, M., 2011. A new neural framework for visuospatial processing. Nat. Rev. 12, 217–230.
Kremláček, J., Kuba, M., Chlubnová, J., Kubov, Z., 2004. Effect of stimulus localisation on motion-onset VEP. Vision Res. 44, 2989–3000.
Lajoie, Y., Paillard, J., Teasdale, N., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., Lamarre, Y., 1992. Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects visuoproprioceptive conflict. Neurology 42, 1104.
Lebreton, M., Jorge, S., Michel, V., Thirion, B., Pessiglione, M., 2009. An automatic valuation system in the human brain: evidence from functional neuroimaging. Neuron 64, 431–439.
Lemieux, L.G., Simoneau, M., Tessier, J.-F., Billot, M., Blouin, J., Teasdale, N., 2014. Balance control interferes with the tracing performance of a pattern with mirror-reversed vision in older persons. Age 36, 823–837.
Levine, M.W., McAnany, J.J., 2005. The relative capabilities of the upper and lower visual hemifields. Vision Res. 45, 2820–2830.
Livingstone, M., Hubel, D., 1988. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. Science 240, 740–749.

Luck, S., Chelazzi, L., Hillyard, S., Desmione, R., 1997. Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2 and V4 of macaque visual cortex. J. Neurophysiol. 77, 24–42.
McAdams, C.J., Reid, R.C., 2005. Attention modulates the responses of simple cells in monkey primary visual cortex. J. Neurosci. 25, 11023–11033.
McIntosh, R.D., Mulroue, A., Blangero, A., Pisella, L., Rossetti, Y., 2011. Correlated deficits of perception and action in optic ataxia. Neuropsychologia 49, 131–137.
McKeefry, D.J., Watson, J.D.G., Frackowiak, R.S.J., Fong, K., Zeki, S., 1997. The activity in human areas V1/V2, V3, and V5 during the perception of coherent and incoherent motion. NeuroImage 5, 1–12.
Miall, C., Cole, J., 2007. Evidence for stronger visuo-motor than visuo-proprioceptive conflict during mirror drawing performed by a deafferented subject and control subjects. Exp. Brain Res. 176, 432–439.
Mountcastle, V.B., Lynch, J.C., Georgopoulos, A., Sakata, H., Acuna, C., 1975. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. J. Neurophysiol. 38, 871–908.
Müller, N.G., Bartelt, O.A., Donner, T.H., Villringer, A., Brandt, S.A., 2003. A physiological correlate of the "zoom lens" of visual attention. J. Neurosci. 23, 3561–3565.
Murray, S.O., Wojciulik, E., 2004. Attention increases neural selectivity in the human lateral occipital cortex. Nat. Neurosci. 7, 70–74.
Mutha, P.K., Sainburg, R.L., Haaland, K.Y., 2011. Left parietal regions are critical for adaptive visuomotor control. J. Neurosci. 31, 6972–6981.
Newsome, W.T., Paré, E.B., 1988. A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). J. Neurosci. 8, 2201–2211.
O'Craven, K.M., Downing, P.E., Kanwisher, N., 1999. fMRI evidence for objects as the unit of attentional selection. Nature 401, 584–587.
Orban, G.A., Dupont, P., De Bruyn, B., Vogels, R., Vandenberghe, R., Mortelmans, L., 1995. A motion area in human visual cortex. Proc. Natl. Acad. Sci. 92, 993–997.
Pisella, L., Mattingley, J.B., 2004. The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect. Neurosci. Biobehav. Rev. 28, 181–200.
Portas, C.M., Rees, G., Howseman, A.M., Josephs, O., Turner, R., Frith, C.D., 1998. A specific role for the thalamus in mediating the interaction of attention and arousal in humans. J. Neurosci. 18, 8979–8989.
Prochazka, A., 1989. Sensorimotor gain control: a basic strategy of motor systems? Prog. Neurobiol. 33, 281–307.
Purushothaman, G., Marion, R., Li, K., Casagrande, V.A., 2012. Gating and control of primary visual cortex by pulvinar. Nat. Neurosci. 15, 905–912.
Reichenbach, A., Bresciani, J.P., Peer, A., Bülthoff, H.H., Thielscher, A., 2010. Contributions of the PPC to online control of visually guided reaching movements assessed with fMRI-guided TMS. Cereb. Cortex 21, 1602–1612.
Ress, D., Backus, B.T., Heeger, D.J., 2000. Activity in primary visual cortex predicts performance in a visual detection task. Nat. Neurosci. 3, 940–945.
Rozzi, S., Ferrari, P.F., Bonini, L., Rizzolatti, G., Fogassi, L., 2008. Functional organization of inferior parietal lobule convexity in the macaque monkey: electrophysiological characterization of motor, sensory and mirror responses and their correlation with cytoarchitectonic areas. Eur. J. Neurosci. 28, 1569–1588.
Saenz, M., Buracas, G.T., Boynton, G.M., 2002. Global effects of feature-based attention in human visual cortex. Nat. Neurosci. 5, 631–632.
Salmelin, R., Baillet, S., 2009. Electromagnetic brain imaging. Hum. Brain Mapp. 30, 1753–1757.
Saradjian, H., Tremblay, L., Perrier, J., Blouin, J., Mouchnino, L., 2013. Cortical facilitation of proprioceptive inputs related to gravitational balance constraints during step preparation. J. Neurophysiol. 110, 397–407.
Singh-Curry, V., Husain, M., 2009. The functional role of the inferior parietal lobe in the dorsal and ventral stream dichotomy. Neuropsychologia 47, 1434–1448.
Staines, W.R., Graham, J., Black, S.E., McIlroy, W.E., 2002. Task-relevant modulation of contralateral and ipsilateral primary somatosensory cortex and the role of prefrontal-cortical sensory gating system. NeuroImage 15, 190–199.
Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J.C., Pantazis, D., Leahy, R.M., 2011. Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. Comput. Intell. Neurosci. 2011, 8.
Tanaka, K., 1996. Inferotemporal cortex and object vision. Annu. Rev. Neurosci. 19, 109–139.
Tankus, A., Fried, I., 2012. Visuomotor coordination and motor representation by human temporal lobe neurons. J. Cogn. Neurosci. 24, 600–610.
Treue, S., Maunsell, H.R., 1996. Attentional modulation of visual motion processing in cortical area MT and MST. Nature 382, 539–541.
Webster, M.J., Bachevalier, J., Ungerleider, L.G., 1994. Connections of inferior temporal areas TEO and TE with parietal and frontal cortex in macaque monkeys. Cereb. Cortex 4, 470–483.
Womelsdorf, T., Valiante, T.A., Sahin, N.T., Miller, K.J., Tiesinga, P., 2014. Dynamic circuit motifs underlying rhythmic gain control, gating and integration. Nat. Neurosci. 17, 1031–1039.
Woodworth, R.S., 1899. The accuracy of voluntary movement. Psychol. Rev. 3 (Supplement 2).
Wykowska, A., Schubö, A., Hommel, B., 2009. How you move is what you see: action planning biases selection in visual search. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 35, 1755.
Zelaznik, H.Z., Hawkins, B., Kisselburgh, L., 1983. Rapid visual feedback processing in single-aiming movements. J. Mot. Behav. 15, 217–236.

Chapitre VII Etude N°2:

VII.1 Résumé de l'article N°2

Un certain nombre d'études ont mis en évidence que les informations visuelles et somatosensorielles sont traitées par notre cerveau en fonction de leur niveau d'utilité/pertinence pour le contrôle du mouvement volontaire dans un contexte donné. Cependant les oscillations cérébrales reflétant l'état de ces processus restent relativement inexplorées. Dans cette étude en électroencéphalographie (EEG) chez l'Homme, nous avons réalisé la décomposition fréquentielle de l'activité présente au niveau des cortex visuels, somatosensoriels et pariétaux postérieurs alors que les participants suivaient les contours d'un polygone irrégulier avec un curseur contrôlé par l'intermédiaire d'un stylet sur une tablette graphique. De manière imprévisible pour les participants, un angle de 120° était introduit entre les mouvements de la main et celui du curseur durant leur tracé, créant une situation d'incongruence visuo-somatosensorielle. Nous avons mis en évidence que la puissance des bandes de fréquences alpha (8-12 Hz) et beta (15-25 Hz) diminuait significativement au niveau des cortex occipitaux et pariétaux postérieurs lors de l'incongruence sensorielle comparée à une situation où les retours visuels n'étaient pas perturbés. Ce résultat supporte l'idée d'une augmentation du traitement des informations visuelles en fonction de leur utilité/pertinence pour réaliser une tâche. Parallèlement, nous avons trouvé une diminution concomitante de la puissance des bandes de fréquences beta et gamma (50-80 Hz) au niveau des cortex somatosensoriels. La diminution de la puissance beta refléterait une augmentation du traitement des informations somatosensorielles, possiblement reliée à la mise en place des processus adaptatifs à la situation d'incongruence. La diminution de la puissance gamma pourrait refléter un état non adapté des participants à la situation d'incongruence, se traduisant par une diminution de l'intégration des informations somatosensorielles. La diminution de l'intégration de ces informations pourrait potentiellement être à l'origine d'une diminution de la force perçue de l'incongruence, favorisant la performance dans les premières phases d'adaptation à la situation d'incongruence. Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent l'existence d'un système de pondération des informations visuelles et somatosensorielles en fonction de leur utilité/pertinence pour contrôler le mouvement volontaire en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle.

VII.2 Article N°2

On the neural basis of sensory weighting: Alpha, beta and gamma modulations during the online control of complex movements

Nicolas Lebar, Jérémy Danna, Simon Moré, Laurence Mouchnino, Jean Blouin

On the neural basis of sensory weighting: Alpha, beta and gamma modulations during the online control of complex movements

Running title: Sensory re-weighting during movements

Authors: Nicolas Lebar, Jérémy Danna, Simon Moré, Laurence Mouchnino, Jean Blouin

Laboratory of Cognitive Neuroscience, FR 3C 3512,

Aix-Marseille University and CNRS, Marseille, France

ADDRESS FOR CORRESPONDANCE:

Jean Blouin
Laboratory of Cognitive Neuroscience
Aix-Marseille University and CNRS
3 Place Victor Hugo
Marseille, 13001 France
Email: jean.blouin@univ-amu.fr
Phone (+33) 413 550 946
Fax (+33) 413 550 956

Abstract

Previous studies have revealed that visual and somatosensory information is processed as a function of its relevance during movement execution. However, brain oscillatory activity associated with the processing of task relevant sensory inputs during the online control of movements remains largely unexplored. We thus performed spectral decompositions of ongoing neural activities within the somatosensory and visual areas while human participants performed a complex visuomotor task. In this task, participants followed the outline of irregular polygons with a pen-controlled cursor. At unpredictable times, the motion of the cursor deviated 120° with respect to the actual pen position creating an incongruence between visual and somatosensory inputs, and increasing importance of visual feedback to control the movement as suggested in previous studies. We found that alpha and beta power significantly decreased in the occipito-parietal area during sensory incongruence when compared to unperturbed conditions. This result is in line with an increased gain of visual inputs that served visuo-spatial processes during sensory incongruence. In parallel, we also found a simultaneous decrease of gamma and beta power in sensorimotor areas which has not been reported previously. The gamma desynchronization suggests a reduced integration of somatosensory inputs for controlling movements with sensory incongruence while beta ERD could be more specifically linked to sensorimotor adaptation processes.

Introduction

Our capacity to allocate resources to relevant sensory information is a central tenet in establishing proper and safe interactions with our environment. According to prevailing theories of motor control, this would involve increasing feedback gains of pertinent sensory inputs and decreasing the gains of irrelevant sensory inputs (e.g., Ernst et al. 2002; Todorov and Jordan 2002; Scott 2004). This theoretical assumption has received considerable support from studies in which human participants performed goal-directed movements with incongruent visual and somatosensory feedback (Rossetti et al. 1995; Sober and Sabes 2003; Sarlegna and Sainburg 2007). Seeing our hand movements through a mirror or moving a cursor with a computer mouse are examples of contexts where the mapping between these sensory inputs is altered. Consistent with sensory gain control theories, Bernier et al. (2009) found that the amplitude of evoked potentials recorded in the somatosensory cortex (SEP) following

median nerve stimulation is substantially smaller when drawing with mirror-reversed vision compared to normal vision. This reduction in SEP amplitude was interpreted as a result of the functional re-weighting of visual and proprioceptive inputs to facilitate movement performance during sensory conflict (Lajoie et al. 1992; Balslev et al. 2004; Bernier et al. 2009). Evidence for visual information up-regulation has also been noted for movements with incongruent sensory feedback, as accurate participants showed greater sensitivity to visual inputs when performing movements in mirror reversed vision (Lebar et al. 2014).

To date, the neural mechanisms underlying the weighting of afferent inputs when controlling movements with incongruent visual and somatosensory feedback are poorly understood. We set out to shed light on this issue by investigating neural oscillations within the visual and somatosensory cortices in humans. Our approach builds on the current consensus that functional processing of sensory inputs is associated with distinct band-specific neural oscillations within the cerebral cortex. For instance, alpha oscillations (~8-12Hz) are considered to be a local marker of the level of excitability of the somatosensory and visual cortices, with a smaller alpha power being associated with greater excitability (Pfurtscheller and Lopes da Silva 1999; Anderson and Ding 2011). The power of alpha is therefore thought to be lowest when sensory inputs are task-relevant (e.g. Haegens et al. 2011). On the other hand, beta oscillations (~15-25Hz) predominate during unchanged states (*status quo*) of the sensorimotor cortex and largely decrease prior to (~1-2 s) and during movements. Therefore, beta desynchronization in the somatosensory cortex is classically associated with the processing, or preparation to process, somatosensory inputs (Chatrian et al. 1959; Pfurtscheller and Lopes da Dilva 1999; Cheyne et al. 2003; van Ede et al. 2011, 2012). From a functional point of view, the power of alpha and beta has been found to be inversely related to sensory detectability and discriminability (Ergenoglu et al. 2004; Hanslmayr et al. 2007; van Dijk et al. 2008; Romei et al. 2010), and also to the speed of visual and motor information processing (Thut et al. 2006; Zhang et al. 2008; Pogosyan et al. 2009). In this light, the co-modulation of alpha and beta power might provide an efficient mechanism to contextually weight visual and somatosensory inputs, according to their relevance, during movement control.

Contrary to alpha and beta oscillations, gamma oscillations (>30Hz) increase in the visual and somatosensory cortices during visual and proprioceptive stimulation. Gamma power is

therefore frequently reported as being negatively correlated with the alpha and beta power (Tallon-Baudry and Bertrand 1999; Pfurtscheller et al. 2003). Contributing to a higher level of sensory information processing, gamma oscillations are considered as neural markers of unimodal and multimodal sensory binding (Ghazanfar et al. 2008; Maier et al. 2008; Wang 2010, Engel et al. 2012, Krebber et al. 2015). For instance, gamma response over occipital electrodes is observed following the presentation of two coherent visual stimuli (Tallon-Baudry et al. 1996). This response is absent when a visual stimulus is presented simultaneously with a non-coherent visual (Tallon-Baudry et al. 1996) or non-visual stimuli (Ghazanfar et al. 2008; Maier et al. 2008; Krebber et al. 2015). In the case of incongruent visuo-tactile stimulation, this decrease of gamma power is not only observed over the visual cortex but is also found centrally, over the somatosensory cortex (Krebber et al. 2015). These latter findings are also consistent with the suggestion that gamma oscillations serve to connect neural populations that encode stimuli of different sensory modalities (Wang 2010).

Examination of the spectral content of cortical neural oscillations therefore suggests that multiple flexible mechanisms could intervene to dynamically weight sensory information during the control of movement. However, two important points emerge from the literature that currently precludes drawing firm conclusions regarding these mechanisms. First, current assumptions on the link between neural oscillations and sensory re-weighting primarily derive from studies in which the sensory inputs were task-irrelevant–or relevant for non-motor processes (e.g., visual, tactile or pain perception). Second, in studies targeting sensorimotor processes, neural oscillations were principally assessed either during the planning phase of the movements or during discrete motor actions of short duration (<1 s).

Against this backdrop, we investigated the mechanisms underlying feedback gain modulation by assessing the oscillatory activity of the cerebral cortex when individuals controlled their movements online with either a congruence or incongruence between visual and somatosensory feedback. Importantly, exposure to the sensory incongruence was set to be sufficiently long (i.e., ~6-10 s for each trial) to allow this assessment during the movement itself (rather than before or after movement). Greater alpha and beta desynchronizations were respectively observed in the occipito-parietal and parieto-central cortices in accordance with the hypothesis of greater processing of visual and somatosensory information during sensory incongruence. However, the sensory incongruence also elicited a bilateral decrease

of gamma power in the somatosensory cortices, suggesting reduced transmission of somatosensory inputs within the large sensorimotor brain network. We suggest that these changes in the power of band-specific oscillations reflect a re-weighting of visual and somatosensory inputs according to their relevance in the online guidance of movements and in the processes more specifically related to sensory recalibration.

Materials and Method

Participants

Eighteen right-handed participants, aged between 22 and 38 years old (mean: 26 ± 4yrs (SD), 10 females, 8 males) participated to the experiment. Prior to recruitment, the participants underwent the Edinburgh Handedness Inventory 2 test to ensure that they were right-handed. A score of zero to this test indicates no preference for either hand while a score of 100 or -100 reveals a maximal preference for the right or left hand, respectively. The participants' scores ranged between 20 and 100 (mean 79 ± 25 (SD)). The participants signed informed consent documents prior to the experiment according to the 1964 Helsinki declaration, and were paid for their participation to the study.

Apparatus and stimuli

A schematic representation of the experimental set-up is shown in Figure 1. The set-up was structured in 3 levels: a top level with a computer screen oriented downward, a mid-level with a semi-reflecting glass and a lower level with a digitizing tablet laid on a table. The glass was positioned at an equal distance between the screen and the digitizing tablet. With this configuration, the images projected by the screen appeared as virtual images on the digitizing table. As a panel prevented direct vision of the screen and because the experimental set-up was located in a dark chamber, these virtual images were the only visual information that the participants could see.

The participants' task was to follow, as precisely as possible, the outline of two-dimensional shapes with a cursor controlled by the tip of a digitizing pen held in their right hand. Visual feedback of the tip of the pen was provided by a 3-mm white dot. The presentation of visual stimuli and the collection of hand trajectories were controlled using custom MATLAB (Mathworks) program and the Psychophysics toolboxes (Brainard 1997; Pelli

1997). Six different irregular white polygons were used (Fig. 2A shows one of them). These shapes were displayed on a black background and consisted of 10 thin (1 mm) straight lines (10 angles) whose lengths varied between 31-90 mm. The total perimeter was 186 mm for all shapes.

Experimental task

Main experiment

The temporal organization of the trials is depicted in Fig. 2A. Each trial started with the presentation of a shape to draw and the pen cursor. At this time, the participants had to bring the cursor to the starting position. The latter was indicated by a red circle positioned at a randomly-selected angle of the polygon. Then, 8 s after hearing a preparatory beep signal, a portion (i.e., 7 mm) of the polygon adjacent to the starting point turned green. This served as a go signal to start tracing the shape in the direction of the green segment. Hereafter, the 8s-period between the preparatory and go signals will be referred to as the *Static* condition. For a random period of time (8 s ± 2), the cursor provided veridical visual feedback of the tip of the pen (period referred to as the *Congruent* condition). After this time and until the end of the trial (i.e., 8 s ± 2), the cursor either continued to provide veridical visual feedback (24 trials) or deviated 120° clockwise or counterclockwise (24 trials for each direction) with respect to the actual pen position (hereafter called *Incongruent* condition*)*. In this latter condition, with altered visual feedback of the pen, the information carried by visual and somatosensory signals became incongruent, thereby increasing tracing difficulty (Lajoie et al. 1992; Balslev et al. 2004; Gagné-Lemieux et al. 2014). The angle of 120° was chosen based on pilot experiments to maximize difficulty. Participants were instructed to bring the pen's cursor back to the point where it left the polygon when tracing errors occurred. For both the behavioral and electrophysiological analyses, we pooled trials with clockwise and counterclockwise cursor deviations in a single Incongruent condition composed of 48 trials. The duration of both the Congruent and Incongruent conditions (i.e., 8 s ± 2) was sufficiently long for investigating the neural strategies (i.e. change of frequency-band power) when participants controlled their movements with either normal or perturbed visual feedback. The duration of each condition (i.e., Static, Congruent, Incongruent) was set such that each trial lasted 24 s.

In all conditions, the participants had to keep their gaze on the cursor. In the tracing conditions, fixation on the pen constitutes natural behavior, thus none of the participants reported any difficulties complying with these instructions. In both the Congruent and Incongruent conditions, the participants were asked to produce slow tracing movements to minimize contamination of the EEG signals by fast pursuit eye movements and large activation of arm muscles during tracing. An experimenter gave a demonstration of acceptable tracing speeds prior to the experimental session (offline analyses yielded a mean tracing velocities of 2.45 mm/s). The experimenter also verified that the participants complied with this velocity requirement using the tracing feedback on a computer screen. Corrective instructions were provided between trials when necessary.

The present study aimed at investigating the neural processes implemented when movements are controlled online with incongruent somatosensory and visual feedback. Thus, our experimental paradigm was built in order to minimize participants' adaptation to novel sensory environment: (1) participants had to trace 6 different shapes which were randomly presented, (2) both the starting position and the tracing direction (i.e., clockwise or counterclockwise) changed for each presentation of a given shape, (3) the presentation of the Incongruent 120° and Incongruent -120° conditions was pseudo-randomly presented alongside trials without sensory incongruence. Moreover, in order to reduce the participants' possibility to anticipate the sensory incongruence, the Incongruent conditions occurred only in two-thirds of the trials (i.e., 48 out of 72 trials) and started at a random period of time (8 s ± 2) after the Congruent condition onset. These precautions to minimize adaptation and anticipation to the sensory incongruence were particularly important in the light of the behavioral and electrophysiological analyses (e.g., for the representativeness of the condition-averaged data, see below).

Control experiment

In the protocol described above, the Incongruent condition always occurred after both the Static and Congruent conditions (i.e., ~18 s after the preparatory beep signal). This ordering of the experimental conditions raises the possibility that any change of frequency power observed in the Incongruent condition could have resulted from uncontrolled time-related effects. However, the number of trials without sensory incongruence (i.e. 24) was too small in

the main experiment to compare the neural oscillations between the initial and the final stages of the tracings. Thus, we conducted an additional experiment with 50 trials wherein participants traced the polygons only with veridical visual feedback of the pen's position to specifically control for potential time-related effects.

Twelve right-handed participants, aged between 22 and 32 years old (mean age 27 ± 4 yrs (SD), 6 females) were recruited. Six of them also participated to the main experiment. All participants underwent the Edinburgh Handedness Inventory2 test (see above for details). They all showed a right hand preference with scores between 47 and 100 (mean 86 ± 23 (SD)). Each participant signed an informed consent. All procedures and protocols were in accordance with the 1964 Helsinki declaration and approved by the local Ethics Committee.

The set-up and procedure (including trial durations) were the same as in the main experiment. The only difference was that for all trials (i.e. 50), the Static and the Congruent conditions were followed by a second period of tracing with congruent feedback. Hereafter, this latter time period will be referred to as *Congruent-bis* condition (see Fig. 2A).

Data recordings and reduction

Behavior

Data from the digitizing tablet (Wacom Intuos 4) were recorded in text format for each participant. We extracted for each time point the x and y spatial coordinates of the cursor on the screen (resolution 1280x768, refresh rate: 160Hz). We also saved the spatial coordinates of the shape used for each trial. These data were stored for off-line analyses.

Tracing performance in the Congruent and Incongruent conditions was assessed using three criteria: (1) the *distance error* index, which was defined as the ratio between the total distance covered by the digitizing pen and the total length of all drawn segments. The closer this error index is to 1, the more efficient the participant was at tracing (an index of 1 indicating perfect tracing); (2) the *radial error* index, which was calculated by first computing the shortest radial distance between each point of the tracing trajectory and the polygon and then by averaging the radial distance obtained over the total duration of the trials; (3) Although it was constrained and controlled by the experimenter, we also computed and analyzed the *average speed* of the tracing as it could potentially affect neural oscillations (e.g., gamma power could increase in the occipital cortex with speed of the visual stimulus, Gray et al. 1997). The distance

and radial error indices provided estimates of the spatial accuracy of the tracings while the average speed provided information regarding the dynamical features of the tracing movements.

Electroencephalography (EEG)

Electroencephalographic (EEG) signals were recorded continuously from 64 pre-amplified Ag/AgCl electrodes (Active-two-Biosemi) embedded on an elastic cap in accordance with the extended 10/20 system. Specific to the Biosemi system, the ground electrode was replaced with two separate electrodes, a Common Mode Sense (CMS) active electrode and a Driven Right Leg (DRL) passive electrode. These 2 electrodes, located near Pz and POz electrodes, form a feedback loop, which drives the average potential of the subject (the Common Mode voltage) as close as possible to the analog-digital converter (ADC) reference voltage in the AD-box. The EEG signals were digitized at a sampling rate of 2048 Hz (DC 268 Hz, 3 dB/octave) and saved for off-line analyses.

Off-line data preprocessing and analyses were performed using EEGLAB Matlab (Delorme and Makeig 2004) and FieldTrip (Oostenveld 2011). The EEG recordings were re-referenced to the average signals of both mastoid electrodes except for one participant for whom the right mastoid was used as a reference because of the high level of noise on the other electrode. 50 Hz (AC sector) and 160 Hz (screen refresh rate) were subtracted from the signals (bandwidth: 1 Hz). Ocular artifacts (e.g., blinks, saccades) were subtracted from the EEG recordings by removing the corresponding component as revealed by the independent component analyses (ICA). We then applied a spatial filter (surface Laplacian, Perrin et al. 1989; order term of the Legendre polynomial=10, smoothing=1e-5, m=4) thereby increasing the topographical selectivity by filtering out volume-conducted potentials. This surface Laplacian filter estimates the potential at the dura, increasing the spatial resolution of the data from ~10 cm to ~2cm (Law et al. 1993; Nunez 2000).

We created epochs of 8 s time-locked at the onset (0 s to 8 s) of either the Static, Congruent (i.e. movement onset), Incongruent, and Congruent-bis conditions (the latter for the control experiment). Epochs were then visually inspected and those still presenting artifacts were rejected. On average, we kept 45 (out of 48) epochs per condition.

We computed alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) and gamma (50-80 Hz) event related desynchronization/synchronization (ERD/ERS) using Morlet wavelet transforms relative to a 2 s window baseline in the Static condition (from 2 s to 4 s, see Fig. 2B). The signals were then expressed, for each frequency band, as a change of power (dB) with respect to this baseline. We addressed the time/frequency trade-off issue of the frequency analyses by choosing to enhance the spectral precision of the analyses at the expense of their temporal precision. We thus employed a relatively high number of wavelet cycles (cycles=7, step=0.5 Hz). For each participant and analyzed electrode (see below), we then extracted the power average from 4 s windows (from 2 s to 6 s in the 8 s segments) for each condition (Static, Congruent, Incongruent). We purposely selected time-windows (baseline and analyzed windows) that were away (2 s) from condition's onset in order to avoid neural activity related to the transition between the different conditions and to prevent edge effects (wavelet coefficients are weaker at the beginning and end of the time series, Cazelles et al. 2008). This ensured that each time-window provided a representative picture of the neural mechanisms in each sensory condition.

The power of alpha, beta, and gamma oscillatory activities of the somatosensory cortices were computed using the electrodes C3 (left hemisphere, contralateral to the drawing hand) and C4 (right hemisphere). The oscillatory activities of the visual cortex were analyzed using the electrodes overlapping the occipital cortex and the posterior regions of the temporal and parietal cortices of both hemispheres (electrodes P9, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, P10, PO7, PO3, POz, P04, P08, O1, Oz, O2, Iz, see Fig. 2D.

In order to obtain an estimation of the dynamic of the band power activity during the transitions between the conditions, we created new epochs of 16 s time-locked to these transitions (-8 s to 8 s). The epochs time-locked to movement onset allowed analyzing band power during the transition between Static and Congruent conditions. The epochs time-locked to the onset of the Incongruent condition permitted investigating the transition between the Congruent and Incongruent conditions. After visual inspection of the epochs and rejection of those still presenting artifacts, 57 epochs (out of 72) remained for the Static/Congruent transition and 42 epochs (out of 48) remained for the Congruent/incongruent transition.

For each trial, we then performed ERD/ERS transforms with Morlet wavelet from a 2 s baseline taken from the condition preceding the transition (from -6 s to -4 s, see Fig. 2C). These

analyses were performed on the EEG sources of each frequency band in order to maximize their temporal and spatial resolution. The frequency-band power was averaged at each time point for each electrode of interest, first for each participant, and then across participants for visual assessments.

Source analyses

To estimate the topography of alpha, beta, and gamma ERD/ERS resulting from the transitions between conditions, we computed electrophysiological sources using the minimum norm algorithm as implemented in Brainstorm software (Tadel et al. 2011). The sources were searched for each participant and each frequency-band using Hilbert transform, and averaged between 2s to 6s after the transitions and projected on a widely used standard for multi-subject anatomical analyses (Colin 27 from the Montreal Neurological Institute, 8000 vertices).

Electrooculography (EOG)

Electrooculographic (EOG) activity was recorded with surface electrodes placed near the right outer canthus and under the right orbit. The EOG recording was used to monitor the number of blinks and saccades and to reduce EEG artifacts related to these ocular events (see ICA method below). The EOG signals were also digitized at a sampling rate of 2048 Hz (DC 268 Hz, 3 dB/octave).

The EOG signals were then visually inspected and the number of blinks and saccades was counted to control whether the participants succeeded at fixating on the cursor in both the Congruent and Incongruent conditions.

Statistics

Behavior

We first determined whether tracing performance was altered when participants controlled their movements with incongruent somatosensory and visual feedback. This was done by comparing using paired t-tests the mean values obtained for each participant and behavioral variable (i.e., distance and radial error indices, average speed) in the Coherent and Incoherent conditions.

As specified above, we built the present study to minimize adaptation to the sensory incongruence. Nevertheless, we performed specific analyses to determine the degree to which participants adapted to their novel sensory environment in the Incongruent condition. These analyses consisted of comparing, for each performance index, the average scores obtained in the first and last 10 trials in both the Congruent and Incongruent conditions using 2 (Condition: Congruent, Incongruent) x 2 (Trial: First 10, Last 10) ANOVAs.

For all tests, we report the *p* (alpha level was set at 0.05) and *T* or *F* values, as well as the size effects (Cohen's *d*). The size effect was calculated using the formula:

$$d = (\text{mean B} - \text{mean A}) / (\text{SD [AB]})$$

With this method, *d* values of 0.2, 0.5 and 0.8 are considered to represent small, medium and large effect sizes, respectively (Cohen 1988).

EEG

Individual electrode analysis

Shapiro-Wilks tests revealed that the distributions of the frequency bands power violated the normality assumption, preventing the use of parametric ANOVAs. To deal with this issue, we compared the power of alpha, beta, and gamma frequency bands between conditions using non-parametric bootstrap-based ANOVAs. This resampling method (number of iterations = 1000; percentile bootstrap) allowed to maintain the Type I error rate at its nominal level (Darki and Oghabian 2013) while maintaining adequate levels of statistical power (Wilcox 2011, 2012). Moreover, it has been shown that bootstrapped analyses tend to increase the within-subject reliability of experimental effects on event-related responses (Di Nocera and Frelazzo 2000). Therefore, these analyses are well suited in studies focusing on induced responses (e.g., Rousselet et al. 2005; McCubbin et al. 2008), including those based on frequency domain analyses (Furlong et al. 2004). After performing the bootstrapped ANOVAs, we then computed the breakdowns with the percentile bootstrap method (R function "rmmcppb") allowing us to assess the robust significance for each comparison and electrode (Wilcox 2011, 2012). Finally, the results obtained for each of the 22 electrodes of interest were corrected for multiple comparisons using the Benjamini and Hochberg's (1995) method. We thus calculated the critical α for each electrode and contrast using the formula:

$$P[k] = ((C-k+1)*\alpha)/C$$

where P is the α critic value, k is the rank of the original p value within the list of p values to correct sorted in ascending order, C is the total number of p values to correct and α is the alpha level. A *p* value was considered significant if smaller than its corresponding *α* critic value. We will only report and discuss the results for the two contrasts of interest in the context of the present study, i.e. the Congruent/Static and Incongruent/Congruent contrasts (without referring to the Incongruent/Static contrast). For each analyzed electrode and contrast of interest, we report: the ANOVA *p* and *F* values, the *p* values from the ANOVA breakdown, the *α* critic values, and the robust size effect (Cohen's d_r, Algina et al. 2005). The d_r was computed using the average of the bootstrapped (nboot=1000) formula:

$$d_r=(\text{mean B} - \text{mean A})/((((\text{var(A)}*n-1)+(\text{var(b)}*n-1))/n-2)^{(1/2)}).$$

Cluster based permutation test

To complete the statistical analyses, we conducted a cluster-based permutation test (Maris and Oostenveld 2007). Compared to the analyses performed on individual electrodes, this non-parametric test has an advantage in dealing with mass-univariate analyses by taking into account the dependencies present in the signals (in both temporal and spatial dimensions), and to correct for them (Maris and Oosteveld 2007). The permutation test provides a different view of the data by discarding the smallest or isolated activities within the map defined by all surface electrodes (64 electrodes in the present study), therefore focusing on the biggest clusters. 5000 permutations were performed to compute the Monte Carlo *p* value and to reveal significantly different clusters over the scalp between paired conditions, for each frequency-band.

EOG

We separately submitted the number of blink and saccade distributions to paired t-tests to compare the ocular behavior in Congruent and Incongruent conditions.

Results

Tracing performance

As expected, participants accurately traced the shapes with congruent visual/somatosensory feedback and their performance was impaired when tracing in incongruent conditions (Fig. 3A). This was confirmed by the t-tests that showed that both the distance error index and the radial error index were significantly greater in the Incongruent condition compared to the Congruent condition ($p<.002$, $t(17)=-3.75$, $d=1.07$ and $p<.001$, $t(17)=-5.96$, $d=1.38$ for the distance and radial errors respectively). On the other hand, tracing speed was slightly, but significantly faster when participants performed their movements with the new relationship between visual and somatosensory inputs (2.3mm/s vs 2.6mm/s respectively, $p<.007$, $t(17)=-3.07$, $d=.32$).

Comparing the tracing performance of the first and last 10 trials of the Congruent and Incongruent conditions revealed a small adaptation in the novel sensory environment (Fig. 3B). This was attested by ANOVAs showing significant Condition × Trial interactions for both the distance error index ($F(1, 17)=7.14$, $p<.02$) and the radial error index ($F(1, 17)=19.94$, $p<.001$). The decomposition of the interactions revealed that, tracing performance between the first and last 10 trials in the Congruent condition were not significantly different; however, both mean distance and radial index errors significantly decreased between the first and last 10 trails in the Incongruent condition. Both error indices in the incongruent condition were still significantly larger in the last 10 trials than in the last 10 trials of the congruent condition (Fig. 3B).

With regard to tracing speed, there was neither a significant effect of Trial nor a significant Condition x Trial interaction ($p>0.05$). However, there was a significant main effect of Condition; the tracing speed was significantly faster in the Incongruent compared to the Congruent conditions ($F(1, 17)=14.62$, $p<.005$).

Overall, the behavioral analyses indicate that, despite some improvement with exposure to the task and repetition, tracing performance was impaired for movements with incongruent visual/somatosensory feedback. Thus, these results verify that averaged EEG data in the Incongruent condition are likely representative of processes related to controlling movements when participants were not adapted to their novel visuomotor environment

Electrophysiological data – individual electrodes analysis

Due to the high number of electrodes of interest (i.e., 22), the results of the analyses performed on individual electrodes are only fully detailed in Table I (alpha), Table II (beta) and Table III (gamma). For clarity, we will report only the significant changes of the frequency band power revealed by the ANOVAs for both the Congruent (i.e., the Congruent/Static contrast) and Incongruent (i.e., Incongruent/Congruent contrast) conditions. It is worth noting here that, irrespective of the analyzed electrodes, contrasts, and frequency bands (i.e., alpha, beta and gamma), all significant effects revealed by the ANOVAs indicated event-related desynchronization (ERD). Electrodes of interest showing significant ERDs are indicated on topographical maps in Figure 4 with filled circles.

Alpha

Compared to the Static condition, tracing the shape in the Congruent condition elicited a large alpha ERD at electrodes overlaying both sensorimotor cortices (C3 and C4). For posterior electrodes, significant alpha ERD during tracing was only found in the left hemisphere, at P3 and P5 electrodes.

A striking result of tracing the shape with an incongruence between visual and somatosensory feedback is the widespread and bilateral decrease of alpha power over the posterior parietal and occipital cortices as compared to the Congruent condition (16 out 20 electrodes of posterior electrodes; see Fig. 4). Alpha ERD in visual areas was therefore much more pronounced in the Incongruent condition than in the Congruent condition, where significant ERDs were only found at electrodes P3 and P5. Note that the sensory incongruence elicited a small, but significant supplementary alpha ERD at electrode C3 compared to tracing with congruent feedback (Cohen's d of only -.07, Table 1). These alpha ERDs can be seen in Figure 5, which shows the spectrograms averaged across all participants (frequency range from 1 Hz to 80 Hz) for both central electrodes and for selective occipital and parietal electrodes for the Incongruent/Congruent contrast.

Beta

Controlling hand movements in the Congruent condition was associated with significant beta ERD over the sensorimotor cortices (electrodes C3 and C4) compared to the Static

condition. Importantly, we found that the power of beta oscillations further decreased at these electrodes when tracing with incongruent sensory feedback. A comparable pattern of beta ERD was observed at posterior electrodes. This can be seen in Figure 4 which shows that the power of beta significantly decreased at several electrodes when tracing the shape in normal visuomotor environment, and that this power further decreased when participants controlled their movements with incongruent visual and somatosensory feedback (see also Fig. 5).

Gamma

None of the central and posterior electrodes showed a significant change of gamma power when the participants traced the shape with normal visual feedback compared to when they fixated the pen's cursor during the preparatory period (i.e., Static condition). Interestingly, compared to the Congruent condition, tracing with incongruent visual feedback yielded in significant gamma ERDs at electrodes overlaying the somatosensory cortices for C3 and C4 electrodes (Fig. 4 and 5).

Electrophysiological data - Cluster-based permutation test

Compared to the individual electrodes analysis, the permutation test provides a different statistical view of the data by discarding the smallest or isolated significant ERDs, therefore focusing on the biggest clusters. Note that the cluster analyses used all recording electrodes of the scalp, and therefore included electrodes that are out of the regions of interest of the present study (e.g., frontal and temporal electrodes). Results of the permutation test are shown in Figure 6 that depicts the significant clusters in the alpha, beta, and gamma frequency-bands.

Alpha

As shown in the topographical maps of Figure 6, the clusters showing significant alpha ERD was clearly circumscribed to the sensorimotor cortex in the Congruent/Static contrast and to the occipital cortex when participants traced the shapes with incongruent visual and somatosensory feedback.

Beta

As for alpha ERD, the clusters showing significant beta ERD were largely restrained to the sensorimotor cortices in the Congruent/Static contrast. Importantly, in the Incongruent/Congruent contrast, the cluster-based permutation test revealed asymmetrical beta ERD between both hemispheres that was not apparent in the individual electrode analyses. Indeed, whereas clusters showing significant beta ERD were found over both somatosensory cortices, significant beta ERD was strongly lateralized to the right posterior parietal cortex when participants traced the shape with incongruent and somatosensory feedback.

Gamma

Coherent with the individual electrode analysis, the permutation test did not reveal clusters with significant gamma ERD when participants produced drawing movements with normal visual feedback. Remarkably, a large significant gamma ERD was observed in both somatosensory cortices when participants controlled their movements with incongruent visual and somatosensory feedback (Incongruent/Congruent contrast). Note that clusters that do not overlay our region of interest (i.e., the sensorimotor, posterior parietal and visual cortices) also showed significant gamma ERDs (e.g., those overlaying the temporal and frontal areas).

Source analyses

Figure 7 displays the source reconstruction of the alpha (upper panels), beta (middle panels) and gamma (lower panels) ERDs for both contrasts. Because tracing the shape with congruent visual feedback had no significant effect on gamma power, the sources of this band-frequency are not illustrated for the Congruent/Static contrast. The source reconstruction showed that the maximal movement-induced alpha and beta ERDs were well localized over the bilateral sensorimotor cortices (Congruent/Static contrast). More interestingly, source estimation revealed that the strongest alpha ERD resulting from the incongruence between visual and somatosensory inputs occurred bilaterally in occipital lobe

Producing movements with incongruent sensory feedback elicited a bilateral beta ERD over the sensorimotor cortex, but this beta ERD massively extended over the right

hemisphere, including the posterior parietal, frontal, and temporal lobes. Finally, a strong gamma ERD was found in the upper bank of the Sylvian fissure of the hemisphere contralateral to the drawing hand during sensory incongruence. The decrease gamma power was localized in regions compatible with the human secondary-somatosensory, parietal-ventral, and parietal-rostroventral areas (and also in the anterior temporal cortex). In the right hemisphere, gamma ERD was more distinguished in the frontal lobe and the anterior temporal cortex. Note that the temporal and frontal lobes, which showed beta and gamma ERDs, were not part of our defined regions of interest and will not be considered further.

Transitions between conditions

Figure 8 provides, for illustrative purposes, the temporal evolution of alpha power in the Congruent and Incongruent conditions, averaged across all participants in the source space, for both central and occipital vertices. The alpha band was chosen for this illustration because it showed significant ERDs over the somatosensory (left panel) and the visual (right panel) cortex, in the Congruent and Incongruent conditions, respectively. The time courses of alpha power were drawn from the vertices showing the maximum ERD in the left somatosensory and visual cortices (indicated by "X" in Fig. 7). The trace time-locked to the movement onset shows that the alpha ERD observed in the somatosensory cortex occurred ~1600 ms before participants started their tracings. The traces time-locked to the onset of the Incongruent condition show that the alpha ERD observed in the visual cortex occurred ~600 ms after the visual and somatosensory feedback of the pen position became incongruent. This can also be seen in Figure 5, which shows the spectrograms averaged across all participants for this latter contrast.

Correlations EEG-behavior

As evidenced by the behavioral analyses (i.e., distance and radial error indices, average speed), movements produced in the Congruent and Incongruent conditions had different spatiotemporal characteristics. In the light of these results, we performed Spearman correlation analyses to determine whether the alpha, beta, and gamma ERDs observed in the Incongruent condition were linked with the observed behavioral changes. These correlation analyses were carried out with sets of electrodes that showed significant change of power

oscillations when participants traced the shapes with incongruent feedback: C3 and C4 which overlaid the somatosensory cortices (significant beta and gamma ERDs) and Oz and POz which overlaid the visual cortex (significant alpha ERDs). Importantly, none of the analyses revealed a significant correlation between frequency-band powers and tracing performance (all $p>0.05$, all R ranged between 0.05 and 0.36). These results suggest that the observed difference of movement characteristics between the Congruent and Incongruent conditions had little effect on the recorded frequency power.

Ocular behavior

EOG recordings were analyzed to determine whether the supplemental ERDs observed in the Incongruent condition might have resulted from different ocular behavior. Our analyses revealed very few occurrences of saccades and blinks during the trials (average per trial of 0.02 and 0.32, respectively). The number of saccades ($t(17)=1.77$, $p=.09$, $d=-0.15$) and the number of blinks ($t(17)=1.61$, $p=.13$, $d=-0.38$) did not significantly differ between the Congruent and Incongruent conditions. The very small number of saccades confirms that participants complied with the requirement to gaze at the cursor of the pen during the entire duration of the trials. More importantly, these data suggest that the supplemental ERDs observed in the Incongruent condition did not result from different ocular behavior between the Congruent and Incongruent conditions.

Control experiment

The control experiment allowed testing whether the supplemental ERDs found in the Incongruent condition resulted from time-related effects rather than from the incongruence between visual and somatosensory inputs during the tracing movements. We compared the alpha, beta, and gamma power computed in the same two time windows as in the Congruent and Incongruent conditions of the main experiment (using the same ANOVA design) but when participants continuously traced the shape with congruent feedback (see Fig. 2). The results obtained for the individual electrode analyses are fully detailed in Supplementary Tables I, II, and III. As shown in these tables and as also illustrated in Fig. 4, no significant power change was observed for any frequency-band between the first and second time windows. These results were corroborated by the cluster-based permutation tests (Fig. 5, right panel). All

together, these findings provide strong evidence that the changes of power observed for all analyzed frequency-bands during the Incongruent condition in the main experiment did not result from time-related effects.

Discussion

This time-frequency investigation of the brain oscillatory activity identifies possible neural processes contributing to the weighting of visual and somatosensory information during goal-directed hand movements. Using a protocol known to increase the need for sensory re-weighting in which participants traced the contour of a shape with incongruent visual and somatosensory feedback, we found a large bilateral decrease of alpha power over the occipital area, and of beta power over the posterior parietal cortices, particularly in the right hemisphere. This decreased power in low and medium frequency bands is consistent with a facilitation of visuo-spatial processes when the participants controlled their movements with incongruent sensory feedback. Furthermore, we found parallel beta and gamma desynchronizations in somatosensory cortex which, to the best of our knowledge, has never been reported in previous studies. The gamma ERD is in line with degraded binding processes and reduced integration of proprioceptive input for controlling movements with incongruent visual and somatosensory feedback. The parallel beta ERD could be specifically linked to somatosensory recalibration processes in order to adapt to the sensory incongruence.

Visual areas

A salient result of the present study was the decreased alpha power observed in the occipital region when participants traced the shape with incongruent sensory feedback. It is well recognized that alpha power is inversely correlated to cortical excitability (Pfurtscheller and Lopes da Dilva 1999; Romei et al. 2008; Anderson and Ding 2011; Lange et al. 2013), and that alpha ERD increases in tasks requiring a great deal of visuo-spatial attention (Thut et al. 2006; Medendorp et al. 2007; Wyart and Tallon-Baudry 2008; Mazaheri et al. 2014). Thus, it is possible that the alpha ERD identified in the occipital region constituted the oscillatory correlates of increased visual feedback gain for tracing movements performed with incongruent sensory feedback. This increased gain could serve to prepare and promote visual information for the higher order processes involved in online movement control and

adaptations to the new sensory environment (i.e. sensory incongruence). The alpha ERD is therefore consistent with prior studies showing that task difficulty amplifies the activity of neuronal populations within V1 and extrastriate cortex (Chen et al. 2008), notably when participants need to solve cognitive and sensory conflicts (Kerns et al. 2004; Egner et al. 2005).

With respect to the Static condition, movements performed with congruent visual and proprioceptive feedback neither decreased alpha power nor increased gamma power in the visual cortex. At first glance, these results seems to contradict previous studies highlighting the importance of visual feedback for controlling hand movements (e.g., Sarlegna et al. 2003; Khan et al. 2006; Reichenbach et al. 2014) and the well documented EEG spectral content during visual processing (see Tallon-Baudry 2009 for a review). Most likely, this lack of modulation of alpha (i.e., decrease) and gamma (i.e., increase) oscillations during the visually-guided movement could be explained by the large amount of visually-based cognitive processes already engaged before the movement (i.e., Static condition). Specifically, during this pre-tracing condition, participants had to keep their gaze on the pen's cursor and were waiting for the visual cue indicating both the time and the direction of the tracing movement. The fact that visual stimulation, and both temporal and spatial expectation all produce widespread alpha ERD and gamma ERS in the visual cortex (Fründ et al. 2008; Lima et al. 2011) may explain the absence of modulation in these frequency bands when participants traced the shape with congruent visual and somatosensory feedback.

Posterior parietal areas

Tracing the shape in absence of sensory incongruence led to an increased activity of the posterior-parietal cortex (PPC) activity as evidenced by a reduced power in the alpha and beta frequency-bands. Source analyses indicated that the beta ERD was more predominant in the left PPC. This was to be expected given the crucial role that previous studies have attributed to the left PPC in the processing of proprioceptive and visual information for online control of hand movement, particularly in right handers as in the present study (Desmurget et al. 1999; Andersen and Buneo 2002; Frey et al. 2005; Reichenbach et al. 2011, 2014).

Conversely, all methods used in the present experiment to analyze the cortical oscillatory activities identified a marked beta ERD in the right PPC when participants traced the shape with incongruent visual and somatosensory inputs. Beta activity in this region has been poorly

studied with regard to motor control (either with or without sensory incongruence). However, the right PPC is clearly identified as being crucial for learning new visuomotor transformations (Clower et al. 1996; Inoue et al. 1997; Fink et al. 1999; Ghilardi et al. 2000; Krakauer et al. 2004; Balslev et al. 2005); for processing visuo-spatial information (Corbetta et al. 2000; Marshall and Fink 2001; Blankenburg et al. 2010); and for processing information related to the hand (Fink et al. 1999). These processes were likely critical in the present experiment for continuing to trace the shape despite incongruent hand visual and somatosensory feedback and for attempting to adapt to the new visuomotor environment.

The right PPC is also implicated in processing spatial aspects of complex motor actions (Weiss et al. 2006). Most importantly, such spatio-motor related processing was found to associated with a decreased power of beta oscillation in the right PPC (Tzagarakis et al. 2010; Heinrichs-Graham et al. 2015). In accordance with these previous studies, the present findings confer important, and yet insufficiently explored, functions to PPC beta oscillations for controlling movements with discrepant sensory information. Further studies are required to deepen knowledge on these functions.

Somatosensory areas

Our results revealed decreased power of alpha- and beta-band oscillations in the sensorimotor cortices when participants traced the shape with congruent visual and somatosensory feedback. These power changes, which started ~1600 ms before the imperative signal for alpha oscillations, are classically reported before and during movements (e.g., Pfurtscheller and Neuper 1994; Zaepffel et al. 2013; Heinrichs-Graham et al. 2015). These activities are interpreted as a transition from an inactive to active state of the somatosensory cortex, and could be reflective of sensory processing (Pfurtscheller and Neuper 1994; Crone et al. 1998; Chen et al. 2003).

As a key finding of the present study, we found that the power of beta and gamma oscillations both reduced during exposure to sensory incongruence. To the best of our knowledge, this is the first report of simultaneous beta and gamma ERDs in areas dedicated to the processing of somatosensory inputs. This novel finding raises questions as to the specificity of beta and gamma ERDs whose basic functions have been closely associated to increased (beta) and decreased (gamma) processing of somatosensory inputs (Crone et al.

1998; Szurhaj et al. 2005; Cheyne et al. 2008). We believe that elements of a response to these questions might be found by considering more specifically the processes underlying visuomotor adaptation, sensory binding, and control of movements with incongruent sensory feedback.

For instance, it has been suggested that adaptation to a new visuomotor environment results from re-alignment between visual and proprioceptive frames of reference and involves somatosensory recalibration (Redding et al. 2005; O'Shea et al. 2014; Cressman and Henriques 2015). These operations most likely require the processing of somatosensory feedback. According to this hypothesis, beta ERD would be specifically linked to this sensorimotor adaptation when producing motor actions with incongruent visual and somatosensory feedback. The idea that beta ERD relates to adaptive processes is consistent with a recent observation made by Torrecillos et al. (2015). These authors found that the power of beta decreased during the preparation of a force-field adapted reaching movement, if the movement was preceded by a movement in the same force field (see also: Thoroughman and Shadmehr 2000). Importantly, the use of movements with short duration in Torrecillos et al.'s (2015) study (i.e., ~650 ms) may have favored the sensory remapping processes during movement planning rather than during movement execution. In the present experiment, participants were successively exposed to long periods with normal and incongruent feedback of similar durations (i.e., ~8 s). This procedure is likely to be conducive to adaptive processes specifically during the sensory incongruence time windows, where beta power further decreased. These processes may have contributed to the improved quality of the tracing performance showed by the participants with repetitive exposure to the sensory incongruence (albeit the tracings were still largely degraded at the end of the experimental as intended by using the present protocol).

In addition, the beta ERD evidenced with sensory incongruence could have been related to movement selection processes, i.e. to an increased difficulty to select the appropriate movement to follow the outline of the shape. This is suggested by a recent study of Brinkman et al. (2014) showing that the power of beta band decreases in the sensorimotor cortex when movement selection demands increase. In their study, movement selection demands was manipulated by presenting objects whose orientations evoked either stereotyped or different grasping movements. In the present Incongruent condition, the importance of movement

selection processes was most likely augmented when participants produced movements that failed to keep the pen's cursor on the outline of the shape.

On the other hand, the decreased power of gamma that paralleled the beta ERD in the somatosensory region could be linked to processes involved in multisensory binding and in the control of movement during sensory incongruence. The sensory binding hypothesis is supported by studies showing that gamma power increases within the sensory cortices when a coherent percept emerges from different sensory inputs; but, decreases with the presentation of incongruent sensory inputs (Lutzenberger et al. 1995; Muller et al. 1996, 1997; Maier et al. 2008; Ghazanfar et al. 2008; Krebber et al. 2015). Based on these findings, gamma activity was proposed as a neural marker for multimodal sensory integration, connecting neural assemblies that encode stimuli of different sensory modalities (Fries 2009; Wang 2010; Engel et al. 2012). In this light, the gamma ERD observed with incongruent sensory feedback may represent local functional EEG signatures of reduced feature-binding processes involving somatosensory input. This could have led to a reduction in the transmission of somatosensory afferents to regions, such as the left posterior parietal cortex, that exploit these sensory inputs for motor control (Desmurget et al. 1999; Andersen and Buneo 2002; Reichenbach et al. 2014).

Another but not exclusive hypothesis, is that the decreased power of gamma was more specifically linked to the control of movements with discrepant visual and somatosensory information. The fact that the gamma ERD was most preeminent in the upper bank of the Sylvian fissure contralateral to the drawing hand gives credit to this hypothesis. This region has been defined by human neuroimaging studies as being part of the secondary somatosensory cortex, and the parietal-ventral and parietal-rostroventral areas (Ruben et al. 2001; Hinkley et al. 2007; Eickhoff et al. 2010). Most importantly, this cortical region is thought to be specifically involved in the integration of proprioceptive input for motor control (Hinkley et al. 2007). Regardless of the underlying mechanisms, the gamma ERD found in cortical somatosensory regions strongly argues for a reduced contribution of somatosensory inputs for controlling hand movements in the novel visuomotor environment, which might have indirectly enhanced the visual control of these movements.

Conclusion

We found that the control of hand movement under discrepant visual and somatosensory inputs is associated with decreased alpha- (8-12 Hz) and beta- (15-25 Hz) band neural oscillations in the visual areas and decreased beta and gamma-band frequencies (30-50 Hz) in sensorimotor areas. We conclude that these power modulations of low, medium, and high frequency-bands contributed to distinct processes linked to the online control of movement and sensorimotor adaptation when faced with incongruent sensory stimuli. Taken together, our findings are therefore in line with the existence of a general sensory gain control mechanism driven by the adaptive state of the sensorimotor system in a given sensory context.

Acknowledgements: We would like to thank Gerome Manson, Sylvain Madec, Romain Chaumillon and Daniele Schön for useful advices, readings and comments.

References

Algina J, Penfield RD, Keselman HJ. 2005. An alternative to Cohen's standardized mean difference effect size: A robust parameter and confidence interval in the two independent groups case. Psychol Methods. 10:317-328.

Andersen RA, Buneo CA. 2002. Intentional maps in posterior parietal cortex. Annu Rev Neurosci. 25:189-220.

Anderson KL, Ding M. 2011. Attentional modulation of the somatosensory Mu rhythm. J Neurosci. 180:165-180.

Balslev D, Christensen LOD, Lee JH, Law I, Paulson OB, Miall RC. 2004. Enhanced accuracy in novel mirror drawing after repetitive transcranial magnetic stimulation-induced proprioceptive deafferentation. J Neurosci. 24:9698-9702.

Balslev D, Nielsen FA, Paulson OB, Law I. 2005. Right temporal cortex activation during visuo-proprioceptive conflict. Cereb Cortex. 15:166-169.

Benjamini Y, Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. J R Statist Soc. 57:289-300.

Bernier PM, Burle B, Vidal F, Hasbroucq T, Blouin J. 2009. Direct evidence for cortical suppression of somatosensory afferents during visuomotor adaptation. Cereb Cortex. 19:2106-2113.

Blankenburg F, Ruff CC, Bestmann S, Bjoertomt O, Josephs O, Deichmann R, Driver J. 2010. Studying the role of human parietal cortex in visuospatial attention with concurrent TMS-fMRI. Cereb Cortex. 20:2702-2711.

Brainard DH. 1997. The psychophysics toolbox. Spat Vis. 10:433–436.

Brinkman L, Stolk A, Dijkerman C, Lange FP, Toni I. 2014. Distinct roles for alpha and beta band oscillations during mental stimulation of goal directed actions. J Neurosci. 34:14783-14792.

Cazelles B, Chavez M, Berteaux D, Ménard F, Vik JO, Jenouvrier S, Stenseth NC. 2008. Wavelet analysis of ecological time series. Oecologia. 156:287-304.

Chatrian GE, Petersen MC, Lazarte JA. 1959. The blocking of the rolandicwicket rhythm and some central changes related to movement. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 11:497–510.

Chen Y, Ding M, Scott Kelso JA. 2003. Task-related power and coherence changes in neuromagnetic activity during visuomotor coordination. Exp Brain Res. 148:105-116.

Chen Y, Martinez-Conde S, Macknik SL, Bereshpolova Y, Swadlow HA, Alonso JM. 2008. Task difficulty modulates the activity of specific neuronal populations in primary visual cortex. Nat Neurosci. 11:974–982.

Cheyne D, Bells S, Ferrari P, Gaetz W, Bostan AC. 2008. Self-paced movements induce high-frequency gamma oscillations in primary motor cortex. Neuroimage. 42:332-342.

Cheyne D, Gaetz W, Garnero L, Lachaux JP, Ducorps A, Schwartz D, Varela FJ. 2003. Neuromagnetic imaging of cortical oscillations accompanying tactile stimulation. Cogn Brain Res. 17:599–611.

Clower DM, Hoffman JM, Votaw JR, Faber TL, Woods RP, Alexander GE. 1996. Role of posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. Nature. 383:618-621.

Cohen J. 1988. Statistical power analysis for the behavioral sciences. N.J: Routledge, Hillsdale, 2 edition.

Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL. 2000. Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. Nat Neurosci. 3:292-297.

Cressman EK, Henriques DYP. 2015. Generalization of reach adaptation and proprioceptive recalibration at different distances in the workspace. Exp Brain Res. 233:817-827

Crone NE, Miglioretti DL, Gordon B, Sieracki JM, Wilson MT, Uematsu S, Lesser RP. 1998. Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. Brain. 121:2271-2299.

Darki F, Oghabian MA. 2013. False positive control of activated voxels in single fMRI analysis using bootstrap resampling in comparison to spatial smoothing. Magn Reson Imaging. 31:1331–1337.

Delorme A, Makeig S. 2004. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. J Neurosci Methods. 15:9-21.

Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST. 1999. Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. Nat Neurosci. 2:563-567.

Di Nocera F, Ferlazzo F. 2000. Resampling approach to statistical inference: Bootstrapping from event-related potentials data. Behavior Research Methods, Instruments, & Computers. 32 (I): J11-Jl9.

Engel AK, Senkowski D, Schneider TR. 2012. Multisensory integration through neural coherence. In: The neural bases of multisensory processes, Boca Raton: CRC press.

Ergenoglu T, Demiralp T, Bayraktaroglu Z, Ergen M, Beydagi H, Uresin Y. 2004. Alpha rhythm of the EEG modulates visual detection performance in humans. Cogn Brain Res. 20:376 –383.

Egner T, Hirsch J. 2005. Cognitive control mechanisms resolve conflict through cortical amplification of task-relevant information. Nat Neurosci. 8:1784–1790.

Ernst MO, Banks MS. 2002. Human integrate visual and haptic information in statistically optimal fashion. Nature. 415:429-433.

Fink GR, Marshall JC, Halligan PW, Frith CD, Driver J, Frackowiak SJ, Dolan RJ. 1999. The neural consequence of conflict between intention and the senses. Brain. 122:497-512.

Frey SH, Vinton D, Norlund R, Grafton ST. 2005. Cortical topography of human anterior intraparietal cortex active during visually guided grasping. Cogn Brain Res. 23: 397– 405

Fries P. 2009. Neural gamma-band synchronization as a fundamental process in cortical computation. Ann Rev Neurosci. 32:209-224.

Fründ I, Schadow J, Busch NA, Naue N, Körner U, Herrmann CS. 2008. Anticipation of natural stimuli modulates EEG dynamics: physiology and simulation. Cogn Neurodyn. 2:89-100.

Furlong PL, Hobson AR, Aziz Q, Barnes GR, Singh KD, Hillebrand A, Thompson DG, Hamdy S. 2004. Dissociating the spatio-temporal characteristics of cortical neuronal activity associated with human volitional swallowing in the healthy adult brain. Neuroimage. 2004:1447–1455.

Gagné-Lemieux L, Simoneau M, Tessier JF, Billot M, Blouin J, Teasdale N. 2014. Balance control interferes with the tracing performance of a pattern with mirror-reversed vision in older persons. Age. 36:823-837.

Ghazanfar AA, Chandrasekaran C, Logothetis NK. 2008. Interactions between the superior temporal sulcus and auditory cortex mediate dynamic face/voice integration in rhesus monkeys. J Neurosci 28:4457-4469.

Ghilardi MF, Ghez C, Dhawan V, Moeller J, Mentis M, Nakamura T, Antonini A, Eidelberg D. 2000. Patterns of regional brain activation associated with different forms of motor learning. Brain Res. 871:127-145.

Gray CM, Viana Di Prisco G. 1997. Stimulus-dependant neuronal oscillations and local synchronization in striate cortex of the alert cat. J Neurosci. 17:3239:3253.

Haegens S, Händel BF, Jensen O. 2011. Top-down controlled alpha band activity in somatosensory areas determines behavioral performance in a discrimination task. J Neurosci. 31:5197-5204.

Hanslmayr S, Aslan A, Staudigl T, Klimesch W, Herrmann CS, Bäuml KH. 2007. Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. Neuroimage. 37:1465–1473.

Heinrichs-Graham E, Wilson TW. 2015. Coding complexity in the human motor circuit. Hum Brain Mapp. 36:5155-5167.

Hinkley LB, Krubitzer LA, Nagarajan SS, Disbrow EA. 2007. Sensorimotor integration in S2, PV, and parietal rostroventral areas of the human sylvian fissure. J Neurophysiol. 97: 1288–1297.

Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Sugiura M, Ito M, Fukuda H. 1997. Activity in the parietal area during visuomotor learning with optical rotation. NeuroReport. 8:3979-3983.

Kerns JG, Cohen JD, MacDonald AW, Cho RY, Stenger VA, Carter CS. 2004. Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control. Science. 303:1023–1026

Khan MA, Franks IM, Elliott D, Lawrence GP, Chua R, Bernier PM, Hansen S, Weeks DJ. 2006. Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. Neurosci Biobehav Rev. 30:1106-1121.

Krakauer JW, Ghilardi MF, Mentis M, Barnes A, Veytsman M, Eidelberg D, Ghez C. 2004. Differential cortical and subcortical activations in learning rotations and gains for reaching: a pet study. J Neurophysiol. 91:924-933.

Krebber M, Harwood J, Spitzez B, Keil J, Senkowski D. 2015. Visuotactile motion congruence enhances gamma-bad activity in visual and somatosensory cortices. Neuroimage. 117:160-169.

Lajoie Y, Paillard J, Teasdale N, Bard C, Fleury M, Forget R, Lamarre Y. 1992. Mirror drawing in a deaffernted patient and normal subjects: visuoproprioceptive conflict. Neurology. 42:1104-1106.

Lange J, Oostenveld R, Fries P. 2013. Reduced occipital alpha power indexes enhanced excitability rather than improved visual perception. J Neurosci. 33:3212-3220.

Law SK, Rohrbaugh JW, Adams CM, Eckardt MJ. 1993. Improving spatial and temporal resolution in evoked EEG response using surface Laplacians. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 88:309-322.

Lebar N, Bernier PM, Guillaume A, Mouchnino L, Blouin J. 2015. Neural correlates for task-relevant facilitation of visual input during visually-guided movements. Neuroimage. 121:39-50.

Lima B, Singer W, Neuenschwander S. 2011. Gamma responses correlates with temporal expectation in monkey primary visual cortex. J Neurosci. 31:15919-15931.

Lutzenberger W, Pulvermüller F, Elbert T, Birbaumer N. 1995. Visual stimulation alters local 40-Hz responses in humans: an EEG study. Neurosci Lett. 183:39–42

Maier JX, Chandrasekaran C, Ghazanfar AA. 2008. Integration of bimodal looming signals thrugh neuronal coherence in the temporal lobe. Curr Biol. 18:963-968.

Maris E, Oostenveld R. 2007. Nonparametric statistical testing of EEG and MEG data. J Neurosci Meth. 164:177-190.

Marshall JC, Fink GR. 2001. Spatial cognition: where we were and were we are. Neuroimage. 14:S2-S7.

Mazaheri A, Van Schouwenburg MR, Dimitrijevic A, Denys D, Cools R, Jensen O. 2014. Region-specific modulations in oscillatory alpha activity serve to facilitate processing in the visual and auditory modalities. NeuroImage. 87:356–362.

McCubbin J, Yee T, Vrba J, Robinson SE, Murphy P, Eswaran H, Preissi H. 2008. Bootstrap significance of low SNR evoked response. J Neurosci Methods. 168: 265–272.

Medendorp WP, Kramer GFI, Jensen O, Oostenveld R, Schoffelen JM, Fries P. 2007. Oscillatory activity in human parietal and occipital cortex shows hemispheric lateralization and memory effects in a delayed double-step saccade task. Cereb Cortex. 17:2364-2374.

Muller MM, Bosch J, Elbert T, Kreiter A, Valdes Sosa M, Valdes Sosa P, Rochstroh B. 1996. Visually induced gamma-band responses in human electroencephalographic activity: a link to animal studies. Exp Brain Res. 112:96–102.

Muller MM, JunghöferM, Elbert T, Rochstroh B. 1997. Visually induced gamma-band responses to coherent and incoherent motion: a replication study. NeuroReport. 8:2575–2579.

Nunez PL. 2000. Toward a quantitative description of large-scale neocortical dynamic function and EEG. Behav Brain Sci. 23:371-398.

Oostenveld R, Fries P, Maris E, Schoffelen JM. 2011. FieldTrip: open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. Comput Intell Neurosci. 2011:1–9.

O'Shea J, Gaveau V, Kandel M, Koga K, Susami K, Prablanc C, Rossetti Y. 2014. Kinematic markers dissociate error correction from sensorimotor realignment during prism adaptation. Neuropsychologia. 55:15–24.

Pelli DG. 1997. The Video Toolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. Spatial Vision. 10:437-442.

Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier. 1989. Spherical splines for scalp potential and current density mapping. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 72: 184-187.

Pfurtscheller G, Graimann B, Huggins JE, Levine SP, Schuh LA. 2003. Spatiotemporal patterns of beta desynchronization and gamma synchronization in corticographic data during self-paced movement. Clin Neurophysiol. 114(7):1226-36.

Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. 1999. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. Clin Neurophysiol. 110:1842-1857.

Pfurtscheller G, Neuper C. 1994. Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man. Neurosci Lett. 174: 96-96.

Pogosyan A, Gaynor LD, Eusebio A, Brown P. 2009. Boosting cortical activity at beta-band frequencies slows movement in humans. Curr Biol. 19:1637–1641.

Redding GM, Rosseti Y, Wallace B. 2005. Application of prism adaptation: a tutorial in theory and method. Neurosci Biobehav Rev. 29:431–444.

Reichenbach A, Bresciani JP, Peer A, Bülthoff HH, Thielscher A. 2011. Contributions of the PPC to online control of visually guided reaching movements assessed with fMRI-guided TMS. Cereb Cortex. 21:1602--1612.

Reichenbach A, Thielscher A, Peer A, Bülthoff HH, Bresciani JP. 2014. A key region in the human parietal cortex for processing proprioceptive hand feedback during reaching movements. Neuroimage. 84:615–625.

Romei V, Brodbeck V, Michel C, Amedi A, Pascual-Leone A, Thut G. 2008. Spontaneous fluctuations in posterior α-band EEG activity reflect variability in excitability of human visual areas. Cereb Cortex. 18:2010--2018.

Romei V, Gross J, Thut G. 2010. On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: correlation or causation? J Neurosci. 30:8692-8697.

Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C. 1995. Vectorial coding of movement: vision, proprioception or both? J Neurophysiol. 74:457-463.

Rousselet GA, Husk JS, Bennett PJ, Sekuler AB. 2005. Spatial scaling factors explain eccentricity effects on face ERPs. J Vision. 5:755-763.

Ruben J, Schweimann J, Deuchert M, Meyer R, Krause T, Curio G, Villringer K, Kurth R, Villringer A. 2001. Somatotopic organisation of human secondary somatosensory cortex. Cereb Cortex. 11: 463-473.

Sarlegna F, Blouin J, Bresciani J-P, Bourdin C, Vercher J-L, Gauthier GM. 2003. Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movement. Exp Brain Res. 151: 524-535.

Sarlegna FR, Sainburg RL. 2007. The effect of target modality on visual and proprioceptive contributions to the control of movement distance. Exp Brain Res. 176:267-280.

Sauseng P, Klimesch W, Gerloff C, Hummel FC. 2009. Spontaneous locally restricted EEG alpha activity determines cortical excitability in the motor cortex. Neuropsychologia. 47:284-288.

Scott SH. 2004. Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. Nature. 5:534-546.

Sober SJ, Sabes PN. 2003. Multisensory integration during motor planning. J Neurosci. 23:6982-6992.

Szurhaj W, Bourriez JL, Kahane P, Chauvel P, Mauguière F, Derambure P. 2005. Intracerebral study of gamma rhythm reactivity in the sensorimotor cortex. Eur J Neurosci. 24:1223-1235.

Tadel F, Baillet S, Mosher JC, Pantazis D, Leahy RM. 2011. Brainstorm: a user-friendly application for MEG-EEG analysis. Comput Intell Neurosc. doi:10.1155/2011/879716.

Tallon-Baudry C, Bertrand O, Delpuech C, Pernier J. 1996. Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. J Neurosci. 16: 4240–4249.

Tallon-Baudry C, Bertrand O. 1999. Oscillatory gamma activity in human and its role in object representation. Trends Cogn Sci. 3:151-162.

Tallon-Baudry C. 2009. The roles of gamma-bands oscillatory synchrony in human visual congnition. Front Biosci. 14:321-332.

Thoroughman KA, Shadmehr R. 2000. Learning of action through adaptive combination of motor primitives. Nature. 407: 742-747.

Thut G, Nietzel A, Brandt SA, Pascual-Leone A. 2006. α-band electroencephalographic activityover occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. J Neurosci. 26:9494-9502.

Todorov E, Jordan MI. 2002. Optimal feedback control as a theory of motor coordination. Nature. 5:1226-1235.

Torrecillos F, Alayrangues J, Kilavik BE, Malfait N. 2015. Distinct modulations in sensorimotor postmovement and foreperiod β-band activities related to error salience processing and sensorimotor adaptation. J Neurosci. 35:12753-12765.

Tzagarakis C, Ince NF, Leuthold AC, Pellizzer G.2010. Beta-band activity during motor planning reflects response uncertainty. J Neurosci. 30:11270 –11277.

van Dijk H, Schoffelen JM, Oostenveld R, Jensen O. 2008. Prestimulus oscillatory activity in the alpha band predicts visual discrimination ability. J Neurosci. 28:1816 –1823.

van Ede F, de Lange F, Jensen O, Maris E. 2011. Orienting attention to an upcoming tactile event involves a spatially and temporally specific modulation of sensorimotor alpha- and beta-band oscillations. J Neurosci. 31:2016 –2024.

van Ede F, Köster M, Maris, E. 2012. Beyond establishing involvement: quantifying the contribution of anticipatory alpha- and beta-band suppression to perceptual improvement with attention. J Neurophysiol. 108: 2352–2362.

Wang XJ. 2010. Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. Physiol Rev. 90:1195-1268.

Weiss PH, Rahbari NN, Lux S, Pietrzyk U, Noth J, Fink GR. 2006. Processing the spatial configuration of complex actions involves right posterior parietal cortex: an fMRI study with clinical implications. Hum Brain Mapp. 27:1004-1014.

Wilcox R. 2011. Modern statistics for the social and behavioral science. CRC press.

Wilcox R. 2012. Introduction to robust estimation and hypothesis testing. Elsevier,3rd edition.

Wyart V, Tallon-Baudry C. 2008. Neural dissociation between visual awareness and spatial attention. J Neurosci. 28:2667-2679.

Zaepffel M, Trachel R, Kilavik BE, Brochier T. 2013. Modulations of EEG beta power during planning and execution of grasping movements. Plos One. 8(3): e60060.

Zhang Y, Wang X, Bressler SL, Chen Y, Ding M. 2008. Prestimulus cortical activity is correlated with speed of visuomotor processing. J Cogn Neurosci. 20:1915–1925.

Tables

Table I. Detailed statistical report for each electrode of interest for alpha power

Electrode	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics						
				ANOVA F	ANOVA p	Post-hoc Stat vs Congr			Post-hoc Congr vs Incongr		
						p	α *critic*	d_r	*p*	α *critic*	d_r
C3	-0.18 ± 0.52	-2.11 ± 1.68	-2.36 ± 1.89	21.67	<0.001	0.001*	0.005	-0.76	0.034*	0.039	-0.07
C4	-0.11 ± 0.78	-1.78 ± 2.09	2.09 ± 1.97	14.39	<0.001	0.001*	0.002	-0.49	0.518	0.048	-0.08
P9	-0.14 ± 0.23	-0.30 ± 0.74	-0.94 ± 1.24	6.13	0.022	0.214	0.023	-0.15	0.001*	0.014	-0.30
P7	-0.18 ± 0.32	-0.32 ± 1.09	-1.02 ± 1.2	4.99	0.027	0.114	0.016	-0.16	0.006*	0.036	-0.29
P5	-0.19 ± 0.5	-0.98 ±1.83	-1.69 ± 1.87	8.37	0.001	0.004*	0.009	-0.39	0.004*	0.030	-0.18
P3	-0.1 ± 0.55	-1.12 ± 1.92	-1.87 ± 2.15	8.63	0.004	0.004*	0.007	-0.42	0.006*	0.034	-0.15
P1	-0.02 ± 0.38	0.01 ± 1.92	-1.38 ± 2.25	5.30	0.045	0.458	0.027	-0.05	0.002*	0.025	-0.31
Pz	-0.05 ± 0.44	0.44 ± 2.20	-1.39 ± 2.53	6.14	0.055	0.63	0.043	0.11	0.001*	0.011	-0.37
P2	-0.13 ± 0.55	0.22 ± 2.07	-1.57 ± 2.43	7.28	0.038	0.796	0.045	0.07	0.001*	0.009	-0.38
P4	-0.15 ± 0.63	-0.97 ± 1.67	-2.07 ± 2.17	12.72	0.001	0.018	0.011	-0.32	0.001*	0.007	-0.30
P6	-0.18 ± 0.57	-0.71 ± 1.6	-1.87 ± 1.85	11.81	0.002	0.048	0.014	-0.23	0.001*	0.005	-0.32
P8	-0.2 ± 0.43	-0.31 ± 1.37	-1.44 ± 1.37	10.82	0.001	0.48	0.032	-0.07	0.001*	0.018	-0.40
P10	-0.11 ± 0.34	-0.14 ± 0.82	-1.12 ± 1.32	8.32	0.003	0.54	0.036	-0.04	0.002*	0.023	-0.46
PO7	-0.19 ±0.35	-0.37 ± 1.27	-1 ± 1.36	3.39	0.087	0.154	0.018	-0.15	0.05	0.041	-0.23
PO3	-0.05 ± 0.53	-0.18 ± 1.74	-1.14 ± 1.82	4.84	0.086	0.252	0.025	-0.10	0.006*	0.032	-0.23
POz	0.04 ± 0.47	0.7 ± 1.99	-0.93 ± 2.44	5.67	0.187	0.172	0.020	0.22	0.002*	0.020	-0.35
PO4	-0.13 ± 0.51	0.15 ± 1.77	1.23 ± 2	7.23	0.031	0.96	0.050	0.07	0.001*	0.016	-0.34
PO8	-0.17 ± 0.49	0.04 ± 1.91	-1.45 ± 2	7.26	0.027	0.89	0.048	0.06	0.001*	0.002	-0.37
O1	-0.11 ± 0.40	-0.18 ± 1.37	-0.42 ± 1.31	0.61	0.712	0.536	0.034	-0.06	0.468	0.045	-0.06
Oz	-0.09 ± 0.42	0.08 ± 1.55	-0.30 ± 1.58	0.74	0.870	0.578	0.039	0.04	0.286	0.043	-0.07
O2	-0.15 ± 0.44	0.32 ± 1.8	-0.81 ± 1.65	5.12	0.088	0.464	0.030	0.16	0.004*	0.027	-0.31
Iz	-0.19 ± 0.29	-0.4 ± 0.78	-0.24 ± 1.42	0.38	0.787	0.606	0.041	-0.16	0.99	0.050	0.06

The asterisks indicate that P value is smaller than the alpha critic used to correct for multiple comparisons

Table II. Detailed statistical report for each electrode of interest for beta power

Electrode	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics						
				ANOVA F	ANOVA p	Post-hoc Stat vs Congr			Post-hoc Congr vs Incongr		
						p	α *critic*	d_r	*p*	α *critic*	d_r
C3	-0.20 ± 0.20	-1.99 ± 1.18	-2.32 ± 1.26	45.19	0.001	0.001*	0.025	-1.08	0.006*	0.025	-0.14
C4	-0.18 ± 0.19	-1.36 ± 1.02	-1.97 ± 1.33	30.17	0.001	0.001*	0.023	-0.78	0.001*	0.016	-0.25
P9	-0.08 ± 0.19	-0.13 ± 0.31	-0.31 ± 0.44	3.07	0.061	0.134	0.041	-0.18	0.134	0.043	-0.26
P7	-0.09 ± 0.23	-0.31 ± 0.56	-0.45 ± 0.81	3.40	0.030	0.072	0.039	-0.24	0.114	0.039	-0.13
P5	-0.12 ± 0.21	-0.64 ± 0.56	-0.91 ± 0.78	17.40	0.006	0.001*	0.005	-0.62	0.022*	0.036	-0.22
P3	-0.13 ± 0.19	-0.84 ± 0.76	-1.14 ± 0.73	23.85	0.001	0.001*	0.002	-0.64	0.004*	0.018	-0.23
P1	-0.15 ± 0.16	-0.76 ± 0.59	-1.15 ± 0.86	19.92	0.001	0.001*	0.014	-0.73	0.004*	0.020	-0.32
Pz	-0.11 ± 0.19	-0.63 ± 0.52	-1.22 ± 0.93	20.80	0.001	0.001*	0.016	-0.71	0.001*	0.009	-0.39
P2	-0.07 ± 0.19	-0.57 ± 0.44	-1.19 ± 0.77	30.71	0.001	0.001*	0.018	-0.84	0.001*	0.011	-0.48
P4	-0.15 ± 0.20	-0.87 ± 0.57	-1.46 ± 0.86	38.28	0.001	0.001*	0.007	-0.85	0.001*	0.002	-0.40
P6	-0.18 ± 0.36	-0.58 ± 0.61	-0.95 ± 0.62	23.57	0.001	0.001*	0.009	-0.43	0.001*	0.005	-0.30
P8	-0.12 ± 0.32	-0.27 ± 0.57	-0.58 ± 0.74	6.71	0.016	0.140	0.043	-0.15	0.004*	0.023	-0.23
P10	-0.10 ± 0.18	-0.41 ± 0.44	-0.67 ± 0.69	11.14	0.001	0.001*	0.027	-0.52	0.010*	0.027	-0.25
PO7	-0.11 ± 0.14	-0.40 ± 0.5	-0.37 ± 0.74	2.34	0.006	0.008*	0.032	-0.40	0.336	0.045	-0.03
PO3	-0.11 ± 0.14	-0.56 ± 0.48	0.77 ± 0.69	12.77	0.001	0.001*	0.011	-0.64	0.018*	0.034	-0.23
POz	-0.08 ± 0.20	-0.33 ± 0.43	-0.95 ± 0.80	17.08	0.003	0.004*	0.030	-0.41	0.001*	0.007	-0.47
PO4	-0.14 ± 0.19	-0.53 ± 0.41	-0.93 ± 0.63	21.70	0.001	0.001*	0.020	-0.62	0.001*	0.014	-0.40
PO8	-0.14 ± 0.23	-0.40 ± 0.48	-0.70 ± 0.65	10.78	0.007	0.064	0.036	-0.31	0.014*	0.030	-0.26
O1	-0.15 ± 0.15	-0.39 ± 0.55	-0.25 ± 0.94	1.04	0.169	0.044	0.034	-0.39	0.5	0.048	0.08
Oz	-0.08 ± 0.18	-0.18 ± 0.45	-0.14 ± 0.82	0.22	0.665	0.566	0.048	-0.17	0.8	0.050	0.01
O2	-0.15 ± 0.15	-0.33 ± 0.48	-0.56 ± 0.78	3.85	0.025	0.164	0.045	-0.25	0.118	0.041	-0.17
Iz	-0.19 ± 0.12	-0.24 ± 0.44	-0.04 ± 0.87	1.76	0.213	0.874	0.050	-0.06	0.014*	0.032	0.20

The asterisks indicate that P value is smaller than the alpha critic used to correct for multiple comparisons

Table III. Detailed statistical report for each electrode of interest for gamma power

Electrode	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics						
				ANOVA F	ANOVA p	Post-hoc Stat vs Congr			Post-hoc Congr vs Incongr		
						p	α *critic*	d_r	*p*	α *critic*	d_r
C3	-0.26 ± 0.26	-0.49 ± 0.89	-1.06 ± 1.26	5.94	0.013	0.170	0.009	-0.19	0.004*	0.005	-0.25
C4	-0.36 ± 0.53	-0.75 ± 1.13	-1.29 ± 1.25	10.30	0.015	0.110	0.005	-0.22	0.001*	0.002	-0.24
P9	-0.10 ± 0.09	-0.08 ± 0.33	-0.39 ± 0.69	3.40	0.185	0.964	0.045	0.05	0.094	0.016	-0.26
P7	-0.11 ± 0.16	-0.22 ± 0.69	-0.38 ± 1.03	1.30	0.459	0.402	0.016	-0.08	0.296	0.032	-0.10
P5	-0.20 ± 0.22	-0.42 ± 0.88	-0.61 ± 1.09	2.65	0.108	0.416	0.018	-0.13	0.336	0.034	-0.10
P3	-0.13 ± 0.13	-0.13 ± 0.58	-0.32 ± 0.85	0.79	0.212	0.588	0.027	0.12	0.674	0.039	-0.16
P1	-0.14 ± 0.09	-0.23 ± 0.36	-0.25 ± 0.61	0.52	0.233	0.064	0.002	-0.21	0.984	0.050	-0.04
Pz	-0.11 ± 0.8	-0.25 ± 0.46	-0.27 ± 0.60	0.32	0.163	0.172	0.011	-0.24	0.752	0.043	-0.04
P2	-0.11 ± 0.10	-0.15 ± 0.34	-0.21 ± 0.46	0.75	0.511	0.966	0.048	-0.04	0.258	0.025	-0.10
P4	-0.22 ± 0.30	-0.48 ± 1.19	-0.82 ± 1.60	2.89	0.045	0.698	0.032	-0.09	0.008	0.007	-0.16
P6	-0.19 ± 0.24	-0.32 ± 1.11	-0.54 ± 1.38	1.13	0.113	0.944	0.043	-0.07	0.08	0.014	-0.12
P8	-0.15 ± 0.20	-0.22 ± 0.67	-0.52 ± 0.98	2.88	0.143	0.704	0.034	-0.07	0.076	0.011	-0.19
P10	-0.16 ± 0.13	-0.35 ± 0.43	-0.67 ± 0.71	8.14	0.032	0.138	0.007	-0.28	0.008*	0.009	-0.26
PO7	-0.12 ± 0.14	-0.11 ± 0.38	-0.05 ± 0.63	0.26	0.910	0.972	0.050	0.01	0.796	0.045	0.05
PO3	-0.15 ± 0.11	-0.10 ± 0.34	-0.11 ± 0.63	0.11	0.823	0.422	0.023	0.09	0.714	0.041	-0.02
POz	-0.12 ± 0.09	-0.20 ± 0.26	-0.27 ± 0.40	2.12	0.299	0.180	0.014	-0.18	0.216	0.023	-0.11
PO4	-0.12 ± 0.13	-0.13 ± 0.38	-0.19 ± 0.44	0.40	0.377	0.416	0.020	0.04	0.204	0.018	-0.11
PO8	-0.13 ± 0.14	-0.19 ± 0.35	-0.30 ± 0.39	2.69	0.341	0.802	0.041	-0.08	0.204	0.020	-0.15
O1	-0.14 ± 0.13	-0.11 ± 0.41	0.05 ± 0.73	1.17	0.890	0.796	0.039	0.01	0.288	0.030	0.11
Oz	-0.13 ± 0.11	-0.09 ± 0.33	-0.06 ± 0.58	0.24	0.847	0.552	0.025	0.09	0.9	0.048	0.01
O2	-0.12 ± 0.12	-0.18 ± 0.36	-0.17 ± 0.50	0.23	0.970	0.742	0.036	-0.06	0.51	0.036	0.01
Iz	-0.14 ± 0.13	-0.10 ± 0.30	0 ± 0.51	1.06	0.346	0.596	0.030	0.12	0.266	0.027	0.08

The asterisks indicate that P value is smaller than the alpha critic used to correct for multiple comparisons

Figures and captions

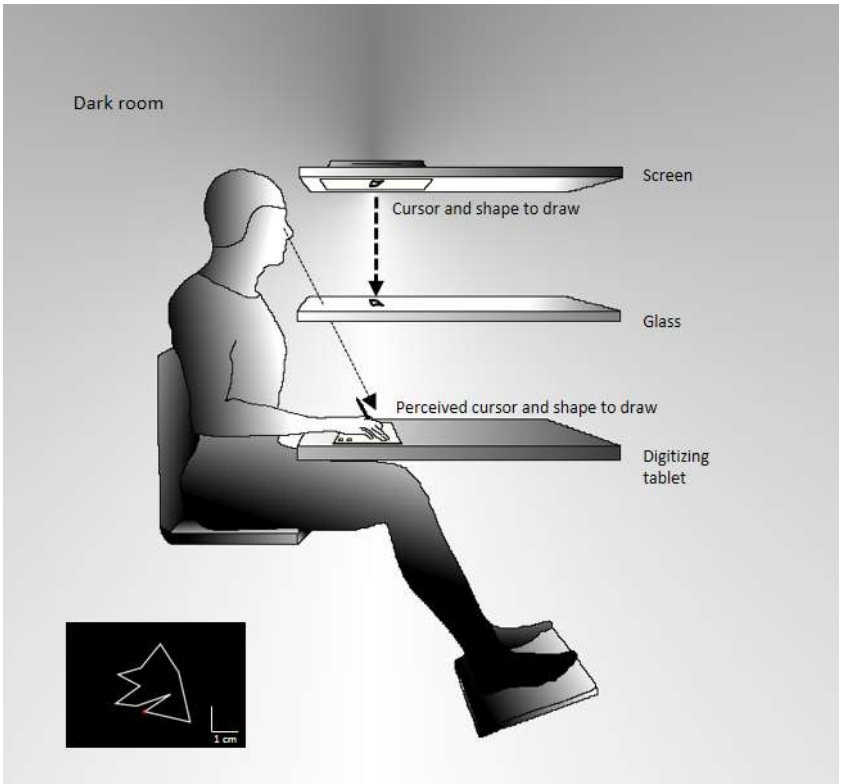


Figure 1. Experimental set-up. Participants had to follow as precisely as possible the outline of a two-dimensional shape with a cursor controlled by the tip of a digitizing pen held in their right hand. Because of the equal distance between the screen, the glass and the tablet, participants perceived the cursor and the shape at the hand level. The room was dark and the glass prevented the direct vision of the drawing hand. The inset shows an example of the shapes used in the study.

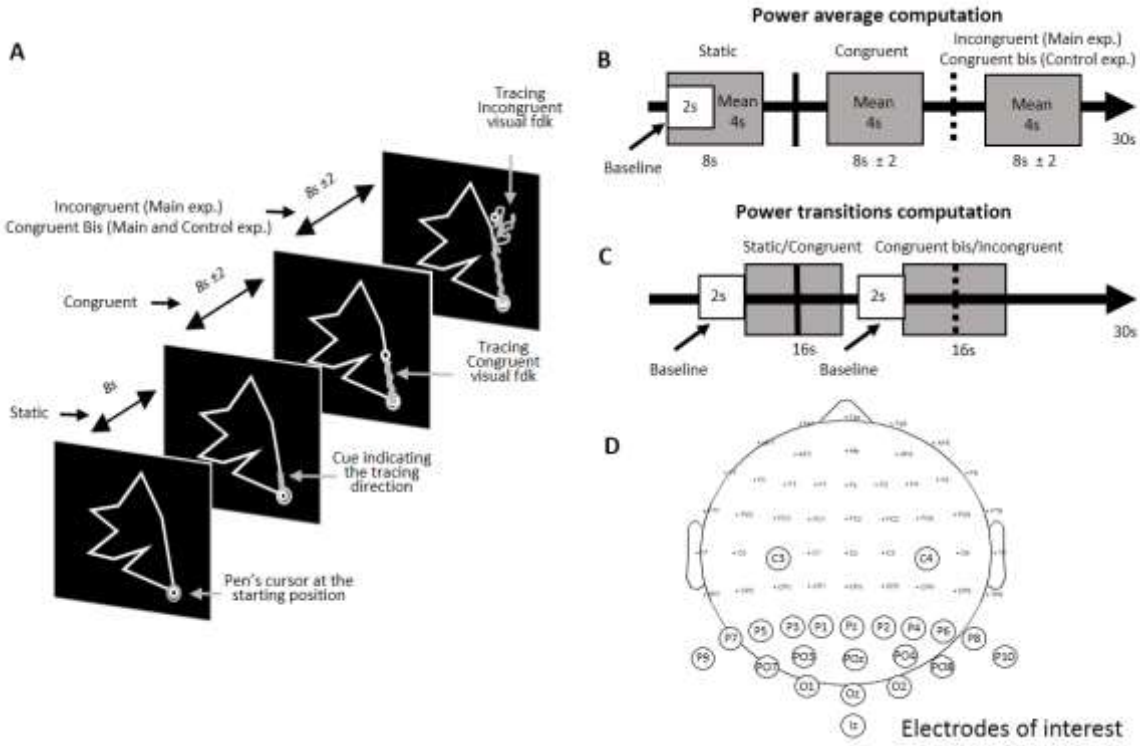


Figure 2. A. Temporal organization of the trials. At the start of the trials, the participant held the pen at the starting position for 8 s (Static condition). Then a cue appeared to indicate to the participant to initiate their tracing in the direction of the cue. The cursor always provided veridical visual feedback of the pen position for an initial variable period of time (Congruent condition) and then either continued providing veridical feedback (main and control experiments) or provided incongruent visual feedback (Incongruent condition). The path taken by the pen, which is shown for illustrative purpose only, was not visible during the experiment. B. Analyzed time windows for the main and control experiments. Alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) and gamma (50-80 Hz) event-related desynchronization/synchronization (ERD/ERS) were computed using Morlet wavelet transforms. For each condition and frequency band, the signal was expressed as a change of power (dB) with respect to a 2-s window baseline taken at the beginning of the Static condition. C. We estimated the dynamic of alpha band power during the transitions between the conditions by creating epochs (–8 s to 8 s)

time-locked to these transitions. For each transition, the signal was then expressed as a change of alpha power (dB) with respect to its own baseline. D. Location of the electrodes of interests (circled electrodes).

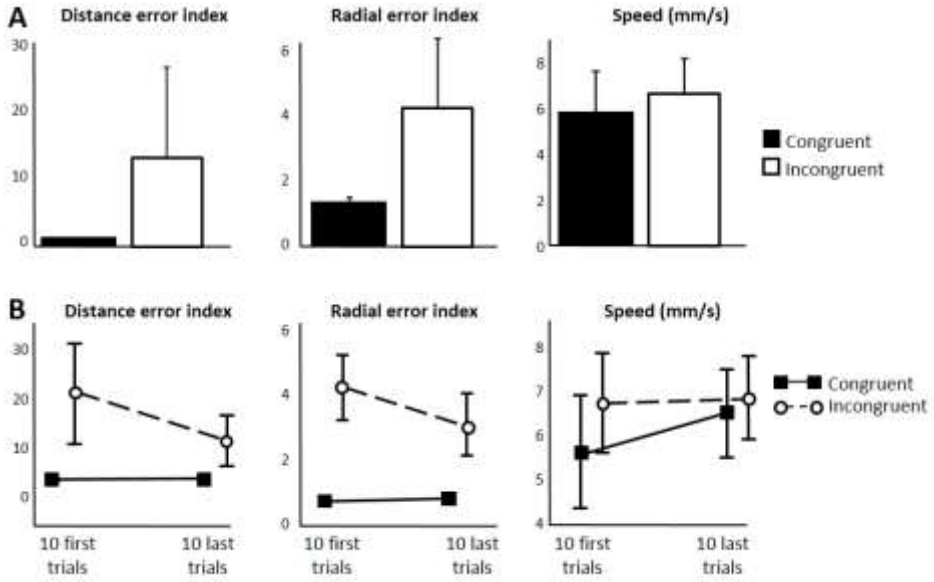


Figure 3 A. Tracing performance. The accuracy with which the participants traced the shape largely decreased when tracing the shape with incongruent visual and somatosensory feedback. This is indicated by the distance error (left panel) and radial error (middle panel) indexes which were significantly larger in the Incongruent tracing condition than in the Congruent condition. Tracing speed (right panel) turned out to be slightly, but significantly faster when participants traced the shape with incongruent visual feedback. B. Comparison of the 10 first and 10 last trials (out of 48 trials) for both performance indexes and tracing speed. Tracing performance significant improved during the experimental session (i.e., greater error indexes in the first 10 trials than in the last 10 trials). However, participants were still not adapted to the incongruence between visual and somatosensory inputs as their errors indexes indices were significantly greater in the 10 last trials of the Incongruent condition than in the last trials of the Congruent condition.

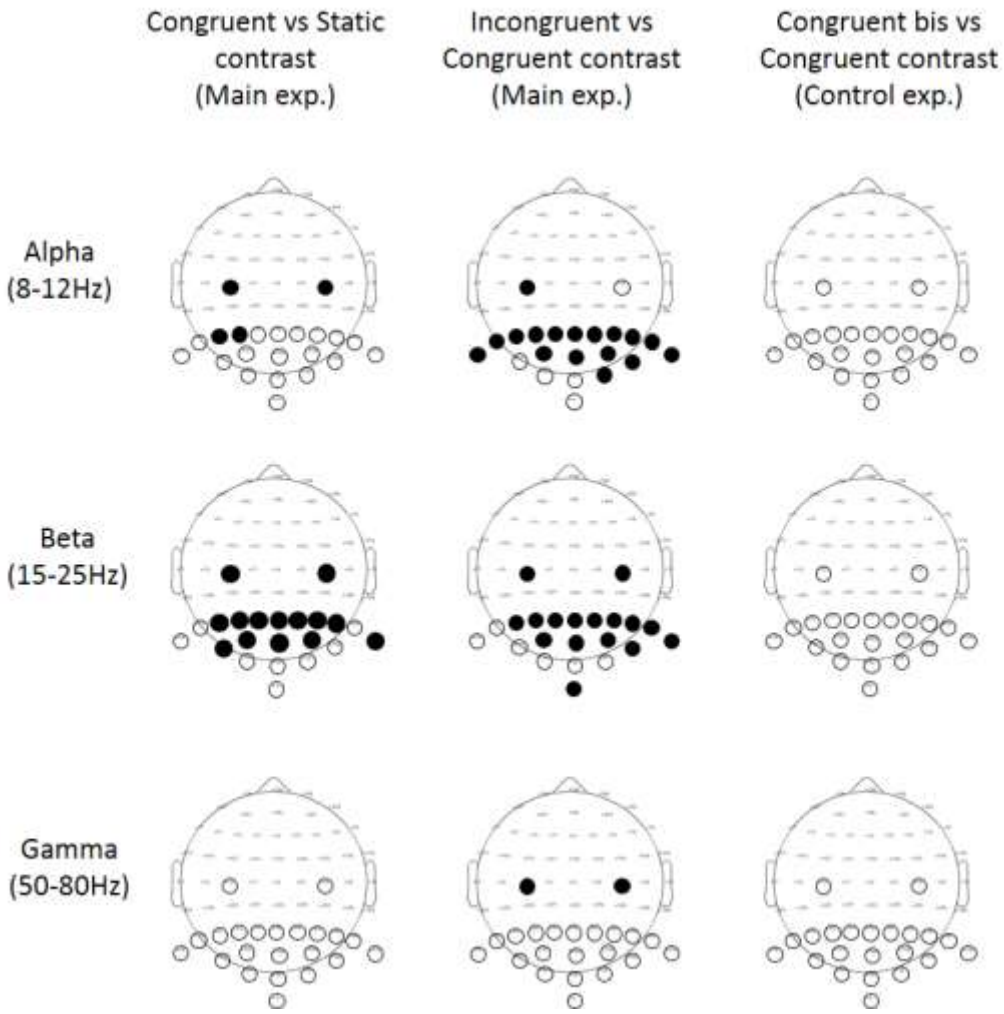


Figure 4. Results for the individual electrode analyses. Circled electrodes represent the electrodes of interest (the labels of these electrodes are given in Fig. 2D). Shaded in black are those electrodes showing significant ERDs after correction for multiple comparisons for the alpha (upper row), beta (middle row) and gamma (lower row) bands. This schematic presentation of the results is shown for the Congruent vs Static contrast (left column), the Incongruent vs Congruent contrast (middle column) and also for the Congruent bis vs Congruent contrast of the Control experiment (right column) which did not reveal any significant ERD.

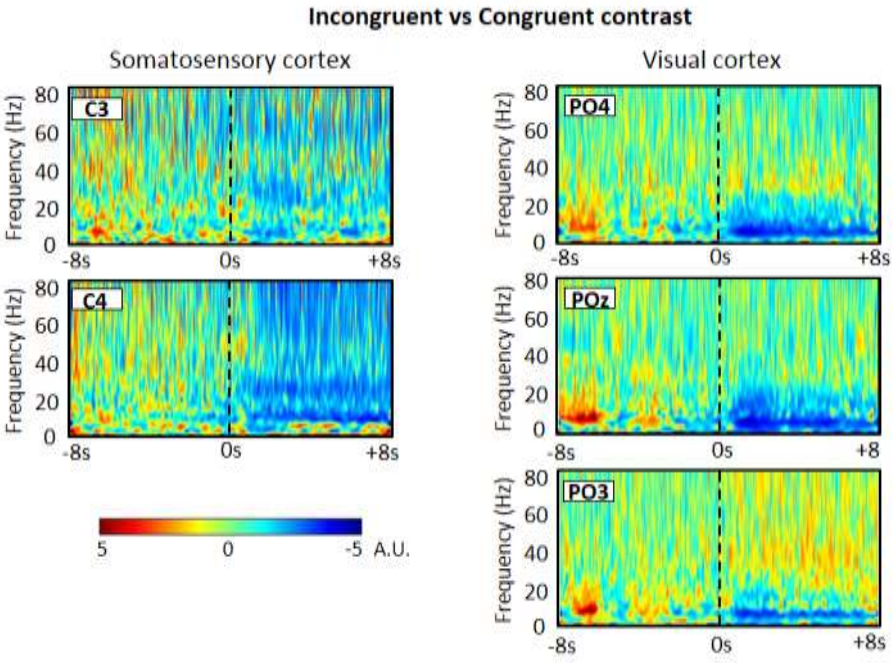


Figure 5. Spectrograms averaged across all participants for both central electrodes and representative posterior electrodes for the Incongruent vs Congruent contrast (frequency range from 1 Hz to 80 Hz). The vertical dashed lines represent the onsets of the incongruence between visual and somatosensory feedback.

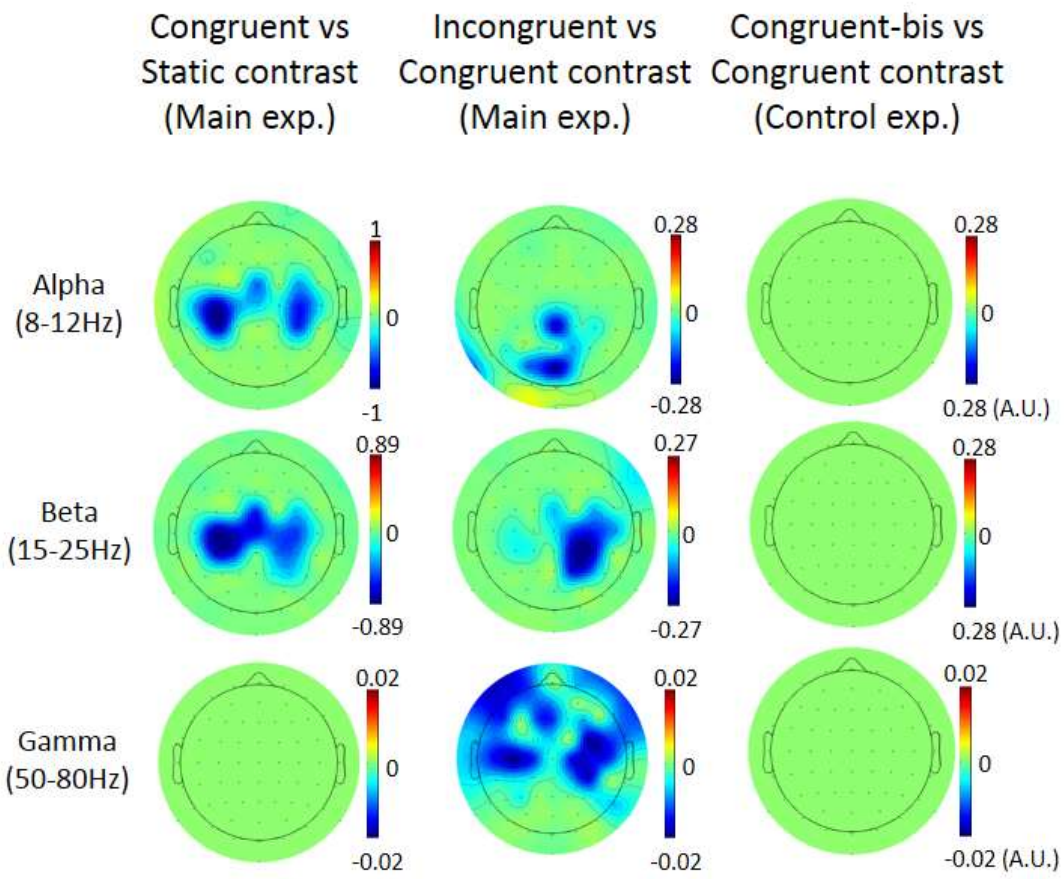


Figure 6. Results for the cluster-based analyses. The maps represent the clusters showing significant ERDs for the alpha (upper row), beta (middle row) and gamma (lower row) bands. This schematic presentation of the results is shown for the Congruent vs Static contrast (left column), the Incongruent vs Congruent contrast (middle column) and also for the Congruent bis vs Congruent contrast of the Control experiment (right column) which did not reveal any significant ERD. The maps labeled Congruent vs Static contrast indicate significant oscillation power change between the Congruent and the Static conditions while the maps labeled Incongruent vs Congruent contrast illustrate the significant power difference between the Incongruent and Congruent conditions.

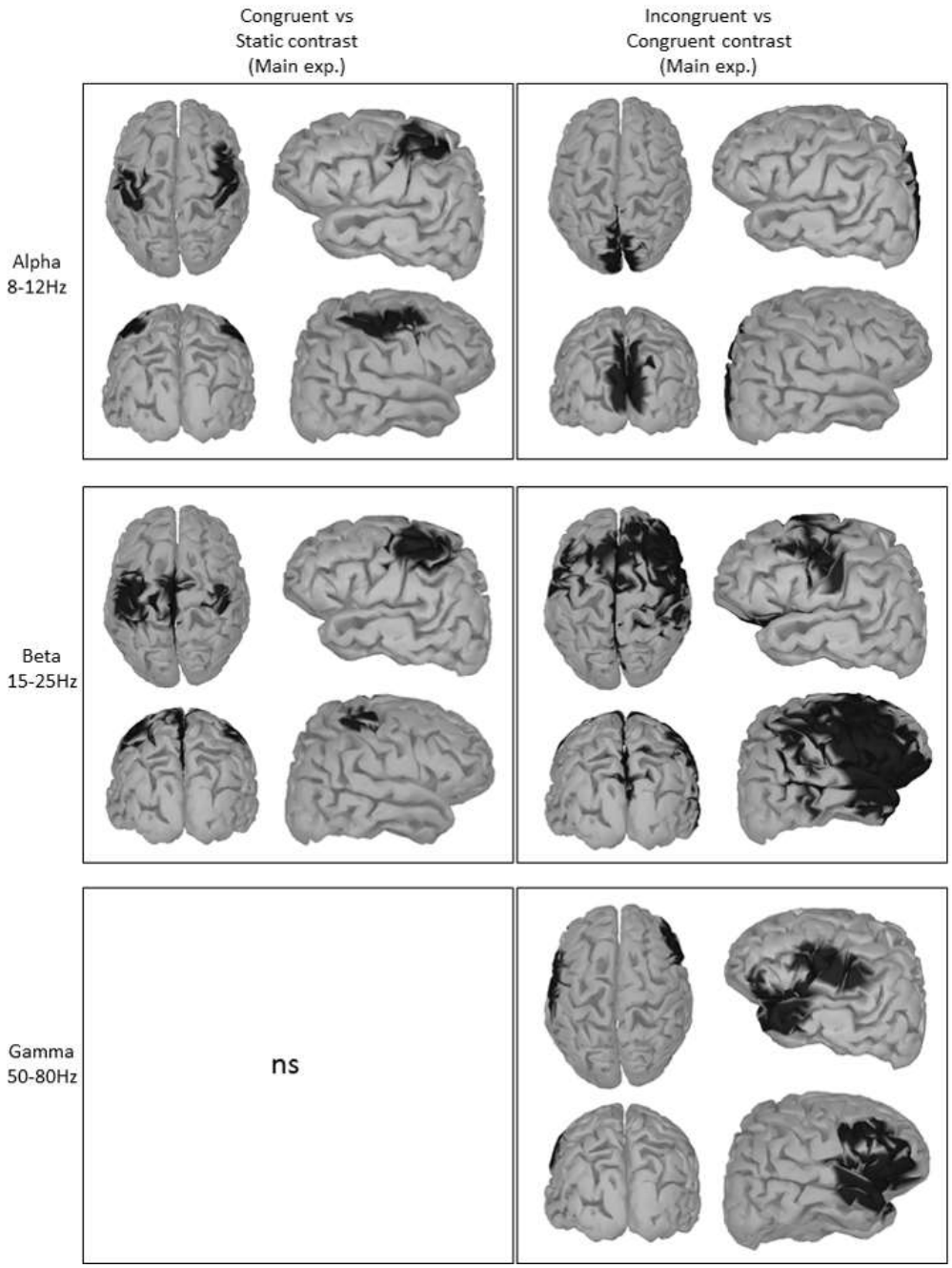


Figure 7. Source activity projected on anatomical brain template for the Congruent Vs Static contrast (left column) and Incongruent vs Congruent contrast (right column), as well as for the alpha, beta and gamma frequency-band. Because tracing the shape with congruent visual feedback had no significant effect on gamma power, the sources of this band-frequency is not illustrated for the Congruent/Static contrast (ns). For each contrast and frequency-band, we display the top, left, back and right view.

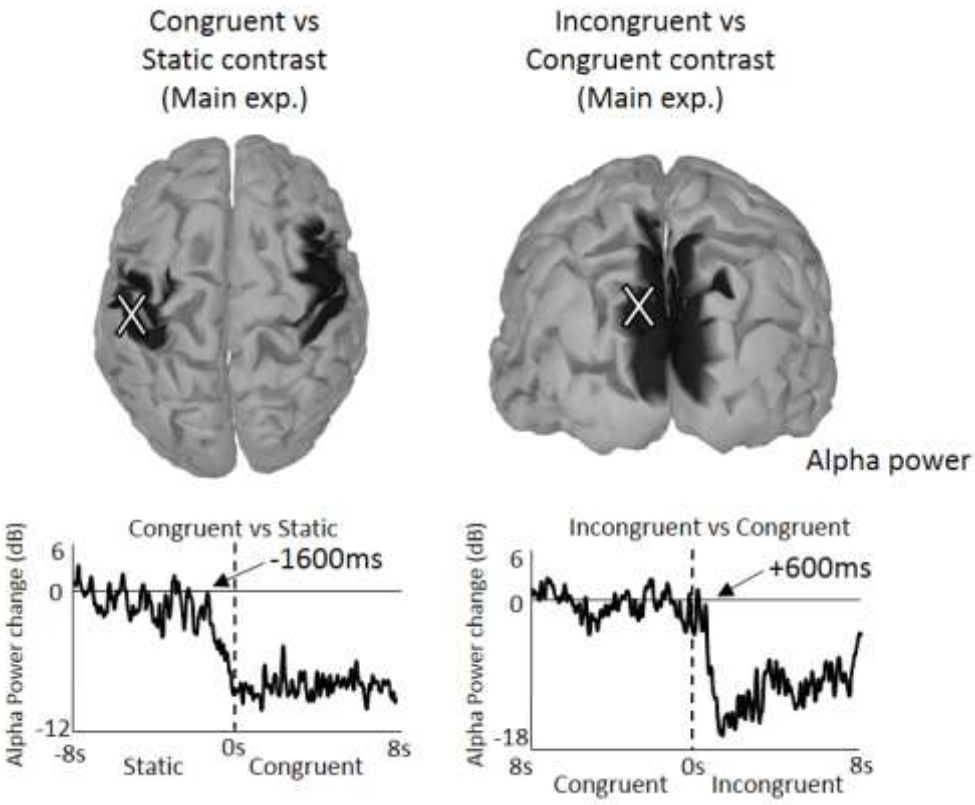


Figure 8. Temporal evolution of the alpha (8-12 Hz) power in the source space, averaged across all participants for both left somatosensory area for the Congruent vs Static contrast time locked on the movement onset (left part) visual area for the Incongruent vs Congruent contrast time locked at the incongruence onset (right part). White cross represent the point where the alpha power has been extracted.

Supplementary material

Supplementary Table I. Detailed statistical report of the control experiment for each electrode of interest for alpha power

Electrode	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics				
				ANOVA F	ANOVA p	Post-hoc Congr vs Incongr		
						p	α *critic*	d_r
C3	-0313 ± 0.28	-1.11 ± 1	-1.13 ± 0.87	14.87	0.082	0.874	0.041	-0.01
C4	0.09 ± 0.20	-0.47 ± 0.89	-0.36 ± 1.03	0.08	0.162	0.704	0.032	0.05
P9	-0.04 ± 0.15	-0.21 ± 0.63	-0.24 ± 0.62	1.13	0.229	0.900	0.043	0.00
P7	-0.07 ± 0.23	-0.22 ± 0.88	-0.20 ± 0.83	0.43	0.543	0.900	0.045	0.00
P5	-0.09 ± 0.14	-0.44 ± 0.84	-0.74 ± 0.85	2.73	0.044	0.642	0.023	-0.01
P3	-0.04 ± 0.14	-0.59 ± 0.71	-0.72 ± 0.74	8.16	<0.001	0.220	0.005	-0.08
P1	0.08 ± 0.35	0.11 ± 1.24	-0.09 ± 1.07	0.47	0.392	0.388	0.011	-0.07
Pz	0.08 ± 0.42	0.27 ± 1.31	0.07 ± 1.23	0.37	0.198	0.432	0.014	-0.06
P2	-0.10 ± 0.71	-0.18 ± 1.37	-0.36 ± 1.25	0.96	0.570	0.176	0.002	-0.07
P4	0.10 ± 0.18	-0.39 ± 0.65	-0.38 ± 0.68	5.71	0.009	0.922	0.048	-0.01
P6	0 ± 0.28	-0.41 ± 0.63	-0.37 ± 0.81	3.40	0.162	0.868	0.039	0.02
P8	-0.02 ± 0.20	-0.21 ± 0.60	-0.27 ± 0.56	2.24	0.184	0.868	0.036	-0.03
P10	-0.02 ± 0.21	-0.16 ± 0.55	-0.22 ± 0.58	1.43	0.403	0.678	0.030	-0.02
PO7	-0.06 ± 0.53	-0.56 ± 0.99	-0.59 ± 0.94	5.05	0.012	0.664	0.025	-0.01
PO3	-0.06 ± 0.28	-0.31 ± 0.90	-0.40 ± 0.98	1.58	0.339	0.614	0.020	-0.04
POz	0.10 ± 0.37	0.21 ± 1.37	0.03 ± 1.38	0.84	0.841	0.788	0.034	-0.05
PO4	0.02 ± 0.23	-0.10 ± 0.76	-0.21 ± 0.95	0.74	0.514	0.302	0.007	-0.04
PO8	-0.05 ± 0.21	-0.11 ± 0.84	-0.24 ± 0.89	0.56	0.670	0.342	0.009	-0.06
O1	-0.03 ± 0.25	-0.44 ± 1.04	-0.48 ± 1.11	2.44	0.263	0.582	0.018	-0.01
Oz	0.02 ± 0.23	-0.11 ± 1.04	-0.18 ± 1.14	0.37	0.967	0.982	0.050	-0.02
O2	-0.07 ± 0.21	-0.13 ± 0.81	-0.23 ± 0.99	0.27	0.717	0.668	0.027	-0.04
Iz	-0.16 ± 0.19	-0.71 ± 0.69	-0.78 ± 0.80	7.90	0.005	0.546	0.016	-0.02

The asterisks indicate that P value is smaller than the alpha critic used to correct for multiple comparisons

Supplementary Table II. Detailed statistical report of the control experiment for each electrode of interest for beta power

Electrode	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics				
				ANOVA F	ANOVA p	Post-hoc Congr vs Incongr		
						p	α *critic*	d_r
C3	-0318 ± 0.16	-1.35 ± 0.80	-1.38 ± 0.78	28.66	<0.001	0.688	0.034	-0.01
C4	-0.09 ± 0.13	-0.69 ± 0.40	-0.58 ± 0.46	18.76	<0.001	0.126	0.014	0.07
P9	-0.05 ± 0.10	-0.14 ± 0.28	-0.13 ± 0.33	1.33	0.217	0.126	0.016	0.02
P7	-0.06 ± 0.10	-0.18 ± 0.35	-0.06 ± 0.39	1.09	0.362	0.140	0.018	0.14
P5	-0.09 ± 0.14	-0.26 ± 0.35	-0.24 ± 0.36	1.86	0.129	0.880	0.045	0.03
P3	-0.09 ± 0.12	-0.62 ± 0.48	-0.59 ± 0.39	16.43	<0.001	0.870	0.041	0.01
P1	-0.03 ± 0.11	-0.40 ± 0.38	-0.38 ± 0.26	12.56	0.002	0.614	0.032	0.01
Pz	-0.06 ± 0.15	-0.43 ± 0.55	-0.46 ± 0.44	7.89	0.017	0.688	0.036	-0.05
P2	-0.10 ± 0.18	-0.40 ± 0.43	-0.38 ± 0.49	6.19	0.071	0.780	0.039	0.01
P4	-0.01 ± 0.11	-0.32 ± 0.26	-0.22 ± 0.34	7.91	0.004	0.036	0.002	0.14
P6	-0.08 ± 0.23	-0.17 ± 0.55	-0.06 ± 0.63	0.66	0.606	0.110	0.011	0.09
P8	-0.07 ± 0.17	-0.08 ± 0.39	0 ± 0.46	0.56	0.862	0.166	0.020	0.08
P10	-0.11 ± 0.13	-0.08 ± 0.37	0.04 ± 0.47	1.50	0.124	0.078	0.007	0.13
PO7	-0.08 ± 0.10	-0.19 ± 0.32	-0.19 ± 0.38	1.18	0.241	0.980	0.050	-0.01
PO3	-0.12 ± 0.24	-0.39 ± 0.33	-0.41 ± 0.31	18.03	<0.001	0.568	0.027	-0.02
POz	-0.05 ± 0.18	-0.23 ± 0.34	-0.21 ± 0.31	3.63	0.204	0.876	0.043	0.01
PO4	-0.07 ± 0.09	-0.20 ± 0.28	-0.17 ± 0.34	1.60	0.274	0.928	0.048	0.04
PO8	-0.10 ± 0.10	-0.15 ± 0.28	-0.12 ± 0.33	0.21	0.840	0.602	0.030	0.02
O1	-0.08 ± 0.14	-0.20 ± 0.35	-0.25 ± 0.49	1.65	0.507	0.256	0.025	-0.04
Oz	-0.10 ± 0.11	-0.20 ± 0.26	0.10 ± 0.38	0.95	0.408	0.048	0.005	0.12
O2	-0.11 ± 0.08	-0.24 ± 0.21	-0.28 ± 0.27	5.07	0.019	0.086	0.009	-0.05
Iz	-0.10 ± 0.15	-0.10 ± 0.27	0.02 ± 0.42	0.96	0.369	0.174	0.023	0.13

The asterisks indicate that P value is smaller than the alpha critic used to correct for multiple comparisons

Supplementary Table III. Detailed statistical report of the control experiment for each electrode of interest for gamma power

Electrode	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics				
				ANOVA F	ANOVA p	Post-hoc Congr vs Incongr		
						p	α *critic*	d_r
C3	-0.08 ± 0.16	-0.35 ± 0.49	-0.30 ± 0.72	1.59	0.116	0.956	0.050	0.04
C4	0.11 ± 0.16	-0.60 ± 0.84	-0.57 ± 0.95	4.22	0.036	0.484	0.030	0.02
P9	-0.09 ± 0.13	-0.23 ± 0.37	-0.12 ± 0.47	1.33	0.362	0.306	0.023	0.11
P7	-0.05 ± 0.14	-0.31 ± 0.48'	-0.04 ± 0.69	1.56	0.223	0.098	0.009	0.17
P5	-0.05 ± 0.14	-0.29 ± 0.44	-0.05 ± 0.64	1.53	0.254	0.084	0.007	0.15
P3	-0.04 ± 0.07	-0.13 ± 0.20	-0.11 ± 0.31	1.04	0.044	0.730	0.043	0.00
P1	-0.07 ± 0.08	-0.17 ± 0.24	-0.20 ± 0.29	2.58	0.012	0.448	0.027	-0.05
Pz	-0.09 ± 0.06	-0.14 ± 0.28	-0.16 ± 0.33	0.48	0.611	0.602	0.039	-0.01
P2	-0.08 ± 0.08	-0.24 ± 0.25	-0.25 ± 0.25	3.48	0.058	0.690	0.041	0.00
P4	-0.08 ± 0.12	-0.12 ± 0.39	-0.24 ± 0.39	1.50	0.414	0.152	0.014	-0.13
P6	-0.19 ± 0.49	-0.55 ± 1.16	-0.45 ± 0.99	2.33	0.403	0.546	0.036	0.02
P8	-0.12 ± 0.26	-0.40 ± 0.77	-0.28 ± 0.66	1.86	0.477	0.194	0.018	0.06
P10	-0.13 ± 0.14	-0.26 ± 0.45	-0.17 ± 0.5	0.89	0.628	0.202	0.020	0.09
PO7	-0.05 ± 0.10	-0.12 ± 0.29	0.04 ± 0.36	1.50	0.282	0.058	0.002	0.17
PO3	-0.10 ± 0.13	-0.09 ± 0.31	0.02 ± 0.31	1.50	0.874	0.184	0.016	0.13
POz	-0.07 ± 0.09	-0.15 ± 0.20	-0.11 ± 0.14	2.06	0.289	0.490	0.032	0.06
PO4	-0.06 ± 0.07	-0.01 ± 0.20	0.01 ± 0.22	0.82	0.383	0.520	0.034	0.07
PO8	-0.11 ± 0.15	-0.25 ± 0.39	-0.21 ± 0.40	1.07	0.229	0.314	0.025	0.05
O1	-0.09 ± 0.10	-0.01 ± 0.29	0.05 ± 0.32	2.57	0.240	0.138	0.011	0.07
Oz	-0.09 ± 0.08	-0.04 ± 0.28	-0.04 ± 0.28	0.42	0.890	0.764	0.048	0.01
O2	-0.11 ± 0.10	-0.19 ± 0.26	-0.20 ± 0.32	0.70	0.450	0.746	0.045	0.00
Iz	-0.10 ± 0.07	-0.04 ± 0.22	0.03 ± 0.21	2.36	0.255	0.080	0.005	0.11

The asterisks indicate that P value is smaller than the alpha critic used to correct for multiple comparisons

VII.3 Complément méthodologique de l'article N°2 : les statistiques robustes

Tout d'abord, sans remettre en cause le bienfondé de l'appareil statistique, et bien au contraire, nous voulons préciser que nous nous plaçons dans la ligne de pensée qui ne considère pas les statistiques comme une vérité absolue ni comme une fin en soi, mais comme un puissant outil d'aide à la décision en situation complexe. Sur ce plan, le développement relativement récent de méthodes statistiques modernes, liées à un accès facile à une grande puissance de calcul, nous offre des possibilités intéressantes quant à la manière « d'y voir clair » dans les données enregistrées.

Les statistiques dites robustes font référence aux statistiques qui permettent de prendre en compte l'influence d'éléments dont le comportement diverge par rapport aux autres éléments d'un échantillon (voir Wilcox 2011, 2012 pour une discussion étendue). Par exemple, l'application d'une ANOVA ou d'un *t*-test classique ne peut se faire que si l'échantillon considéré respecte les hypothèses de normalité (distribution normale des valeurs d'observations) et d'homoscédasticité (homogénéité des variances de ces observations). Il apparaît qu'en pratique, ces hypothèses ne sont que rarement respectées, surtout dans l'expérimentation humaine souvent caractérisée par des échantillons de petites tailles. En l'occurrence, certaines des distributions de nos observations dans notre deuxième étude ne respectaient pas l'hypothèse de normalité (telle que mise en évidence par le test de Shapiro-Wilk). Ainsi, les méthodes statistiques classiques ne peuvent pas être appliquées dans ces cas. A l'inverse, certaines méthodes statistiques permettent malgré tout d'obtenir une estimation fiable de la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle (H0) sans se tromper. Nous allons ici présenter celles que nous avons ainsi utilisées.

VII.3.1 Bootstrap et ANOVA

"A sample is to a population as a bootstrap resample is to a sample "– Citation anonyme

A l'origine, la méthode du Bootstrap est une méthode de ré-échantillonnage des données. Elle consiste à effectuer une série de tirages aléatoires à partir des données de l'échantillon (avec ou sans remise) dans le but de recréer un échantillon sur la base du premier. Ce principe relativement simple appliqué aux données, peut également être appliqué à l'ANOVA ('Bootstrapped ANOVA' ou ANOVA Bootstrap). Classiquement, l'ANOVA est un test paramétrique qui permet d'estimer des paramètres (*F* et *p*) sous l'hypothèse nulle, la valeur de

ces paramètres nous permettant de contrôler le risque de commettre une erreur de type I (probabilité de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie). L'ANOVA Bootstrap, nous allons le voir, nous permet de nous affranchir de l'évaluation de ces paramètres, et c'est à ce titre qu'elle est considérée comme un test non paramétrique. Nous l'avons dit, son intérêt principal en ce qui nous concerne est ainsi de pouvoir s'appliquer à des distributions non normales tout en contrôlant le risque de commettre une erreur de type I. Quel en est le principe général ? A partir de l'échantillon d'origine, il est possible de recréer un grand nombre d'échantillons. Il est à noter que dans notre cas, ces échantillons (au nombre de 1000) ont été effectués par tirage avec replacement. Il est ensuite possible d'estimer les paramètres *F* (par une ANOVA classique) pour chacun des échantillons ainsi créés, et d'établir une distribution de ces 1000 valeurs de *F*. Cette succession d'estimation de la valeur du paramètre *F* pour chacun de ces échantillons tirés aléatoirement correspond ainsi à une simulation de la distribution de l'hypothèse nulle. Autrement dit, la distribution des 1000 *F* obtenus correspond à la distribution de l'hypothèse nulle. Au sein de cette distribution, il est alors possible de comparer la valeur du *F* correspondant à notre échantillon d'origine avec la valeur du *F* correspondant à une probabilité *p* fixée de rejeter l'hypothèse nulle sans se tromper (ce *F* est appelé *F*-alpha, généralement égal à 0.05). La valeur du *p* de l'analyse finale correspond à la probabilité (au niveau de la distribution des 1000 *F*) d'obtenir une valeur de *F* plus éloignée de la distribution de l'hypothèse nulle que celle du *F* correspondant à notre échantillon initial (Figure VII.1).

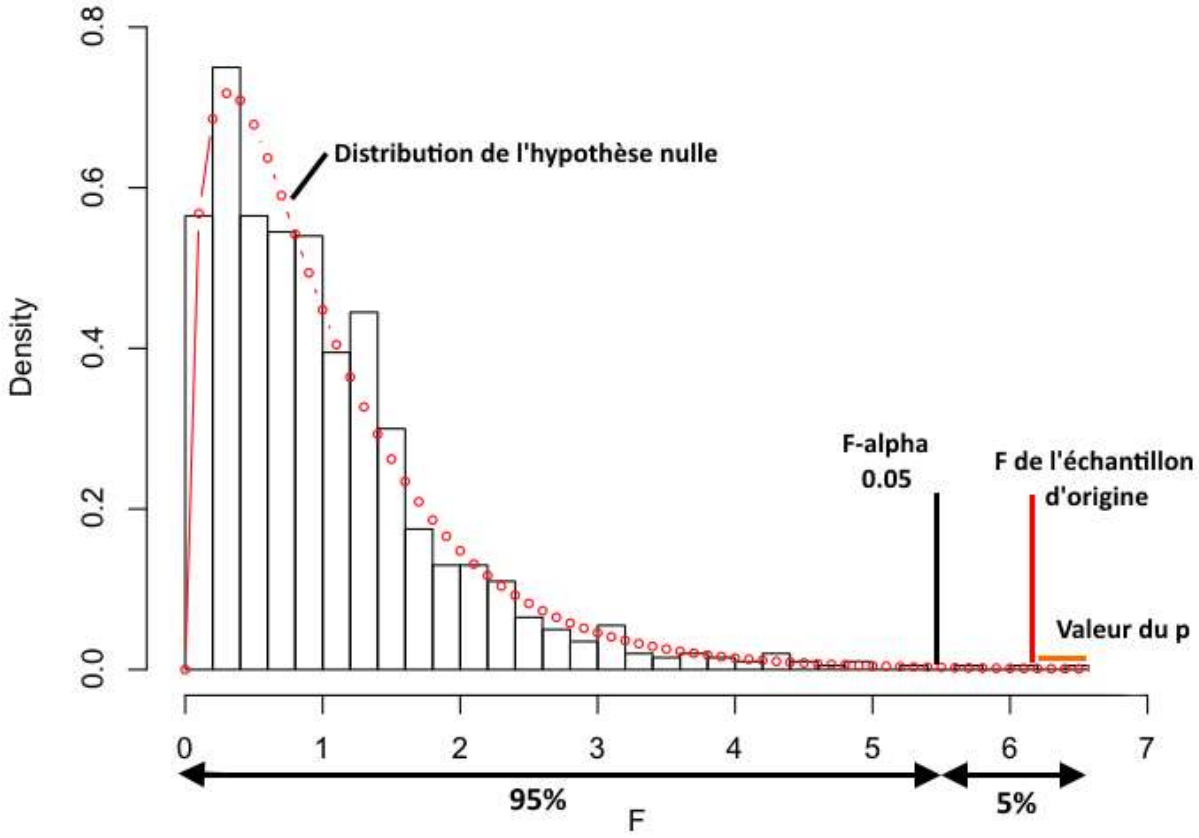


Figure VII.1 : ANOVA et Bootstrap. *Suite à la constitution de 1000 échantillons aléatoires, il est possible de constituer une distribution de l'hypothèse nulle. Il est alors également possible de calculer la probabilité p que la valeur de F de l'échantillon d'origine soit supérieure ou inférieure à la probabilité d'obtenir la valeur de F correspondant au seuil (F-alpha, ici= à 0.05). Adapté de http://ww2.coastal.edu.html.*

VII.3.2 Corrections pour comparaisons multiples

Lors de l'application de tests statistiques, la multiplication du nombre de comparaisons entraîne une augmentation du risque de commettre une erreur de type I (rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie; Wilcox 2011, 2012). Cela est particulièrement vrai dans certaines analyses EEG du fait que les données traitées puissent être multidimensionnelles (structure spatio-temporelle : enregistrement de différents canaux à différents points dans le temps, voir infra). Il est alors impératif de contrôler ce risque (appelé 'Family Wise Error', FWE) en corrigeant les résultats de manière à prendre en compte le nombre de comparaisons effectuées. Ceci se fait généralement en adaptant le seuil pour lequel une valeur *p* permet de rejeter l'hypothèse nulle. Cette correction n'est pas permise par les approches statistiques standards

qui s'appliquent généralement à des données unidimensionnelles. Il existe plusieurs méthodes de corrections pour comparaisons multiples. Nous ne présenterons ici que les grands principes des deux méthodes de correction que nous avons utilisées.

Tout d'abord, la méthode de Benjamini-Hochberg fait partie des méthodes basées sur l'adaptation du niveau d'acceptation du seuil alpha (Benjamini et Hochberg, 1995). Elle consiste d'abord à effectuer l'ensemble des comparaisons, de manière indépendante, puis de classer les valeurs de probabilité *p* obtenues par ordre croissant (les moins significatives en bas). L'hypothèse nulle est alors rejetée, pour chacune des comparaisons effectuées, si et seulement si la valeur des *p* est inférieure à la valeur d'un alpha critique correspondant calculé avec la formule : P[k] = ((C-k+1)*α)/C. Dans cette formule, *P* est la valeur de l'alpha critique, *k* est le rang dans le classement de la valeur de *p* originale, *C* est le nombre total de valeurs *p* observées initialement, et *α* le seuil alpha original (généralement 0.05). Nous avons utilisé cette méthode lors de comparaisons multiples de différentes conditions sur un nombre relativement important d'électrodes (voir notre étude N°2).

Nous avons également utilisé un test de permutation basé sur la constitution de clusters ('Cluster-based permutation test'; Maris and Oostenveld 2007). Ce test est particulièrement intéressant du fait qu'il prenne en compte les liens de dépendances spatiales et temporelles présents dans le signal. Nous avons appliqué ce test sur des données qui possédaient une structure bidimensionnelle (électrodes, temps). Qu'en est-il plus précisément ? Nous désignerons ici par « sample » la paire formée par chaque point du temps pour chaque électrode (une électrode, un point du temps). Tout d'abord, pour chaque sample contenu dans les données, nous avons effectué une comparaison entre nos conditions expérimentales (*t*-test). Nous n'avons conservé ensuite que les samples dont la valeur des *t* était supérieure à une valeur seuil préalablement définie (en ce qui nous concerne, correspondant au 95ème quantile). Les samples conservés ont été ensuite rassemblés en groupes de samples ('clusters') par l'intermédiaire d'un modèle construit sur la base des liens de dépendances spatiales (distances entre les électrodes) et temporelles entre ces samples. La statistique effectuée, cette fois-ci au niveau des clusters, a ensuite été calculée en prenant la somme des valeurs de *t* dans chacun des clusters constitués. Seules les valeurs maximales du résultat de la statistique au niveau des clusters ont ensuite été conservées (en fonction d'une valeur seuil), constituant le résultat de la procédure. Cette procédure, du fait de la prise en considération des liens de dépendances

spatiales et temporelles, permet ainsi de résoudre le problème posé par les comparaisons multiples. En revanche, la seule manière de calculer la valeur (significativité) de la probabilité associée au résultat, est de réaliser une simulation par permutation des données (Monte Carlo). Le principe de cette simulation est assez similaire à celui utilisé dans le Bootstrap (voir supra). La différence principale consiste en ce que le ré-échantillonnage n'est pas effectué par tirage (avec ou sans remise) mais par permutation aléatoire des valeurs de l'échantillon d'origine. De la même manière ensuite, il est possible de calculer la valeur des paramètres statistiques pour chacun des ré-échantillonnages (en ce qui nous concerne, nous en avons effectué 5000; il s'agit ici de la valeur du paramètre *t*) puis de constituer une distribution de ces valeurs de paramètres (qui représentent l'hypothèse nulle). Il s'agit ensuite de comparer la valeur *t* de l'échantillon d'origine avec la valeur *t* correspondant à une probabilité seuil de rejeter l'hypothèse nulle (0.05 en ce qui nous concerne) pour connaître le niveau de significativité du test (voir supra l'explication concernant le Bootstrap).

VII.3.3 Taille d'effet robuste

Comme évoqué brièvement dans les précédents paragraphes, le calcul d'une probabilité statistique *p* ne nous renseigne que sur la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie (erreur de type I). Mais cette valeur ne nous dit strictement rien sur la taille de l'effet observé. La taille de l'effet est une valeur qui nous permet d'évaluer l'importance d'un effet considéré en intégrant les valeurs des moyennes et des écarts types. Il est ainsi complémentaire et instructif de calculer la taille des effets observés afin d'appréhender plus correctement les résultats des analyses. Nous avons pour cela calculé le *d* de Cohen classique, dont la formule est présentée dans notre deuxième étude (voir aussi Cohen, 1965). Il est admis que des valeurs de *d* égales à 0.2, 0.5 et 0.8 correspondent à des tailles d'effet respectivement petite, moyenne et grande (Cohen, 1988). En revanche, le calcul de cet indice est également soumis aux hypothèses de normalité et d'homoscédasticité (voir supra). Du fait que, nous l'avons dit, certaines de nos données ne respectaient pas ces hypothèses, nous avons employé l'alternative présentée par le calcul d'un *d* de Cohen robuste (d_r) développé par Algina et al. (2005a,b, 2006). Le calcul de ce d_r est également basé sur la méthode de Bootstrap que nous avons présentée plus haut, et l'interprétation du résultat est la même que celle du d de Cohen classique que nous venons de présenter.

Chapitre VIII Etude N°3:

VIII.1 Résumé de l'article N°3

Nous savons que l'information sensorielle est traitée par le cerveau en fonction de son utilité pour le contôle de mouvements visuoguidés du membre supérieur. Un certain nombre d'études ont montré que la pondération des entrés visuelles et somatosensorielles était particulièrement importante pour controller le mouvement lorsque ces deux types d'informations sensorielles étaient incongruentes. Cependant, les corrélats neuronaux liés à l'adaptation à une telle incongruence sont encore largement inconus. Dans cette étude, nous avons évalué le niveau de la puissance des bandes de fréquences alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) et gamma (50-80 Hz) au niveau des cortex visuel, somatosensoriels et pariétaux posterieurs au cours de l'adaptation à une tache de suivi de contour de forme alors que les informations visuelles et somatosensorielles étaient incongruentes. L'incongruence sensorielle était induite par une déviation de 120° du mouvement du curseur avec lequel les participants (n=19) devaient suivre les contours de la forme. Les montrent l'existance de modulations complexes et spécifiques des différentes bandes de fréquence en début et en fin d'adaptation au niveau de l'ensemble des régions d'interet, reflétant probablement les mécanismes liés au contrôle en ligne du mouvement et à l'adaptation au nouvel environement visuomoteur.

VIII.2 Article N°3

Modulation of oscillatory activities of the visual, somatosensory and posterior parietal cortices during sensorimotor adaptation

Nicolas Lebar, Laurence Mouchnino, Jean Blouin

Modulation of oscillatory activities of the visual, somatosensory and posterior parietal cortices during sensorimotor adaptation

Nicolas Lebar, Laurence Mouchnino, Jean Blouin

Laboratory of Cognitive Neuroscience, FR 3C 3512,

CNRS and Aix-Marseille University, Marseille, France

ADDRESS FOR CORRESPONDANCE:

Jean Blouin

Laboratory of Cognitive Neuroscience

CNRS and Aix-Marseille University

3 Place Victor Hugo

Marseille, 13001 France

Email: jean.blouin@univ-amu.fr

Phone (+33) 413 550 946

Fax (+33) 413 550 956

Abstract

Sensory information is known to be processed as a function of their relevance during visually-guided arm movements. Several studies have shown that the weighting of visual and somatosensory input is particularly important when controlling movements in situations where these two sensory information become incongruent. However, little is known about the neural mechanisms underlying the weighting of sensory inputs during the adaptation to such a novel sensory environment. In the present study, we assessed the power of alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) and gamma (50-80 Hz) frequency-bands in the visual, somatosensory, and posterior parietal cortices during the adaptation to an incongruence between visual and somatosensory information when tracing the contour of a shape. The sensory incongruence resulted from a 120° deviation of the pen's cursor with which participants (n = 19) had to trace the shape.–The results showed complex band-specific modulations during early and late exposure to the sensory incongruence in all regions of interest. These modulations most likely reflect mechanisms related to the online control of movement and adaptation to the novel visuomotor environment.

Introduction

Processing relevant while ignoring non-relevant information is fundamental to organize efficient strategies to interact with our direct surrounding environment, and to learn from it. This has been demonstrated by studies showing that voluntary visually-guided hand movements executed in a situation where visual and somatosensory information were incongruent (Bernier et al., 2009; Reuter et al., 2015). Situations with incongruent sensory information arises for instance when participants wear prismatic glasses or control the motion of their hand by watching it in a mirror. In these situations, visual and somatosensory spatial representation are misaligned, generally leading to a disrupted motor execution (Harris 1963; Balslev et al. 2004; Redding et al. 2005; Bernier et al. 2009).

Increasing evidence suggests that specific neural oscillations reflect specific functional brain processes. These processes include facilatory and inhibitory processes that may have important contributions when controlling movements with incongruent sensory feedback. It is well established that the power of alpha (~8-12Hz) and beta (~15-25Hz) oscillations are inversely related to cortical excitability (Chen et al., 1998; Pfurtscheller and Lopes da Dilva, 1999;; Ploner et al., 2006; Romei et al., 2008; Sauseng et al., 2009; Anderson

and Ding, 2011; van Ede, 2012a). Moreover, the decrease of alpha and beta power has been found to also occur in anticipation of an upcoming sensory event (van Ede et al. 2010, 2011). Such decreases of alpha and beta power are thought to arise from a desynchronization of neuronal firing activity in these frequency-bands, and are referred to as event related desynchronizations or ERDs (Pfurtscheller and Aranibar, 1977, Pfurtscheller and Lopes da Silva 1999). They are thought to be part of the mechanisms that contribute to weight sensory input in order to contextually optimize sensory processing and related behavior.

In a recent study (Lebar et al., submitted), we found that tracing a shape with incongruent visual and somatosensory feedback was associated with a decrease of alpha power over the occipital area, and of beta power over the posterior parietal cortices, particularly in the right hemisphere. Based on the current knowledge of the functions of alpha and beta oscillations, these ERDs might have been reflective of facilitation of visuo-spatial processes when the participants controlled their movements with incongruent sensory feedback. During exposure to the sensory incongruence, we also observed a supplemental beta ERD over the somatosensory cortex which, according to a recent study of Torrecillos et al. (2015), might have been more related to sensorimotor adaptation processes.

Gamma oscillations (>30 Hz) have also been found to be related to sensory weighting mechanisms. For instance, in visual and somatosensory stimulation studies, gamma power is classically reported to be inversely related to alpha and beta power, especially when the stimuli are relevant in a given context (Pfurtscheller et al., 2003; see Tallon-Baudry and Bertrand 1999 for a review). Therefore, gamma oscillations augment in the occipital and central cortical areas following visual and somatosensory stimulation, respectively. The literature also suggests that gamma oscillations underlie processes involved in the integration of sensory inputs of different modalities (Wang 2010; Engel et al., 2012). Besides, there is evidence that gamma oscillations reflect functional bottom-up feature binding processes, representing fundamental activities in cortical computation (see Tallon-Baudry and Bertrand 1999, Tallon-Baudry, 2009, and Fries, 2009 for reviews). Consistent with this function, it has been reported that gamma power was reduced over engaged sensory areas when participants received incongruent visual and auditory stimuli (Maier et al. 2008; Ghazanfar et al. 2008); and also incongruent visual and somatosensory stimuli (Krebber et al. 2015).

In our recent study discussed above (Lebar et al., submitted), we found that the incongruence between vision and somatosensory feedback during tracing movements was associated to a gamma ERD over the central regions, suggesting a reduced integration of somatosensory inputs for controlling the movements with sensory incongruence. This result fits particularly well with those reported by Krebber et al. (2015) and Bernier et al. (2009) who respectively showed a suppression of gamma oscillations and a reduction of somatosensory evoked potentials over the somatosensory areas in tasks where participants received incongruent visual and somatosensory feedback. Overall, these findings might reflect a contextual decrease of somatosensory information processing due to the sensory incongruence, possibly alleviating the incongruence strength and thus facilitating the control of movement.

In our previous study, we used a protocol that minimized the participants' possibility to adapt to their novel sensory environment when they traced the contour of shapes with incongruent visual and somatosensory feedback (e.g., we used leftward and rightward visual shift of the pen's cursor, different shapes and tracing directions, trials with and without sensory incongruence were presented alongside). Therefore, the modulations in the power of the different band-frequencies found in this study during trials with incongruent sensory feedback might have reflected to a greater extent processes related to the weighting of sensory inputs when controlling movements than processes related to visuomotor adaptation which remain largely understood.

The present study was specifically designed to investigate the oscillatory correlates of the adaptation to an incongruence between visual and somatosensory feedback when performing a visually-guided hand tracing task. Previous studies have shown that the right parietal cortex is crucial for visual spatial processes and learning new visuomotor transformations (e.g., Clower et al. 1996; Krakauer et al. 2004; Balslev et al. 2005). fMRI and positron emission tomography studies have shown that the activity of this cortical region is progressively reduced during the adaptation to visuo-somatosensory incongruence (Clower et al., 1996; Graydon et al., 2005). Based on these findings, we hypothesized that visuomotor adaptation should be associated with increases in the power of alpha and beta oscillations over the posterior parietal cortices, especially in the right hemisphere.

Besides, we also predicted that the early exposure to the sensory incongruence should lead to a decreased power of alpha oscillations over the occipital cortex as observed in our previous study when participants controlled their movement with episodic exposure to incongruent sensory feedback (Lebar et al., submitted). However, with a prolonged exposure, the activity of the occipital cortex should reduce, and the alpha power and it should therefore increase.

However, it proves difficult to anticipate the modulation of gamma power (i.e. ERD or ERS) in the context of the present study. For instance, according to studies suggesting that the control of movement under discrepant visual and somatosensory feedback essentially relies on visual feedback (e.g., Balslev et al., 2004; Bernier et al., 2009) and studies showing that gamma ERS reflects sensory processing (e.g., Pfurtscheller et al., 2003), one might predict an increase of gamma power over the occipital cortex at the initial exposure to the sensory incongruence that will then vanish after visuomotor adaptation. On the other hand, based on studies showing that gamma power increases within the sensory cortices when a coherent percept emerges from different sensory inputs (e.g., Krebber et al., 2015), one would expect a complete opposite pattern of results with gamma ERDs in the first movements performed with incongruent visual and somatosensory feedback that will give way to gamma ERSs after the visuomotor adaptation. Investigating the modulation of gamma activity over the occipital cortex might therefore help determine the function of gamma oscillations in the context of movements produced with discrepant sensory information.

Materials and Method

Participants

Nineteen right-handed participants, aged between 18 and 39 years old (mean: 27 ± 6yrs (SD), 9 females, 10 males) participated in the experiment. We ensured that participants were right handed prior their recruitment. To this end, they underwent the Edinburgh Handedness Inventory 2 test to ensure that they were right-handed. A score of zero to this test indicates no preference for either hand while a score of 100 or -100 reveals a maximal preference for the right or left hand, respectively. The participants' scores ranged between 60 and 100 (mean 81 ± 15 (SD)). According to the 1964 Helsinki declaration, the participants also signed an informed consent documents prior to the experiment. The participants were paid for their participation to the study.

Apparatus and stimuli

The experimental set-up consisted of a metallic structure made of 3 horizontal layers as illustrated in Figure 1. At the top level, a computer screen hidden from sight projected the visual stimuli on a semi-reflecting glass positioned at mid-level. The lower level contained a digitizing tablet that allowed for the recording of the displacement of a stylus. Importantly, the glass (mid-level) was positioned at an equal distance between the screen and the digitizing tablet permitting the visual stimuli projected by the screen to appear as virtual images on the tablet. Thus, the participants perceived the stimuli at the level of the tip of the pen but could not see their hand and pen. Because the experimental set-up was located in a dark chamber, these virtual images were the only visual information that the participants could see.

The visuomotor task consisted of following as precisely as possible, the outline of two-dimensional shapes with a cursor controlled by the tip of a digitizing pen held in their right hand. The cursor was a 3-mm white dot. We used MATLAB (Mathworks) with the Psychophysics toolboxes (Brainard, 1997; Pelli, 1997) to control the visual stimuli and response collection. In addition to the cursor, we also displayed an irregular white polygon on a black background that consisted of 10 thin straight lines of 1 mm (10 angles) whose lengths varied between 31-90 mm, with a total perimeter of 186 mm (Fig. 2A).

Experimental task

The temporal organization of the trials is depicted in Fig. 2A. Each trial started with the presentation of the shape to draw and the pen's cursor. At this time, the participants had to bring the cursor to the starting position that was indicated by a red circle positioned at a pseudo-randomly selected angle of the polygon. It is only when the participants were static at the starting position that the program controlling the visual display was launched (participants then heard a beep signal). During the 6 first seconds, the visual environment remained unchanged and the participants were asked to stay motionless at the starting point. Hereafter, this 6s-period will be referred to as the *Static* condition. Then, a portion (i.e., 7 mm) of the polygon adjacent to the starting point turned green. This served as a go signal to start tracing the shape in the direction of the green segment. During this second 6s time window, the cursor provided veridical visual feedback of the tip of the pen (period referred to as the *Congruent* condition). Lastly, for a last period of 6s, and until the end of the trial, the cursor deviated 120°

clockwise with respect to the actual pen position (hereafter called *Incongruent* condition*)*. In this condition with altered visual feedback of the pen's cursor, the information carried by visual and somatosensory signals became incongruent, thereby increasing tracing difficulty (Lajoie et al., 1992; Balslev et al., 2004; Gagné-Lemieux et al., 2014). We chose the angle of 120° to maximize tracing difficulty as shown in a pilot experiment. We instructed the participants to bring the pen's cursor back to the point where it left the polygon whenever tracing errors occurred. This sequence of 18 s was repeated 100 times for each subject. Every 10 trials, an imposed short break of around one minute was observed during which the light of the experimental room was turned on and refreshment was provided on request.

In all conditions, we asked the participants to keep their gaze on the cursor. In the tracing conditions, fixation on the pen constitutes natural behavior, thus none of the participants reported any difficulties complying with these instructions. Analyses of the ocular behavior (see below) revealed that participants produced very few saccades and blinks during the trials throughout the experiment (average per trial of .04 and .37, respectively). This confirms that participants complied with the requirement to gaze at the pen's cursor during the entire duration of the trials.

In both the Congruent and Incongruent conditions, we asked the participants to produce slow tracing movements to minimize contamination of the EEG signals by fast pursuit eye movements and large activation of arm muscles during tracing. An experimenter gave a demonstration of acceptable tracing speeds prior to the experimental session (offline analyses yielded a mean tracing velocities of 2.7 mm/s). The experimenter also verified that the participants complied with this velocity requirement using the tracing feedback on a computer screen. Corrective instructions were provided between trials when necessary.

The present study aimed at comparing the neural processes associated with the early and late adaption to a visually-guided hand movement with sensory incongruence. Thus, our experimental paradigm was designed in order to allow participants' adaptation to their novel sensory environment. To this end, the cursor deviation in the Incongruent condition was always 120° clockwise and occurred systematically 6 s after the onset of the Congruent condition. Moreover, in all trials, participants always traced the same shape and in the same clockwise direction. Critically, due to the low signal to noise ratio of the EEG signals and the use of averaged EEG data (see below), a certain number of trials had to be averaged to obtain

a fair estimate of the processes associated with the early and late sensorimotor adaptation. In the present experiment, and as we detailed below, we collapsed into the early adaptation phase the first 50 trials and in the late adaptation phase, the last 50 trials (50 trials allowing EEG spectral analyses, Cohen 2014). Thus, the experimental protocol was designed to minimize the chances of fast adaptation to the sensory incongruence. More specifically, we selected 5 different starting positions in order to change from trial to trial the direction of the tracing at the onset of the sensory incongruence. The rational was that there is little transfer of adaptation from one direction to another when controlling movements with incongruent sensory information (Ghez et al., 2000). In this light, our protocol should ensure that the EEG averages computed with the first and last series of 50 trials will be representative of early and late adaptive processes, respectively.

Note that the ordering of the experimental conditions raises the possibility that any change of frequency power observed in the Incongruent condition, which always occurred after participants had traced the shape for 6 s in the Congruent condition, could have resulted from uncontrolled time-related effects. However, the results of an experiment in which participants traced the shape with congruent sensory information for 16 s did not reveal power difference between the first and last 8 s of tracing (Lebar et al., submitted).

Data recordings and reduction

Behavior

We recorded the position of the tip of the pen using a Wacom Intuos 4 digitizing tablet (spatial resolution 5 080 lpi). We then extracted the x and y spatial coordinates of the cursor on the screen for each time point (resolution 1280x768, refresh rate: 85Hz). Besides, we also saved the spatial coordinates of the shape to draw. All these data were stored for off-line analyses.

We assessed the tracing performance in the Congruent and Incongruent conditions using two main criteria: (1) the *distance error* index, which we defined as the ratio between the total distance covered by the digitizing pen and the total length of all drawn segments. The closer this error index is to 1, the more efficient the participant (an index of 1 indicating perfect tracing); (2) the *radial error* index, which we calculated by first computing the shortest radial distance between each point of the tracing and the polygon and then by averaging the radial

distance obtained over the total duration of the trials. Moreover, although it was constrained and controlled by the experimenter, we also computed and analyzed the *average speed* of the tracing as it could potentially affect neural oscillations (e.g., gamma power could increase in the visual cortex with stimulus speed, Gray et al., 1997). The distance and radial error indices provided complementary estimates of the spatial accuracy while the average speed provided information regarding the dynamical features of the tracing movements..

Electroencephalography (EEG)

Electroencephalographic (EEG) signals were recorded continuously from 64 preamplified Ag/AgCl electrodes (Active-two-Biosemi) embedded on an elastic cap in accordance with the extended 10/20 system. The EEG signals were digitized at a sampling rate of 2048 Hz (DC 268 Hz, 3 dB/octave) and saved for off-line analyses.

We performed off-line data preprocessing and analyses with the Matlab-EEGLAB toolbox (Delorme and Makeig, 2004). We first re-referenced the EEG recordings to the averaged signals of both mastoid electrodes. 50 Hz (AC sector) and 85 Hz (screen refresh rate) were subtracted from the signals (bandwidth: 1 Hz) using the cleanline tool (see Mitra and Bokil 2007, for theoretical assumptions). We subtracted the ocular artifacts (e.g., blinks, saccades) from the EEG recordings by removing the corresponding component as revealed by the independent component analyses (ICA). Then, the data were separated in 2 equal bins of 50 trials. The bin 1 contained the 50 first trials and the bin 2 was composed of the 50 last trials. The bin 1 therefore consisted of trials in which the participants were the less adapted to the sensory incongruence while the bin 2 consisted of trials in which the participants were the most adapted to the incongruence.

We then created epochs of 6 s time-locked to the onset of either the Static condition, Congruent condition (i.e. movement onset) and Incongruent condition (i.e. incongruence onset) for both bins (0 s to 6 s). We then visually inspected epochs and rejected those still presenting artifacts. On average, we kept 48 (out of 50) epochs per condition and bin. We then applied a spatial filter (surface Laplacian, Perrin et al., 1989b; order term of the Legendre polynomial=10, smoothing=1e-5, m=4) thereby increasing topographical selectivity by filtering out volume-conducted potentials. The use of a Laplacian filter allows estimating the potential at the dura with a spatial resolution of ~2cm (Law et al., 1993, Nunez et al., 2000).

We then computed alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) and gamma (50-80 Hz) event related desynchronization/synchronization (ERD/ERS) using Morlet wavelet transforms relative to a 2 s window baseline in the Static condition (from 2 s to 4 s, see Fig. 2B). The signals were thus expressed, for each frequency band, as a change of power (dB) with respect to this baseline. We addressed the time/frequency trade-off issue of the frequency analyses by choosing to enhance the spectral precision of the analyses at the expense of their temporal precision. To this end, we employed a relatively high number of wavelet cycles (cycles=7, step=0.5 Hz). For each participant, bin, and analyzed electrode (see below), we then extracted the power average from 2 s windows (from 2 s to 4 s in the 6 s windows) for each condition (Static, Congruent, Incongruent). We purposely selected time-windows (baseline and analyzed windows) that were away (2 s) from condition's onset in order to avoid neural activity related to the transition between the different conditions. This ensured that each time-window provided a representative picture of the neural mechanisms for each sensory condition.

The power of alpha, beta, and gamma oscillatory activities of the somatosensory cortices were computed using the signals recorded at the electrodes C3 (left hemisphere, contralateral to the drawing hand) and C4 (right hemisphere). We analyzed the oscillatory activities of the visual cortex using the electrode Poz and of the posterior parietal areas with the electrodes P3 (left) and P4 (right) electrodes (see Fig. 2D). We selected these electrodes because of the importance of these cortical sites for visual and spatial processing and for controlling movements. Moreover, the results of a recent study revealed that the activity recorded at these electrodes was strongly modulated when tracing with incongruence between visual and somatosensory inputs (Lebar et al., submitted).

Because we wanted to estimate, for both bins, the dynamic of the band power activity during the transitions between the conditions, we also created new epochs of 12 s centered on the transition (-6 s to 6 s). The epochs time-locked to movement onset allowed analyzing band power during the transition between Static and Congruent conditions. The epochs time-locked to the onset of the Incongruent condition permitted investigating the transition between the Congruent and Incongruent conditions. We then visually inspected the epochs and rejected those still presenting artifacts, keeping an average of 47 epochs (out of 50) for the Static/Congruent transition and 48 epochs (out of 50) for the Congruent/incongruent transition.

For each trial, we then performed ERD/ERS transforms with Morlet wavelet from a 2 s baseline taken from the condition preceding the transition (from -4 s to -2 s, see Fig. 2C). We performed these analyses on the EEG sources of each frequency band in order to maximize their temporal and spatial precisions (see below). The frequency-band power was averaged at each time point for each electrode of interest for each participant, and then averaged across participants for visual assessments.

Source analyses

To estimate the topography of alpha, beta and gamma ERD/ERS resulting from the transitions between conditions, we computed electrophysiological sources using the minimum norm algorithm as implemented in Brainstorm software (Tadel et al. 2011). We searched for the sources for each participant and each frequency-band using Hilbert transform, and averaged the power between 2s to 4s after the transitions before to project it on a widely used standard for multisubjects anatomical analyses (Colin 27 from the Montreal Neurological Institute, 8000 vertices).

Electrooculography (EOG)

We recorded electrooculographic (EOG) activity with 2 surface electrodes placed near the right outer canthus and under the right orbit. The EOG recording was used to monitor the number of blinks and saccades and to reduce EEG artifacts related to these ocular events (see ICA method below). The EOG signals were also digitized at a sampling rate of 2048 Hz (DC 268 Hz, 3 dB/octave).

We then visually inspected the EOG signals, and we counted the number of blinks and saccades to control whether the participants complied with the instructions for fixation of the pen's cursor in both the Congruent and Incongruent conditions.

Statistics

Behavior

Data related to tracing performance (i.e., distance and radial errors, speed) were submitted to separate 2 (Condition: Congruent and Incongruent) x 2 (Bin: 1 and 2) repeated measures ANOVAs. This design, in particular, allowed us to determine if the tracings were significantly impaired in the Incongruent condition compared to the Congruent condition and if,

particularly in the Incongruent condition, they improved in the bin 2 compared to bin 1. Alpha was set at 0.05 and significant effects were further analyzed using Newman-Keuls test (*q*).

EEG

We compared the power of alpha, beta, and gamma frequency bands between conditions and bins using separate 3 (Condition: Static, Congruent, Incongruent) x 2 (Bin: 1, 2) repeated measures ANOVAs. Alpha level was set at 0.05. The Newman-Keuls test was used for post-hoc analyses.

Results

Tracing performance

As expected, participants accurately traced the shapes with congruent visual/somatosensory feedback and their performance was largely impaired when tracing in the Incongruent condition as revealed by the significant ANOVA's main effect of condition for both error indexes (distance error: $F(1, 18)$=11.05, p=0.004; radial error: $F(1, 18)$=23.14, p=0.0002; Fig. 3A). The ANOVAs also revealed significant Condition x Bin interactions for both the distance error index (F=27.26, p=0.00006) and the radial error index (F=17.14, p=0.0006). The decomposition of the interaction indicated that, in the Incongruent condition, the participants produced significantly greater errors in the first 50 trials (bin 1) than in the last 50 trials (bin 2) (Fig. 3B). However, both error indices in the Incongruent condition were still significantly larger in the bin 2 than in both bins of the Congruent condition. Taken together, these results showed that, despite significant improvement with repeated exposure to the sensory incongruence (the error indexes were halved in the bin 1), participants did not show complete adaptation. Nonetheless, averaging tracing errors (for each error index) between all participants for each trial of the experiment (i.e., bin 1 and bin 2) showed clear performance improvement within the trials of the bin 1, suggesting that adaptive processes or improved online control may have already taken place in the bin 1 (see Fig. 3c).

On the other hand, tracing speed was slightly, but significantly, faster when participants performed their movements with an incongruence between visual and somatosensory inputs (2.5 mm/s vs 2.9 mm/s for the Congruent and Incongruent conditions respectively, main effect of condition: F=18.83, p=0.0004, Fig. 3A). They also slightly but significantly drew faster in the

bin 2 as compared to the bin 1 (2.5 mm/s vs 2.8 mm/s respectively, main effect of bin: F=13.53, p=0.002; Fig. 3B, C).

Electrophysiological data

We fully detail the results of the analyses performed on individual electrodes in Table I (alpha), Table II (beta) and Table III (gamma). These results are also displayed on topographical maps in Fig. 4 (main effect of Condition) and Fig. 5 (main effect of Bin). Because the main goal of the present experiment was to assess the power of the different frequency bands when controlling movements with incongruent sensory feedback, the Fig. 4 also illustrates, for the factor Condition, all significant effects showing a difference between the Congruent and Incongruent conditions. For the same reason, Fig. 5 also illustrates significant interactions Condition x Bin involving a significant difference between the two tracing conditions. For clarity, we will report all significant main (i.e., Condition, Bin) and interaction (i.e. Condition x Bin) effects on each frequency band power and report only those non-significant effects that appear important in relation to the goal of the present study.

Visual electrode

The ANOVAs revealed that the alpha power recorded at the visual electrode (POz) was smaller in the Incongruent condition than in both the Static and Congruent Conditions ($F(2, 36)=9.38$, $p<0.001$; Fig. 5, right column, upper graph). The ANOVAs also showed that alpha power was significantly smaller in the bin 2 as compared to the bin 1 ($F(2, 36)$=6.44, p=0.02). However, because the alpha power appeared unchanged in the bin 2 compared to bin 1, it appears more instructive to examine the Condition x Bin interaction which was significant at p=0.06 ($F(2, 36)$=2.97). The decomposition of this interaction showed a significant movement-related decrease of alpha power (i.e., with respect of the Static condition, $q<0.001$) that was no more observed in the bin 2 (alpha power in Static and Congruent being then not significantly different, q=0.18). Interestingly, alpha power further decreased significantly in the Incongruent condition, but this decrease was greater in bin 1 than i bin 2 (q=0.006). However, alpha power was still smaller in bin 2 of the Incongruent condition than in bin 2 of the Static ($q<0.001$) and Congruent ($q<0.001$) conditions.

Beta power showed similar changes to those observed with alpha power as indicated by the breakdown of the significant Bin x Condition interaction (*F(2, 36)*=8.58, *p*=0.0009, Fig. 5, right column, middle graph). Therefore, in bin 1, beta power decreased from Static to Congruent conditions (q=0.005) and showed a further decrease in the Incongruent condition (q=0.0002). Moreover, the beta ERD observed in the Congruent condition was completely vanished inbin 2, and was only reduced in bin 2 of the Incongruent condition. Indeed, beta ERD was significantly greater in the bin 2 than in bin 1 (q=XX), but was still larger than in the Congruent condition in the last series of trials (q=XX).

The ANOVA revealed a significant effect of Condition on gamma power (*F(2, 36)*=8.30, *p*=0.001, *q*=0.004). Post-hoc analyses indicated that the power of gamma was not significantly different between the Static and Congruent condition, but was greater (i.e., gamma ERS) when tracing in the Incongruent condition than in the other two conditions (Fig. 4, middle column, upper graph).

Somatosensory electrodes

As for the visual electrodes, the pattern of alpha and beta power modulations observed at the electrodes overlaying the somatosensory cortex when participants traced the shape with either congruence or incongruence between visual and somatosensory feedback were very similar. At both somatosensory electrodes, we found that alpha and beta power significantly decreased when participants were tracing the shape as compared to when they were motionless (main effects of Condition; electrode C3 alpha: *F(2, 36)*=11.39, *p*<0.001, electrode C4 beta *F(2, 36)*=24.52, *p*<0.001, electrode C4 alpha: *F(2, 36)*=8.91, *p*<0.001; electrode C4 beta: *F(2, 36)*=18.05, *p*<0.001). However, the post-hoc analyses revealed that beta power was not significantly different between the Congruent and Incongruent conditions (p=0.19) but that alpha ERD tended to be greater in the Incongruent condition (p=0.09). In fact, when specifically comparing alpha ERD between these two tracing conditions with a paired T-test for each bin, the alpha ERD appeared significantly greater in the Incongruent condition than in the Congruent condition (bin 1: t(18)=2.51, p=.02; bin 2: t(18)=2.51, see also Fig. 4, middle column, middle graph). Note that the same analyses performed on beta power also revealed greater ERDs in the Incongruent condition compared to the Congruent condition (bin 1: t(18)=2.07, p=.05; bin 2: t(18)=3.76).

Finally, the ANOVA performed on gamma power revealed a significant ERD at electrode C4 (ipsilateral to the drawing hand) when participants traced the shape with either congruent or incongruent sensory feedback as compared to when they were motionless (main effect of condition; $F(2, 36)$=5.54, p<0.001).

Parietal electrodes

At the left parietal electrode (P3), we found a significant alpha ERD only when participants were drawing with incongruent feedback ($F(2, 36)$=5.72, p=0.007; Fig. 4, right column, middle graph). However, beta power significantly decreased from Static to Congruent condition (q=0.004), and from Congruent to Incongruent condition (q<0.001) ($F(2, 36)$=14.35, p<0.001; Fig. 4, right column, lower graph). At the right parietal electrode (P4), a significant Condition x Bin interaction ($F(2, 36)$=3.70, p=0.03) revealed that alpha power decreased from Static to Congruent condition and from Congruent to Incongruent condition for the bin 1 (all q<0.05; Fig. 5, right column, lower graph). For the bin 2 (i.e., after practice), the alpha power computed in the Congruent condition returned to baseline level, but a significant alpha ERD was still observed in the Incongruent condition, although being significantly smaller than the ERD found in the bin 1 (all q<0.05). Moreover for electrode P4, we found that beta power decreased when participants traced the shape, and that this beta ERD was significantly greater in the Incongruent condition (main effect of Condition: $F(2, 36)$=21.48, p<0.00001; Fig. 4, right column, upper graph).

Source analysis

Figure 6 displays the different cortical views of alpha, beta and gamma source reconstruction for the significant contrasts reported in the previous section. Because the sources between bin 1 and bin 2 were very similar, the figure only displays the sources obtained from the bin 1. We found that the alpha and beta ERDs due to movement were both well localized over the bilateral somatosensory cortices while the beta ERD also extended to a greater extent in the posterior parietal cortex. More interestingly, during sensory incongruence and in relation to our defined regions of interest, sources estimation indicated bilateral alpha and beta ERDs over the superior-occipital cortex and beta ERD over the somatosensory and posterior parietal cortices of the right hemisphere. However, the effects

of drawing with either Congruent (ERD at electrode C4) or Incongruent (ERD and ERS at electrode C4 and POz, respectively) sensory feedback could not be illustrated by the main sources of gamma (i.e., maximal ERS/ERD).

Transitions between conditions

We illustrated in Fig. 7 the temporal evolution of alpha power in the Static/Congruent and Congruent/Incongruent transitions for each bin, averaged across all participants in the source space, for central and occipital vertices. For these illustrations, we selected the vertices showing the maximum ERD in visual and each bilateral somatosensory cortices. Moreover, we chose the alpha band because it showed significant ERDs over the somatosensory and the visual cortices in the Congruent and Incongruent conditions, respectively. As classically reported in the literature, the ongoing activity time-locked to the movement onset showed that the alpha ERD observed in the left and right somatosensory cortices occurred between ~1000ms - ~2000 ms before participants started their tracings. No clear difference appeared in the latency of the ERD computed in bin 1 and bin 2. The traces time-locked to the onset of the Incongruent condition show that the alpha ERD observed in the visual cortex occurred ~300 ms after the visual and somatosensory feedback of the pen position became incongruent. Interestingly, adaptation to the sensory incongruence appeared to have an impact on the dynamic of the occipital alpha ERD. Indeed, the slope of the power decrease was greater and the maximal ERD was reached earlier after the onset of the sensory incongruence in bin 2 than in bin 1 (~500 ms vs ~1200 ms).

Correlations EEG-behavior

As evidenced by the behavioral analyses, participants produced slightly but significantly faster tracing movement in the Incongruent condition and in the bin 2. These changes in the speed of the tracing might have impacted the power of the different analyzed frequency bands. We tested this hypothesis by controlling for significant correlations (spearman analyses) between the tracing speed and the power of each frequency-band for both bins. The fact that for the power of the different frequency-bands and the speed all varied across participants (see errors bars of the graphs illustrating tracing speed in Fig. 3 and the power of the oscillations in Fig. 4 and 5) provided grounds for exploring the existence of such

correlations. However, none of these correlations were found to be significant (all $p>0.05$), suggesting that the observed difference in tracing speed had no or only little effect on the recorded frequencies power.

Discussion

The aim of the present study was to investigate the neural correlates of sensorimotor adaptation. More precisely, we assessed the power of alpha, beta, and gamma bands in the visual, somatosensory, and posterior parietal cortices during adaptation to an incongruence between visual and somatosensory information when tracing the contour of a shape. As a secondary objective, we also examined whether the repetition of the same visually guided movement performed in a condition without sensory incongruence was associated with changes in the oscillatory activities in these brain regions. The results showed complex band-specific modulations during in the early and late exposure to the sensory incongruence in all regions of interest that most likely reflect mechanisms related to the online control of movement and adaptation to the novel visuomotor environment.

Visual modulations

Our previous work have revealed that performing hand movements with incongruent visual and somatosensory feedback was associated with an increased activity and excitability of the visual cortex (Lebar et al., submitted). The alpha and beta power ERD, and the gamma power ERS that we found in the present experiment over the visual cortex are well in line with these previous observations. Such power changes in these band frequencies are classically considered as convincing correlates of visual processing (e.g., Pfurtscheller and Neuper, 1994; Pfurtsheller and Da Silva, 1999 Tallon-Baudry and Bertrand, 1999, for a review). To the best of our knowledge, our results provide the first evidence of an increase of gamma power in the occipital region when controlling movements with incongruent sensory feedback. The increase of gamma oscillations provides an additional support for an enhanced gain of visual feedback when controlling movements with incongruent visual and somatosensory information which has been suggested in previous studies.

Note that in our previous work using a similar visuomotor task (Lebar et al., submitted), the power of the occipital gamma oscillations was not significantly modulated by the sensory

incongruence. A possible explanation might be that, due to protocol differences, the power of gamma during the time window of the Static condition that was used as baseline to compute changes of power (i.e., ERD and ERS), was smaller in the present study compared to Lebar et al. (submitted). Indeed, the shape to draw and the tracing direction (indicated by the presentation of a visual cue at the end of the Static condition) were changing from trial to trial in our previous study, while they remained constant in the present study. This may have resulted in smaller visually-based cognitive processes and therefore in reduced gamma oscillations (see Fründ et al. 2008, and Lima et al. 2011) in the Static condition (baseline condition) of the present study compared to our previous one.

We found reductions of alpha and beta ERDs in the occipital region in the last 50 trials (bin 2) compared to the first 50 trials (bin 1) when participants traced the shape with either congruent or incongruent sensory feedback. ERDs in these low and medium frequency-bands over the occipital cortex are known to reflect arousal of the visual system and attention to visual stimuli (Vróbel 200; Thut et al. 2006). The partial alleviation of the alpha and beta ERDs that we observed in bin 2 is therefore consistent with both a reduction of the state of arousal and a diminished engagement of attentional processes during repeated exposure to congruent and incongruent sensory feedback. Interestingly, these reduced ERDs in the bin 2 in the low and medium frequency-bands when participants traced the shape with sensory incongruence were not accompanied with an enhanced gamma ERS. As such, this indicates that low and high frequency bands are not as strictly (negatively) correlated as sometimes suggested. Gamma ERS is observed during the presentation of visual stimuli, particularly those that are relevant for the ongoing task (see Tallon-Baudry and Bertrand, 1999). This suggests that the demand for visual processes, either for the online control of movement or the sensorimotor adaptation, remained strong throughout the trials with sensory incongruence. This probably resulted from the fact that participants did not show complete adaption to the mismatch between visual and somatosensory information as evidenced by the tracing performance which was still impaired in bin 2 and also at the end of the 100 trials (see Fig. 3c). The literature suggests that the complete sensorimotor adaptation may require several minutes of active practice or even more (Redding et al., 2005, for a review). Moreover, accurate motor performance can be reached even if these maps are still unaligned as evidenced by studies reporting little or no post-effect despite negligible effects of visual and

somatosensory incongruence on motor performance; Redding and Wallace, 1993; Cunningham and Welch 1994; Flanagan and Rao 1995; Wise et al. 1998; Tamada et al. 1999 ; Clower et Boussaoud, 2000). In the present experiment, participants were exposed to the sensory incongruence for 10 min but this sensory incongruence always occurred after periods of 6 s of tracing in a condition with congruent visual and somatosensory feedback. These procedures may have diminished the chance for complete sensorimotor adaptation.

The latency of the occipital alpha ERD following the onset of the sensory incongruence appeared similar between bin 1 and 2 and was estimated to be approximately 300 ms. Remarkably, however, the dynamic of this alpha ERD sharply contrasted between the bin 1 and 2. Indeed, in bin 1, the alpha power decreased slowly and reached a minimum value in ~1100 ms post incongruence onset while in bin 2, alpha power dropped abruptly and reached a minimum value in only ~500 ms. Previous studies have shown that attention leads to a temporal processing advantage, as attended visual stimuli are processed more rapidly than unattended stimuli (Di-Russo and Spinelli, 1999). Our results suggest that the temporal advantage in the processing of visual information that resulted from repetition to the sensory incongruence, be related to an improved online movement control or to the adaptation to the sensory incongruence, could result in a more dynamic alpha ERD following the onset of the incongruence.

Somatosensory modulations

Concerning the modulation in the spectral content of the somatosensory area, we replicated the well-known alpha and beta ERDs due to the preparation and execution of voluntary movements (Congruent condition). These alpha and beta power reductions are classically interpreted as an increase of relevant somatosensory processing during movements (e.g., Pfurtscheller and Neuper, 1994; Pfurtscheller and Lopes Da Silva, 1999; Szurhaj et al., 2003). Unexpectedly, we found that this increase of somatosensory input processing was associated with a reduction of gamma oscillations over the right somatosensory cortex. Movement-related gamma oscillations in central regions are thought to reflect increased sensorimotor integration (Szurhaj et al., 2005). In this light, the gamma ERD observed in the right sensorimotor region, which remained at the same level in the Incongruent condition, could have decreased irrelevant sensorimotor processes related to the left arm that could

have potentially interfered with the control of the tracing movement performed with the right hand in both sensory conditions. This idea is based on the findings reported by Staines et al. (2002) showing that the processing of task-relevant somatosensory input from a limb is associated with an increase of activity of the contralateral somatosensory cortex and an inhibition of the ipsilateral somatosensory cortex.

We found only moderate effects of tracing with discrepant visual and somatosensory feedback on the oscillatory activity of the sensorimotor cortex, with tendencies for alpha and beta ERDs over the right somatosensory area only. In our previous study (Lebar et al. submitted), which was specifically designed to minimize adaptation to the novel sensory environment, we found that the sensory incongruence led to significant supplemental alpha and beta ERDs over the somatosensory cortex. A possible explanation for the absence of ERDs in the low and medium frequency bands in the present experiment could be related to the fact participants produced relatively accurate tracing movements, as shown by the errors computed in the last 25 trials of bin 1 which did not markedly differ from those computed in bin 2. Such improved performance with repeated exposure to the sensory incongruence was not observed in our previous study. Indeed, using the same method for assessing tracing performance, the distance and radial errors indexes computed in bin 1 (50 trials) of the present study were smaller (distance error: 7.3, radial error: 2.7) than in the last 10 trials (out 48 trials) of our previous experiment (distance error: 9.1, radial error: 3.6). In this light, in the present study, the power of alpha and beta over the somatosensory cortex appeared to be indexed to the tracing performance while the power of these frequency bands over the occipital cortex might rather reflect the level of sensorimotor adaptation.

Posterior parietal modulation

As expected, both the left and right posterior parietal cortices showed greater engagement when participants traced the shape with incongruent sensory information, as suggested by increases in alpha and beta ERDs. These results are perfectly in line with studies showing supplemental activities of left and right posterior parietal cortex during sensory incongruence (Clower et al., 1996; Graydon et al., 2005; Seidler et Noll, 2008; Mutha et al., 2011b). The posterior parietal cortex is known to be involved in multimodal spatial representation and multisensory integration (Inoue et al., 1997; Fink et al., 1999; Corbetta

et al., 2000; Desmurget et al., 1999; Desmurget et Grafton, 2000; Krakauer et al., 2004; Marshall and Fink, 2001; Balslev et al., 2005; Blankenburg et al., 2010; Bernier et al., 2010; Reichenbach et al., 2014). Therefore, the supplemental alpha and beta ERDs observed in the Incongruent condition most likely reflected processes to overcome the sensory incongruence during the tracing (e.g., online correction of movement error, spatial realignment). Interestingly, the effect of bin was only observed over the right hemisphere, with a decrease of alpha ERD in the bin 2 compared to the bin 1. However, the similar ERD reduction was also observed in the bin 2 of the Congruent condition. The right posterior parietal cortex is known to be particularly important for learning new visuomotor transformations (Clower et al. 1996; Inoue et al. 1997; Fink et al. 1999; Ghilardi et al. 2000; Krakauer et al. 2004; Balslev et al. 2005) and for processing visuo-spatial information (Corbetta et al. 2000; Marshall and Fink 2001; Blankenburg et al. 2010). Past studies have revealed that that the overlearning of a visuospatial task in a condition without sensory incongruence was associated with an increase of alpha power within the right posterior parietal region and that the activity of this region was progressively reduced during adaptation to a visuo-somatosensory incongruence (e.g., Clower et al., 1996; Graydon et al., 2005). Whether the decrease in alpha ERD that we observed with increased practice in both the congruent and incongruent conditions related to independent or common mechanisms cannot be formally elucidated here and require further studies.

Acknowledgements and conflict of interests: We would like to thank Gerome Manson for useful advices, readings and comments. The authors declare no competing financial interests.

Bibliography

Anderson KL, Ding M (2011) Attentional modulation of the somatosensory Mu rhythm. Neuroscience 180:165-180.

Balslev D, Christensen LOD, Lee JH, Law I, Paulson OB, Miall RC (2004) Enhanced accuracy in novel mirror drawing after repetitive transcranial magnetic stimulation-induced proprioceptive deafferentation. J Neurosci 24:9698-9702.

Balslev D, Nielsen FA, Paulson OB, Law I (2005) Right temporal cortex activation during visuo-proprioceptive conflict. Cereb Cortex 15:166-169.

Bernier PM, Burle B, Vidal F, Hasbroucq T, Blouin J (2009) Direct evidence for cortical suppression of somatosensory afferents during visuomotor adaptation. Cereb Cortex 19:2106-2113.

Bernier PM, Grafton ST (2010) Human posterior parietal cortex flexibly determines reference frames for reaching based on sensory context. Neuron 68(4):776-88.

Blankenburg F, Ruff CC, Bestmann S, Bjoertomt O, Josephs O, Deichmann R, Driver J (2010) Studying the role of human parietal cortex in visuospatial attention with concurrent TMS-fMRI. Cereb Cortex 20:2702-2711.

Brainard DH (1997) The psychophysics toolbox. Spat Vis 10:433–436.

Chen Y, Martinez-Conde S, Macknik SL, Bereshpolova Y, Swadlow HA, Alonso JM (2008) Task difficulty modulates the activity of specific neuronal populations in primary visual cortex. Nat Neurosci 11(8):974-82.

Clower DM, Boussaoud D (2000) Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. J Neurophysiol 84(5):2703-8.

Clower DM, Hoffman JM, Votaw JR, Faber TL, Woods RP, Alexander GE (1996) Role of posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. Nature 383:618-621.

Cohen MX (2014) Analysing time series data. MIT press.

Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL (2000) Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. Nat Neurosci 3:292-297.

Cunningham H, Welch R (1994) Multiple concurrent visual motor mappings: implications for models of adaptation. J Exp Psychol Hum Percept Perform 20:987– 999.

Delorme A, Makeig S (2004) EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. J Neurosci Methods 15:9-21.

Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST (1999) Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. Nat Neurosci 2(6):563–567.

Desmurget M, Grafton ST (2000) Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. Trends Cog Sci. 4:423–431.

Di Russo F, Spinelli D (1999) Electrophysiological evidence for an early attentional mechanism in visual processing in humans. Vision Res 39(18):2975-85.

Engel AK, Senkowski D, Schneider TR (2012) Multisensory integration through neural coherence. In: The neural bases of multisensory processes, Boca Raton: CRC press.

Fink GR, Marshall JC, Halligan PW, Frith CD, Driver J, Frackowiak SJ, Dolan RJ (1999) The neural consequence of conflict between intention and the senses. Brain 122:497-512.

Flanagan JR, Rao AK (1995) Trajectory adaptation to a nonlinear visuomotor transformation: evidence of motion planning in visually perceived space. J Neurophysiol 74:2174–2178.

Fries P (2009) Neural gamma-band synchronization as a fundamental process in cortical computation. Ann Rev Neurosci 32:209-224.

Fründ I, Schadow J, Busch NA, Naue N, Körner U, Herrmann CS (2008) Anticipation of natural stimuli modulates EEG dynamics: physiology and simulation. Cogn Neurodyn 2:89-100.

Gagné-Lemieux L, Simoneau M, Tessier JF, Billot M, Blouin J, Teasdale N (2014) Balance control interferes with the tracing performance of a patern with mirror-reversed vision in older persons. Age 36:823-837.

Ghazanfar AA, Chandrasekaran C, Logothetis NK (2008) Interactions between the superior temporal sulcus and auditory cortex mediate dynamic face/voice integration in rhesus monkeys. J Neurosci 28:4457-4469.

Ghez C, Krakauer JW, Sainburg RL, Ghilardi MF (2000) Spatial representations and internal models of limb dynamics in motor learning. In Gazzaniga MS (ed.), The new cognitive neurosciences, second edition, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, London, England.

Ghilardi MF, Ghez C, Dhawan V, Moeller J, Mentis M, Nakamura T, Antonini A, Eidelberg D (2000) Patterns of regional brain activation associated with different forms of motor learning. Brain Res 871:127-145.

Gray CM, Viana Di Prisco G (1997) Stimulus-dependant neuronal oscillations and local synchronization in striate cortex of the alert cat. J Neurosci 17:3239:3253.

Graydon FX, Friston KJ, Thomas CG, Brooks VB, Menon RS (2005) Learning-related fMRI activation associated with a rotational visuo-motor transformation. Cognitive Brain Research 22, 373–383.

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

Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Sugiura M, Ito M, Fukuda H (1997) Activity in the parietal area during visuomotor learning with optical rotation. NeuroReport 8:3979-3983.

Krakauer JW, Ghilardi MF, Mentis M, Barnes A, Veytsman M, Eidelberg D, Ghez C (2004) Differential cortical and subcortical activations in learning rotations and gains for reaching: a pet study. J Neurophysiol 91:924-933.

Krebber M, Harwood J, Spitzez B, Keil J, Senkowski D (2015) Visuotactile motion congruence enhances gamma-bad activity in visual and somatosensory cortices. Neuroimage 117:160-169.

Lajoie Y, Paillard J, Teasdale N, Bard C, Fleury M, Forget R, Lamarre Y (1992) Mirror drawing in a deaffernted patient and normal subjects : visuoproprioceptive conflict. Neurology 42:1104-1106.

Law SK, Rohrbaugh JW, Adams CM, Eckardt MJ (1993) Improving spatial and temporal resolution in evoked EEG response using surface Laplacians. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 88:309-322.

Lebar N, Danna J, Moré S, Mouchnino L, Blouin J (Submitted) On the neural basis of sensory weighting: Alpha, beta and gamma modulations during the online control of complex movements.

Lima B, Singer W, Neuenschwander S (2011) Gamma responses correlates with temporal expectation in monkey primary visual cortex. J Neurosci 31:15919-15931.

Maier JX, Chandrasekaran C, Ghazanfar AA (2008) Integration of bimodal looming signals thrugh neuronal coherence in the temporal lobe. Curr Biol 18:963-968.

Marshall JC, Fink GR (2001) Spatial cognition: where we were and were we are. Neuroimage 14:S2-S7.

Mitra P, Bokil H (2007) Observed Brain Dynamics. Chapter 3, 4, 7. Oxford.

Mutha PK, Sainburg RL, Haaland KY (2011b) Left parietal regions are critical for adaptive visuomotor control. J Neurosci. 31:6972–6981.

Nunez PL (2000) Toward a quantitative description of large-scale neocortical dynamic function and EEG. Behav Brain Sci 23:371-398.

Pelli DG (1997) The Video Toolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. Spatial Vision 10:437-442.

Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier JF (1989b) Corrigenda EEG 02274. Electroenceph clin neurophysiol 76:565.

Pfurtscheller G, Aranibar A (1977) Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 42(6):817-26.

Pfurtscheller G, Graimann B, Huggins JE, Levine SP, Schuh LA (2003) Spatiotemporal patterns of beta desynchronization and gamma synchronization in corticographic data during self-paced movement. Clin Neurophysiol 114(7):1226-36.

Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH (1999) Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. Clin Neurophysiol 110:1842-1857.

Pfurtscheller G, Neuper C (1994) Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man. Neurosci Lett 174(1):93-6.

Pfurtscheller, G., Graimann, B., Huggins, J.E., Levine, S.P., Schuh, L.A (2003) Spatiotemporal patterns of beta desynchronization and gamma synchronization in corticographic data during self-paced movement. Clin. Neurophysiol 114, 1226–1236.

Ploner M, Gross J, Timmermann L, Pollok B, Schnitzler A (2006) Oscillatory activity reflects the excitability of the human somatosensory system. Neuroimage 32(3):1231-6.

Redding GM, Rossetti Y, Wallace B (2005) Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. Neurosci Biobehav Rev 29(3):431-44.

Redding GM, Wallace B (1993) Adaptive coordination and alignment of eye and hand. J Mot Behav 25:75-88.

Reichenbach A, Thielscher A, Peer A, Bülthoff HH, Bresciani JP (2014) A key region in the human parietal cortex for processing proprioceptive hand feedback during reaching movements. Neuroimage 84:615-25.

Reuter EM, Bednark J, Cunnington R (2015) Reliance on visual attention during visuomotor adaptation: an SSVEP study. Exp Brain Res 233(7):2041-51.

Romei V, Rihs T, Brodbeck V, Thut G (2008) Resting electroencephalogram alpha-power over posterior sites indexes baseline visual cortex excitability. Neuroreport 19(2):203–208.

Sauseng P, Klimesch W, Gerloff C, Hummel FC (2009) Spontaneous locally restricted EEG alpha activity determines cortical excitability in the motor cortex. Neuropsychologia 47(1):284-8.

Seidler RD, Noll DC (2008) Neuroanatomical correlates of motor acquisition and motor transfer. J Neurophysiol 99:1836–1845.

Staines WR, Graham SJ, Black SE, McIlroy WE (2002) Task-relevant modulation of contralateral and ipsilateral primary somatosensory cortex and the role of a prefrontal-cortical sensory gating system. Neuroimage.15:190–199.

Szurhaj W, Bourriez JL, Kahane P, Chauvel P, Mauguière F, Derambure P (2005) Intracerebral study of gamma rythm reactivity in the sensorimotor cortex. Eur J Neurosci 24:1223-1235.

Szurhaj W, Derambure P, Labyt E, Cassim F, Bourriez JL, Isnard J, Guieu JD, Mauguière F (2003) Basic mechanisms of central rhythms reactivity to preparation and execution of a voluntary movement: a stereoelectroencephalographic study. Clin Neurophysiol 114(1):107-19.

Szurhaj, W., Bourriez, J.L., Kahane, P., Chauvel, P., Mauguiere, F., Derambure, P (2005) Intracerebral study of gamma rhythm reactivity in the sensorimotor cortex. Eur. J. Neurosci 21, 1223–1235.

Tadel F, Baillet S, Mosher JC, Pantazis D, Leahy RM (2011) Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. Comput Intell Neurosci 2011:879716.

Tallon-Baudry C (2009) The roles of gamma-bands oscillatory synchrony in human visual congnition. Front Biosci 14:321-332.

Tallon-Baudry C, Bertrand O (1999) Oscillatory gamma activity in human and its role in object representation. Trends Cogn Sci 3:151-162.

Tamada T, Miyauchi S, Imamizu H, Yoshioka T, Kawato M (1999) Cerebrocerebellar functional connectivity revealed by the laterality index in tool-use learning. Neuroreport 10:325–331.

Thut G, Nietzel A, Brandt SA, Pascual-Leone A (2006) α-band electroencephalographic activityover occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. J Neurosci 26:9494-9502.

Torrecillos F, Alayrangues J, Kilavik BE, Malfait N (2015) Distinct modulations in sensorimotor postmovement and foreperiod β-band activities related to error salience processing and sensorimotor adaptation. J Neurosci 35:12753-12765.

van Ede F, de Lange F, Jensen O, Maris E (2011) Orienting attention to an upcoming tactile event involves a spatially and temporally specific modulation of sensorimotor alpha- and beta-band oscillations. J Neurosci 31:2016 –2024.

van Ede F, Jensen O, Maris E (2010) Tactile expectation modulates pre-stimulus beta-band oscillations in human sensorimotor cortex. Neuroimage 51(2):867-76.

van Ede F, Köster M, Maris, E (2012a) Beyond establishing involvement: quantifying the contribution of anticipatory alpha- and beta-band suppression to perceptual improvement with attention. J Neurophysiol 108: 2352–2362.

Wróbel A1. 2000. Beta activity: a carrier for visual attention. Acta Neurobiol Exp (Wars). 60(2):247-60.Wang XJ (2010) Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. Physiol Rev 90:1195-1268.

Wise SP, Moody SL, Blomstrom KJ, Mitz AR (1998) Changes in motor cortical activity during visuomotor adaptation. Exp Brain Res 121: 285–299.

Figure and captions

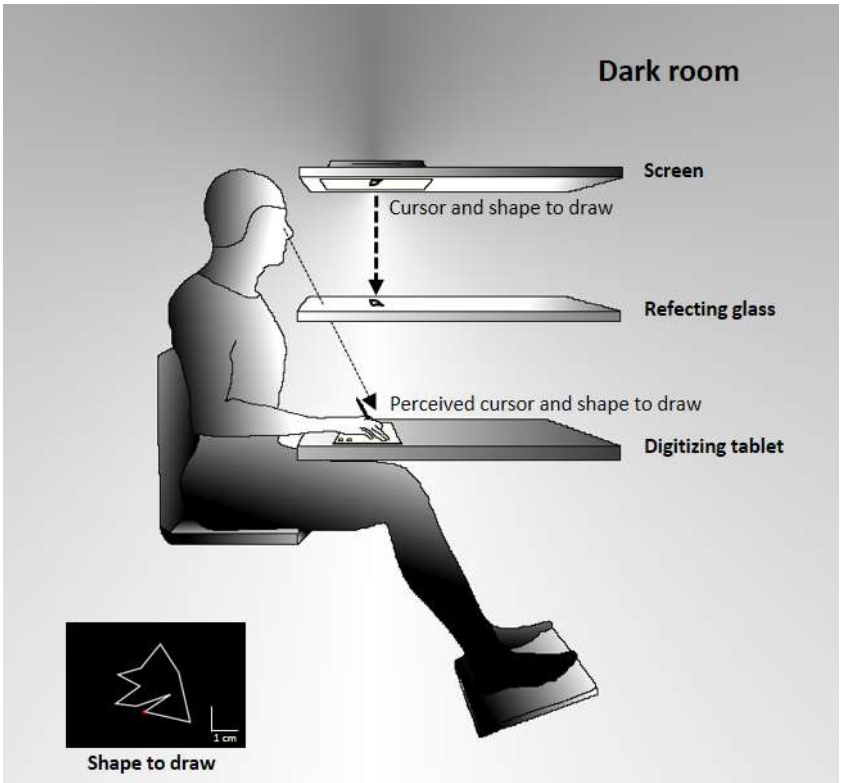


Figure 1. Experimental set-up. We asked the participants to follow the outline of a two-dimensional shape as precisely as possible with a cursor controlled by the tip of a digitizing pen held in their right hand. As the reflecting glass (middle level) was positioned at equal distance between the screen (upper level) and the tablet (lower level), participants perceived the cursor and the shape to draw at the hand level. The room was plunged into darkness and the glass prevented the direct vision of the drawing hand. The inset displays the shape to draw that was presented to the participants.

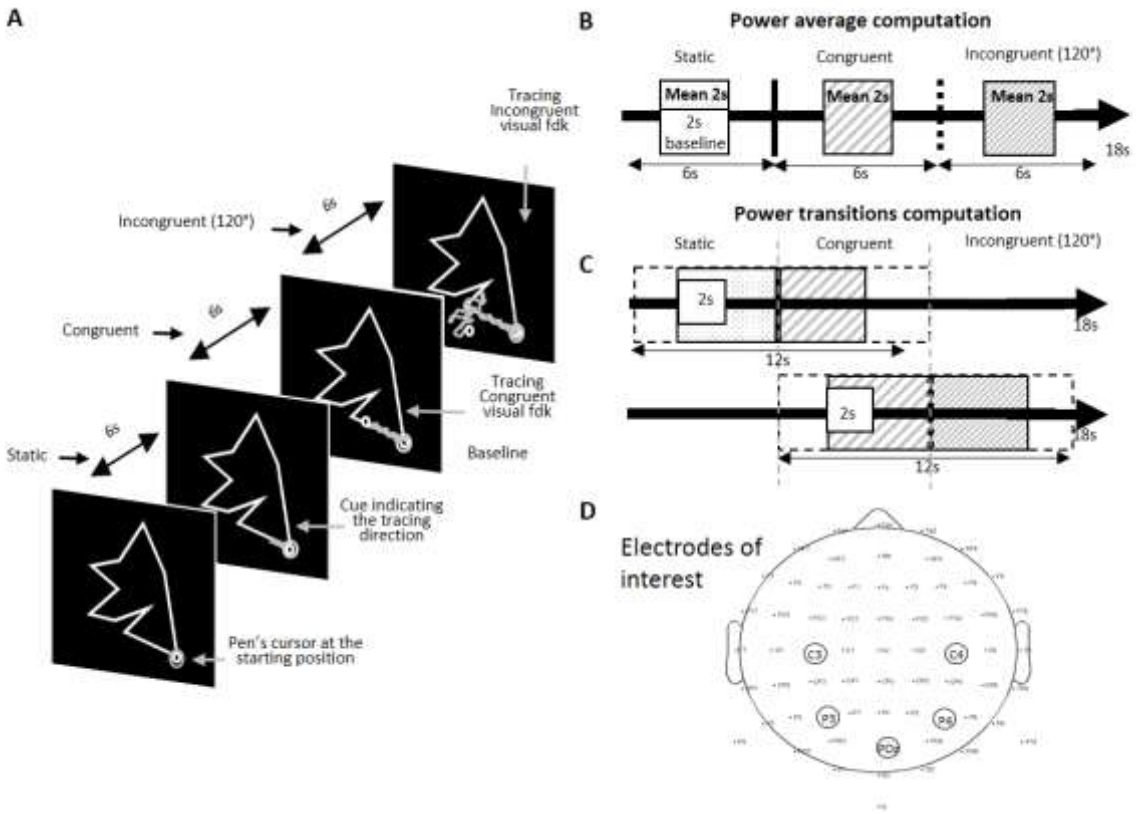


Figure 2. A. Temporal organization of the trials. At the start of the trials, the participant held the pen at the starting position for 6 s (Static condition). Then a cue appeared to indicate to the participant to initiate their tracing in the direction of the cue. The cursor always provided veridical visual feedback of the pen position for another 6 s of time (Congruent condition), and then provided incongruent visual feedback for the last 6 s of the trials (Incongruent condition). The path taken by the pen, which is shown for illustrative purpose only, was not visible during the experiment. B. Analyzed time windows for all conditions. For each condition and frequency band [alpha (8-12 Hz), beta (15-25 Hz) and gamma (50-80 Hz)], the signal was expressed as a change of power (dB) with respect to a 2-s window baseline taken from 2 s to 4 s of the Static condition. C. We estimated the dynamic of alpha band power during the transitions between the conditions by creating epochs (–6 s to 6 s) time-locked to these transitions. For each transition, the signal was then expressed as a change of alpha power (dB) with respect to its own baseline. D. Electrodes of interests are displayed with circles.

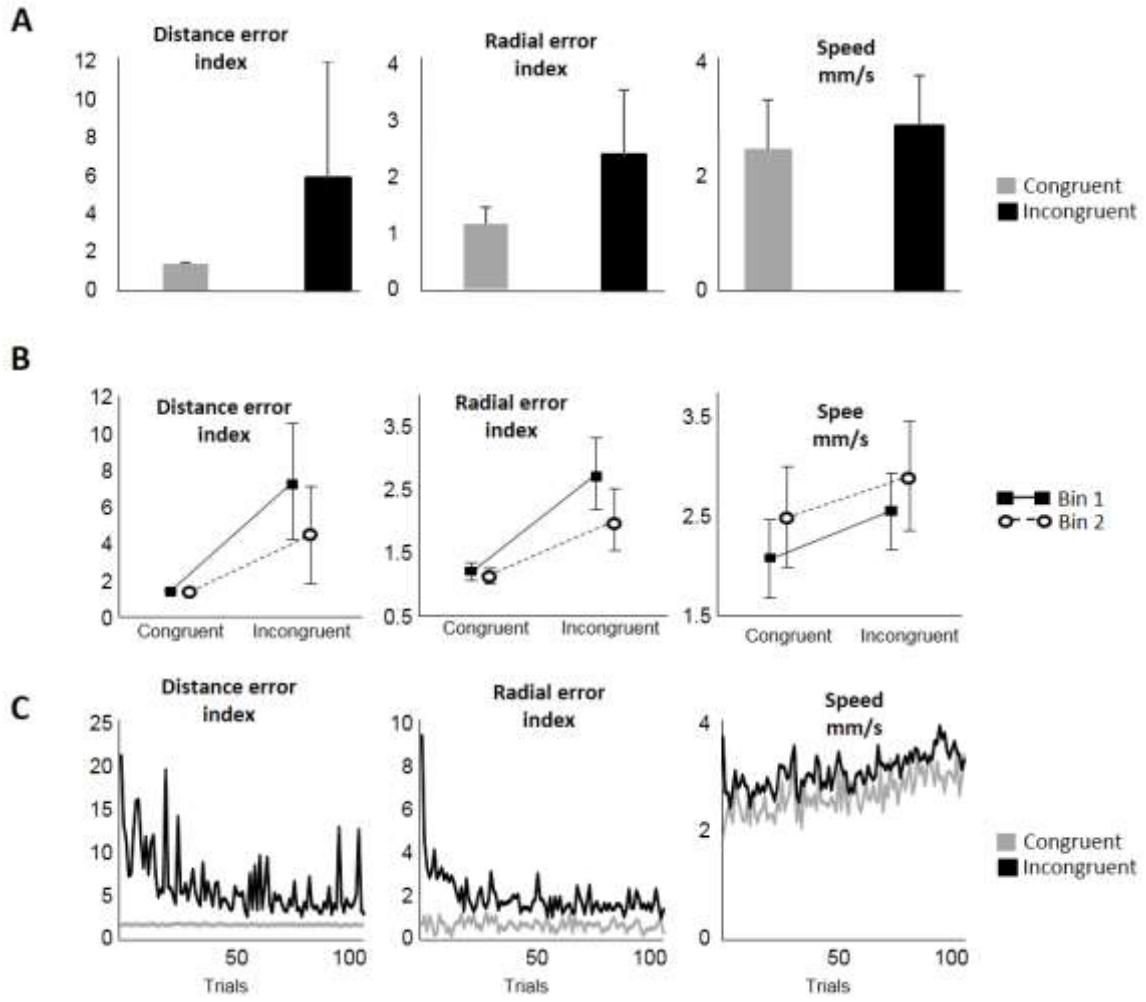


Figure 3 A. Tracing performance. The accuracy with which the participants traced the shape largely decreased when tracing the shape with incongruent visual and somatosensory feedback. This is indicated by the distance error (left panel) and radial error (middle panel) indexes which were significantly larger in the Incongruent tracing condition than in the Congruent condition. Tracing speed (right panel) was slightly faster when participants traced the shape with incongruent visual feedback. B. Comparison of the first 50 (bin 1) and last 50 (bin 2) trials for both performance indexes and tracing speed in the Congruent and Incongruent conditions. Tracing performance significant improved in bin 2 as compared to bin 1. Moreover, speed was slightly faster in the 50 last trials compared to the 50 first trials. C. Trial to trial evolution of the performance indices and speed averaged across all participants throughout the experiment (100 trials) in the congruent (grey) and incongruent condition (black).

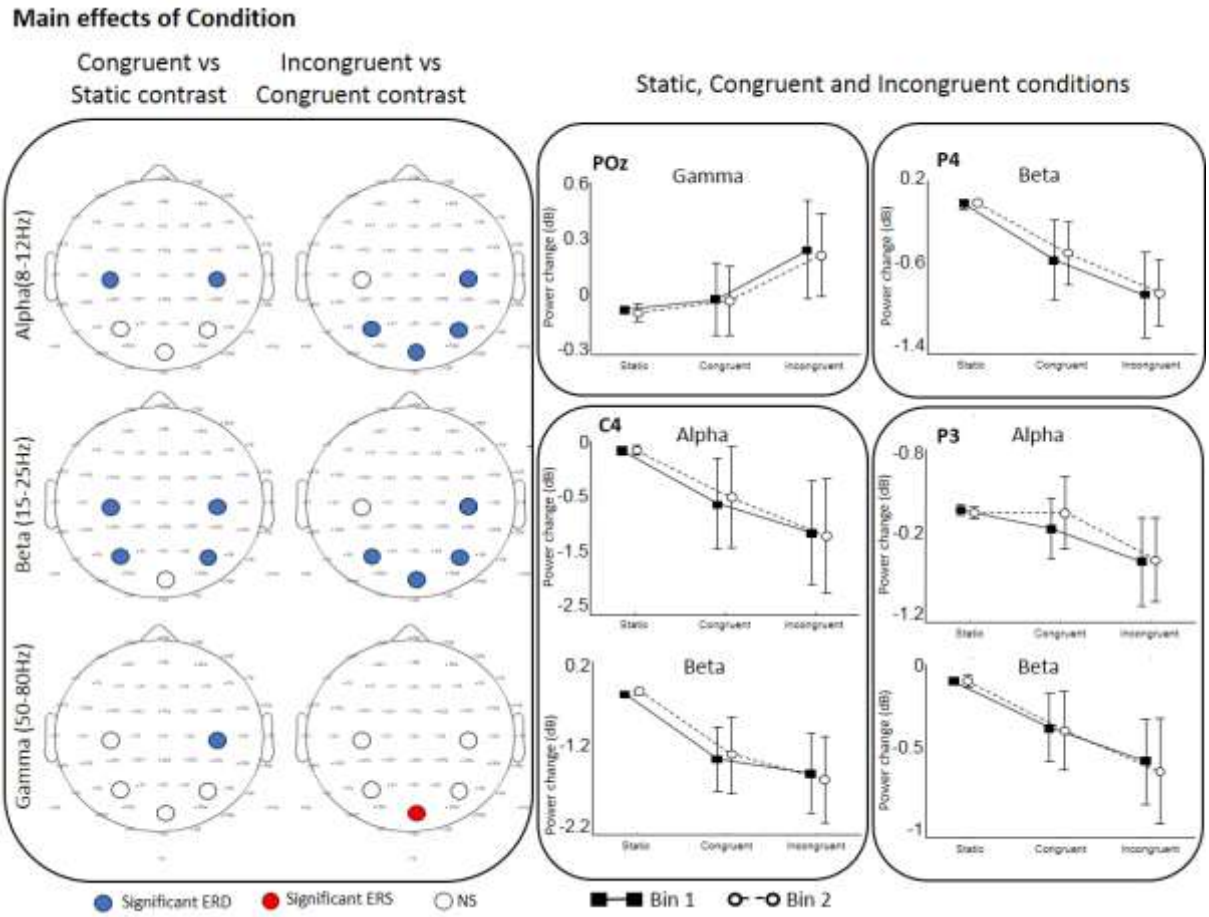


Figure 4. Topographic display and graphs of significant main effect of Condition. Left panel: Circled electrodes represent the electrodes of interest (the labels of these electrodes are given in Fig. 2D). Shaded in blue are those electrodes showing significant ERDs, red-shaded electrodes represent significant ERS for the alpha (upper row), beta (middle row) and gamma (lower row) bands. The schematic presentation of the results is shown for the Static vs Congruent contrast (left column), the Congruent vs Incongruent contrast (middle column). Right panels: significant power decrease for the Incongruent vs Congruent contrast. The power is represented for the 3 conditions and the 2 bins.

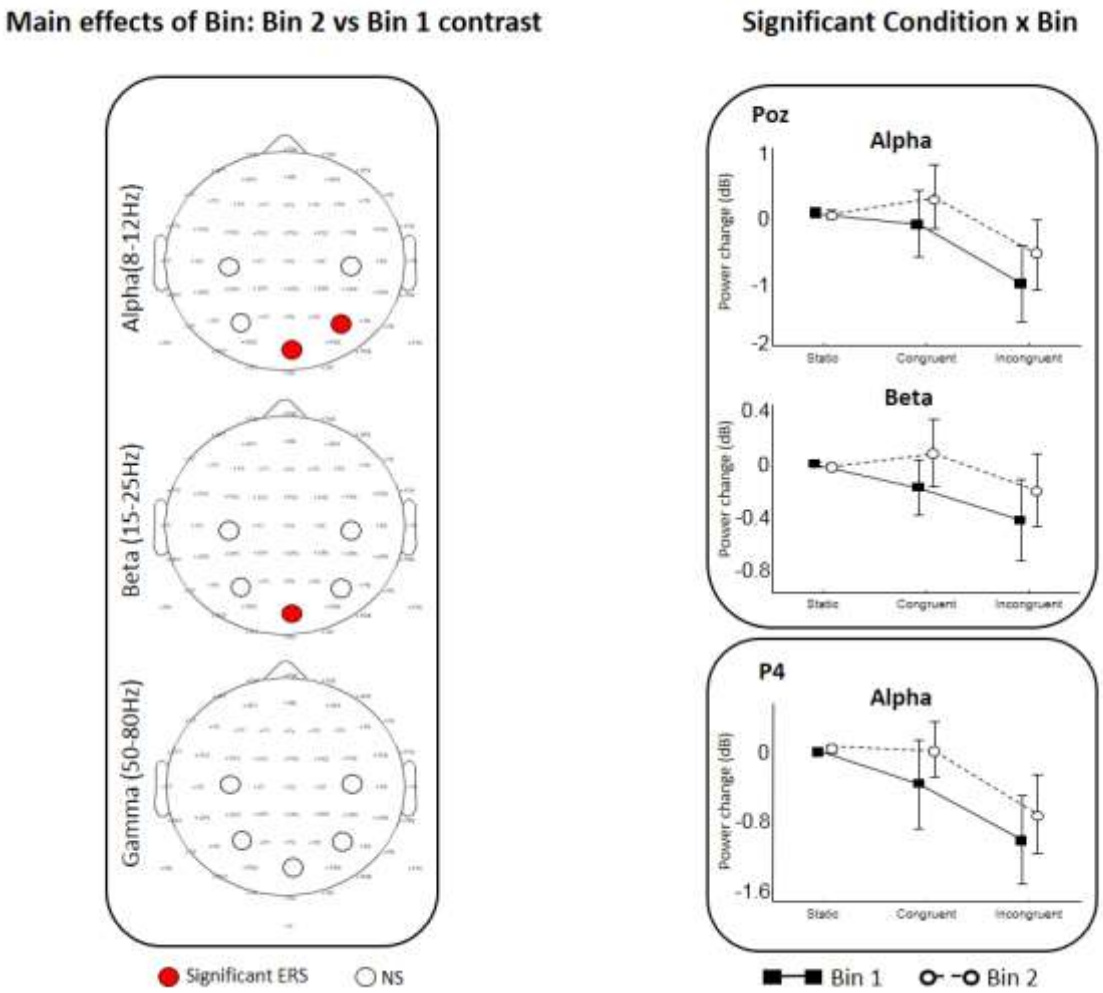


Figure 5: Topographic display and graphs of significant main effect of Bin. Left panel: The significant effects are displayed on topographical representation of the electrodes of interest (left column). Right panels: graphical representation of the significant Condition x Bin interactions.

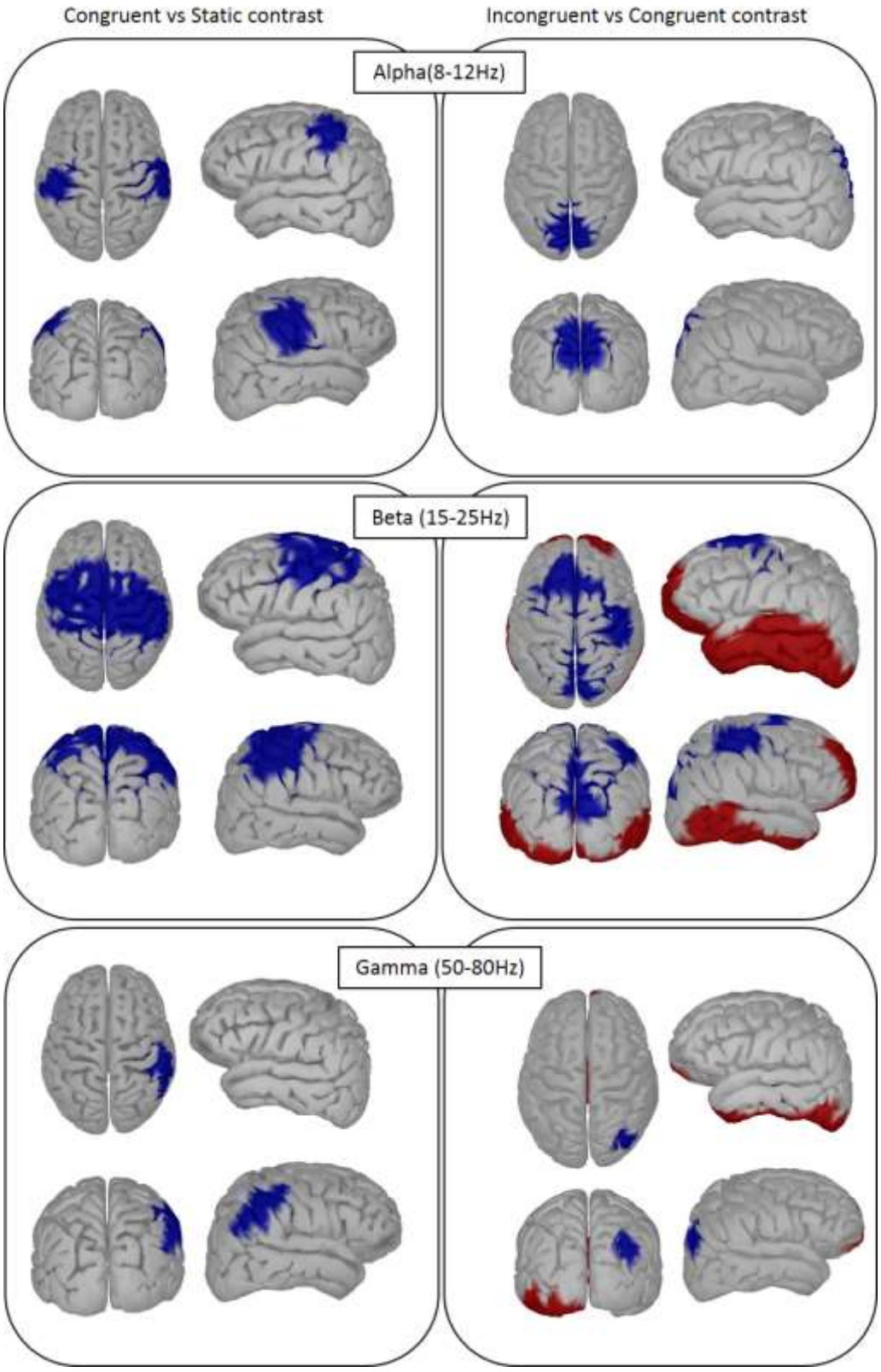


Figure 6. Source activity projected on anatomical brain template for the Congruent vs Static contrast (left column) and Incongruent vs Congruent contrast (right column), as well as for the alpha, beta and gamma frequency-bands. For each contrast and frequency-band, we display the top, back, left and right view.

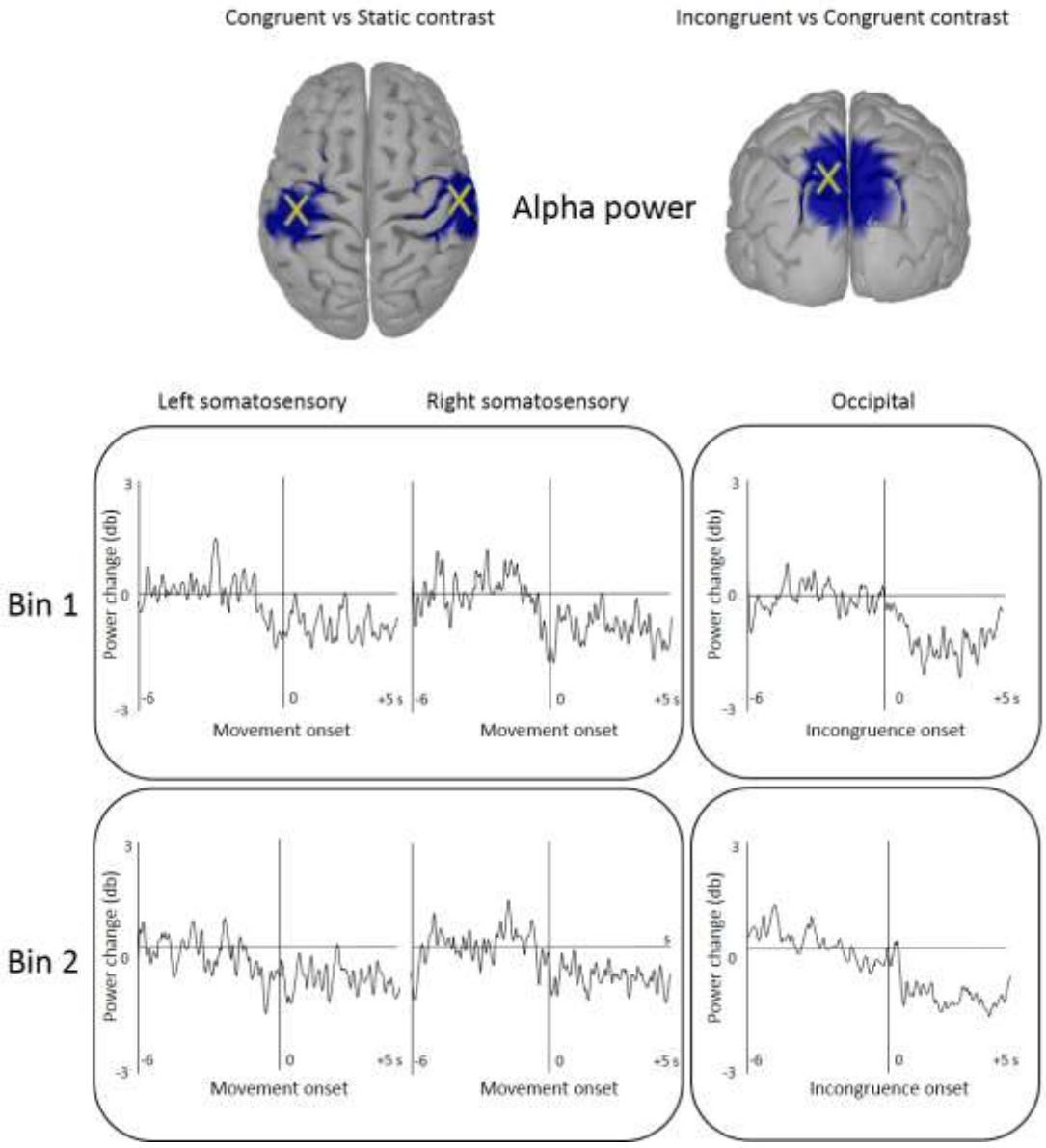


Figure 7. Temporal evolution of the alpha (8-12 Hz) power in the source space, averaged across all participants for both left and right somatosensory areas for the Congruent vs Static contrast (i.e., time-locked to the movement onset) (left part), and for the visual area for the Incongruent vs Congruent contrast (time-locked at the incongruence onset) (right part). We display the temporal evolution for both bin 1 (upper frame) and bin 2 (lower frame). White crosses represent the point where the alpha power has been extracted.

Tables

Table I. Detailed statistical report for each electrode of interest for alpha power

Electrode	Bin	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics					
					Effect 'Condition'		Effect 'Bin'		Interaction 'Bin'*'Condition'	
					p	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*
C3	1	-0.08 ± 0.15	-0.69 ± 0.87	-0.90 ± 1.16	<0.001	11.39	0.15	2.22	0.32	1.19
	2	-0.07 ± 0.14	-0.84 ± 1.04	-1.09 ± 1.12						
C4	1	-0.06 ± 0.12	-0.84 ± 1.39	-1.28 ± 1.59	<0.001	8.91	0.84	0.04	0.62	0.47
	2	-0.05 ± 0.13	-0.75 ± 1.56	-1.33 ± 1.74						
P3	1	-0.03 ± 0.12	-0.23 ± 0.66	-0.58 ± 0.96	0.007	5.72	0.48	0.53	0.33	1.13
	2	-0.06 ± 0.13	-0.05 ± 0.78	-0.56 ± 0.92						
P4	1	-0.06 ± 0.14	-0.45 ± 0.99	-1.09 ± 1.06	<0.001	13.48	0.02	6.50	0.03	3.69
	2	-0.04 ± 0.1	-0.06 ± 0.66	-0.79 ± 0.93						
Poz	1	0.003 ± 0.12	-0.16 ± 1.04	-1.07 ± 1.19	<0.001	9.38	0.02	6.44	0.06	2.97
	2	-0.01 ± 0.12	0.24 ± 1.00	-0.63 ± 1.10						

Table II. Detailed statistical report for each electrode of interest for beta power

Electrode	Bin	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics					
					Effect 'Condition'		Effect 'Bin'		Interaction 'Bin'*'Condition'	
					p	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*
C3	1	-0.12 ± 0.15	-1.53 ± 1.06	-1.54 ± 0.33	<0.001	24.52	0.69	0.16	0.67	0.39
	2	-0.07 ± 0.08	-1.46 ± 1.18	-1.55 ± 1.46						
C4	1	0.09 ± 0.08	-1.05 ± 0.96	-1.25 ± 1.20	<0.001	18.05	0.97	0.001	0.44	0.84
	2	-0.08 ± 0.06	-0.99 ± 1.13	-1.34 ± 1.29						
P3	1	-0.07 ± 0.05	-0.34 ± 0.42	-0.54 ± 0.52	<0.001	14.35	0.69	0.17	0.83	0.19
	2	-0.07 ± 0.07	-0.36 ± 0.48	-0.59 ± 0.64						
P4	1	-0.07 ± 0.08	-0.51 ± 0.63	-0.78 ± 0.67	<0.001	21.48	0.56	0.36	0.92	0.89
	2	-0.06 ± 0.03	-0.46 ± 0.49	-0.75 ± 0.52						
Poz	1	-0.04 ± 0.04	-0.22 ± 0.43	-0.46 ± 0.64	0.03	3.95	<0.001	33.04	<0.001	8.58
	2	-0.06 ± 0.04	0.04 ± 0.51	-0.23 ± 0.57						

Table III. Detailed statistical report for each electrode of interest for gamma power

Electrode	Bin	Mean Stat	Mean Congr	Mean Incongr	Statistics					
					Effect 'Condition'		Effect 'Bin'		Interaction 'Bin'*'Condition'	
					p	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*
C3	1	-0.16 ± 0.24	-0.63 ± 0.54	-0.45 ± 1.07	0.08	2.71	0.75	0.11	0.95	0.05
	2	-0.13 ± 0.14	-0.51 ± 0.95	-0.39 ± 1.76						
C4	1	-0.09 ± 0.06	-0.65 ± 0.61	-0.50 ± 0.79	0.007	5.54	0.63	0.24	0.65	0.44
	2	-0.14 ± 0.18	-0.68 ± 1.32	-0.73 ± 1.78						
P3	1	-0.09 ± 0.08	-0.23 ± 0.48	-0.14 ± 0.67	0.59	0.54	0.25	1.38	0.39	0.94
	2	-0.08 ± 0.08	-0.11 ± 0.45	-0.03 ± 0.62						
P4	1	-0.06 ± 0.05	-0.32 ± 0.57	-0.25 ± 0.76	<0.001	21.48	0.56	0.36	0.92	0.09
	2	-0.12 ± 0.23	-0.27 ± 0.47	-0.21 ± 0.61						
Poz	1	-0.05 ± 0.02	-0.01 ± 0.37	0.24 ± 0.50	0.001	8.30	0.75	0.10	0.95	0.06
	2	-0.07 ± 0.09	-0.01 ± 0.43	0.22 ± 0.43						

Partie D : Discussion

L'objectif du présent travail de thèse était d'étudier les mécanismes de pondération des informations visuelles et somatosensorielles dans le contrôle du mouvement volontaire visuoguidé de la main lorsque les retours sensoriels de ces deux canaux véhiculent des informations spatiales congruentes ou incongruentes. L'ensemble des contributions expérimentales présentées au chapitre précédent nous apporte sur ces questions un certain nombre d'éléments nouveaux que nous allons tenter de synthétiser et de discuter ici.

Nous avons ainsi pu mettre en évidence par l'intermédiaire de l'analyse des signaux EEG que le mouvement visuoguidé entraînait une augmentation de l'activité au niveau des aires corticales visuelles. De plus, nous avons démontré que le contrôle du mouvement en situation d'incongruence induisait également une augmentation de l'excitabilité des cortex visuels, somatosensoriels et pariétaux postérieurs. Ces modulations reflèteraient des mécanismes de pondération du traitement de ces entrées sensorielles, dans le but d'améliorer la performance motrice en situation d'incongruence. De manière intéressante au niveau du cortex somatosensoriel, la situation d'incongruence entraînait parallèlement une réduction spécifique de puissance gamma, probable reflet d'un état non adapté des participants. Enfin, nous avons mis en évidence que l'apprentissage moteur (ou le sur-apprentissage moteur) lors d'une tâche sans conflit conduisait à la réduction de l'activité au niveau du cortex occipital ainsi que du cortex pariétal postérieur droit**.** Nous allons à présent discuter plus en détail l'ensemble de ces résultats afin de les mettre en rapport avec nos hypothèses de travail et ce que nous savons de la littérature.

Chapitre IX Réponses apportées par les contributions expérimentales aux hypothèses formulées dans chacun des volets de recherche

Au chapitre IV, nous avons formulé un certain nombre d'hypothèses que nous avons organisées en cinq volets de recherche. Nous allons ici les reprendre en discutant les réponses que nous ont apportées l'ensemble des travaux que nous avons réalisés.

IX.1 Volet N°1: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et intégratives lors du contrôle du mouvement volontaire en l'absence d'incongruence

IX.1.2 Cortex visuels

Nous avons mis en évidence que le mouvement volontaire visuoguidé en l'absence d'incongruence entraînait une augmentation du traitement des informations au niveau de plusieurs régions des cortex visuels primaires et intégratifs. Ces régions sont impliquées dans divers traitements spécifiques de l'information visuelle tels que la détection du mouvement (V5/MT; e.g., Liu and Newsome, 2005; Hock and Nichols, 2013), la représentation des informations visuelles spatiales pour le contrôle du mouvement (V4, cortex pariétal postérieur (CPP); e.g., Heywood et al., 1992; Schiller, 1995), ainsi que des représentations plus sémantiques de la scène visuelle (cortex temporal inférieur; e.g., Pohl, 1973; Ungerleider et Brody, 1977). Malgré le caractère « intuitif » de ce résultat, c'est à notre connaissance la première fois qu'il est rapporté par des analyses fréquentielles et en potentiels évoqués visuels que l'activité des régions visuelles, et notamment le cortex visuel primaire, est modulée par le mouvement visuoguidé. Nous postulons ici que ces augmentations d'activité sont liées au caractère visuoguidé des mouvements effectués par les participants.

De manière tout à fait intéressante, nous avons également montré que cette augmentation de la sensibilité aux stimulations visuelles lors de l'exécution de mouvements visuoguidés en l'absence d'incongruence pouvait prédire la performance dans des tâches visuospatiales plus complexes (étude 1). En effet, les participants les plus performants en situation d'incongruence étaient ceux qui présentaient les plus fortes augmentations d'activité au niveau des régions visuelles lors de la réalisation de mouvements visuoguidés en l'absence d'incongruence. Ce résultat, qui concerne également le CPP (voir infra), a été démontré par la comparaison de la

réponse corticale aux stimulations visuelles de deux groupes de participants, constitués en fonction de leur niveau de performance à la tâche de dessin en miroir. Nous postulons ici que le groupe de participants les plus performants accordait plus de poids aux informations visuelles pour le contrôle de leurs mouvements visuoguidés que le groupe de participants les moins performants, et que ce traitement privilégié des informations visuelles était à l'origine d'un bénéfice comportemental lors de la réalisation de tâches complexes. Cette interprétation est cohérente avec d'autres études qui ont montré une corrélation entre le niveau de l'activité corticale mesurée au niveau de l'aire V5 (MT) et le niveau de performance des participants lors d'une tâche d'adaptation visuomotrice (Della-Maggiore et al., 2005). Pris ensemble, nos résultats semblent représenter un argument en faveur de l'existence de « profils sensoriels » distincts (voir section III.6).

De manière également surprenante, toujours dans notre première étude, cinq sixième des participants les plus performants étaient des femmes, alors que cinq sixième des participants les moins performants étaient des hommes. Ces résultats corroborent ainsi les études qui suggèrent que les femmes accordent généralement plus de poids aux informations visuelles que les hommes pour le contrôle de la motricité volontaire (Elliott et al., 1995; Viaud-Delmond et al., 1998; Tremblay et al., 2004; Tremblay et Elliott, 2007). Nous souhaitons cependant accorder une importance très modérée à cette dernière observation sur les différences de genre du fait qu'il s'agisse dans nos analyses d'une variable supplémentaire que nous n'avons pas contrôlée, et qu'il nous faudrait une taille d'échantillon bien supérieure à celle que nous avions pour pouvoir conclure de manière fiable sur ces aspects.

Egalement, il semble qu'un réseau occipital impliquant particulièrement V4 (voie visuelle ventrale) soit de première importance pour la perception visuelle de formes, dont la main (e.g., Gross et al., 1972; Pasupathy et Connor, 1999, 2001, 2002; Pollen et al., 2002). Nous postulons que l'accroissement de cette importance, du fait de la nécessité de détecter les contours de la forme à suivre ainsi que de la main lors de la réalisation de mouvements visuoguidés, soit à l'origine de l'augmentation d'activité que nous avons rapportée dans cette région (étude 1).

Nos analyses ont montré que la sensibilité aux informations visuelles au niveau du CPP était également modulée par le mouvement. Ce résultat était attendu du fait que, comme nous l'avons dit, le CPP est impliqué dans la représentation spatiale multimodale et dans l'intégration multisensorielle très probablement mise en jeu lors de l'exécution de mouvements visuoguidés

(e.g., Balslev et al., 2005; Bernier et Grafton, 2010; Reichenbach et al., 2014). De plus, le CPP est compris dans les structures qui composent la voie visuelle dorsale, connue pour être impliquée dans le traitement des informations visuelles pour l'action (e.g., Jeannerod, 1994; Milner et Goodale, 1993, 1995). Ici également, nos résultats au niveau du CPP suggèrent l'existence de « profils sensoriels » puisque la sensibilité aux informations visuelles au niveau de cette région estimée lors de la réalisation de mouvement en l'absence d'incongruence permettait de prédire la performance des participants en situation d'incongruence. En effet, tout comme discuté précédemment, les participants qui avaient les amplitudes de PEV les plus élevées lors de la réalisation de mouvements, présentaient ensuite les meilleures performances lorsque les retours visuels et somatosensoriels étaient spatialement incongruents.

IX.1.2 Cortex somatosensoriels

Bien que n'ayant pas formulé d'hypothèse de recherche sur cette question, nous avons confirmé les données existantes de la littérature concernant l'influence du mouvement visuoguidé sur l'activité des cortex somatosensoriels. Nous avons en effet répliqué le résultat classique d'une diminution de puissance dans les bandes de fréquences alpha et beta au niveau des cortex somatosensoriels entre 1 à 2 secondes avant l'initiation du mouvement volontaire, et durant toute la durée de son exécution (e.g., Pfurtscheller et Da Silva, 1999). Cette diminution de puissance est classiquement interprétée comme une augmentation du traitement des informations somatosensorielles durant le mouvement volontaire (Jasper et Penfield, 1949; Pfurscheller, 1981; Pfurtscheller et al., 1994; voir Kilavik et al., 2013, pour une discussion sur le beta), et corrobore d'autre résultats obtenus avec des techniques d'investigations différentes (Knecht et al., 1993; Staines et al., 1997, 1999, 2000, 2002; Ribot-Ciscar et al., 2009).

Ainsi, nos résultats démontrent la présence d'une augmentation de l'activité visuelle, somatosensorielle et pariétale postérieure lors de l'exécution de mouvements volontaires visuoguidés en l'absence d'incongruence. De plus, ces résultats suggèrent l'existence de « profils sensoriels » distincts.

IX.2 Volet N°2: modulation de la sensibilité aux informations visuelles au niveau des régions visuelles primaires et associatives pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle

Concernant plus précisément le traitement des informations visuelles en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle, qui représentent une part importante de nos investigations et de nos résultats, nous avons trouvé que le cortex visuel primaire était le siège de modulations contextuelles de son activité. En effet, nous avons mis en évidence que cette situation d'incongruence entraînait une augmentation de l'excitabilité corticale au niveau de V1. Le cortex visuel primaire est connu pour être impliqué dans la détection de régularités élémentaires de la scène visuelle (Hubel et Wiesel, 1962, 1968; Ohki et al., 2006) ainsi que dans la perception consciente de cette scène visuelle (Pérenin et al. 1994; Rode et al., 1995; Pérenin et Rossetti, 1996; Tamietto et Morrone, 2016). Il a été montré que l'activité du cortex visuel primaire était augmentée par l'attention spatiale ainsi que par l'attention portée aux caractéristiques des stimuli visuels (voir sections III.1.1 et III.1.2). Nous postulons ici que l'augmentation de la sensibilité aux entrées visuelles permettait de préparer et favoriser le traitement des informations visuelles, facilitant les nombreux processus impliqués dans la tâche proposée aux participants. Autrement dit, la situation d'incongruence induisait probablement une augmentation de l'activité au niveau de V1 du fait de la nécessité contextuelle d'extraire des régularités de l'environnement visuel, et dans le but d'améliorer le contrôle moteur visuoguidé. C'est à notre connaissance la première fois qu'il est rapporté que le poids accordé aux informations visuelles au niveau du cortex visuel primaire est augmenté pendant le contrôle du mouvement en situation d'incongruence, probablement pour favoriser le traitement des stimuli visuels utiles.

Nous avons également démontré que les modulations du traitement des informations visuelles ne concernaient pas que le cortex visuel primaire, mais englobaient également une vaste région corticale composée des diverses régions visuelles associatives, dont le cortex temporal et pariétal postérieur. Il a été montré que ces régions étaient impliquées de manières spécifiques dans le traitement des informations visuelles.

En l'occurrence, nous pouvons souligner l'importance de l'aire V5 (MT) dans le traitement des informations visuelles en mouvement, et notamment des directions de ces mouvements dans l'espace (e.g., Liu et Newsome, 2005; Della-Maggiore et McIntosh, 2005; Hock and Nichols,

2013; voir Zeki, 2015, pour une revue). Si la perception des mouvements de la main était un facteur présent et important lors du contrôle du mouvement manuel en situation congruente, l'utilité/pertinence de cette perception était très probablement augmentée en situation d'incongruence puisque cette situation diminue la précision du contrôle moteur. En effet, c'est à partir de cette perception visuelle des mouvements que le système nerveux central est à même de détecter les erreurs de mouvements, consciemment ou non, et de tenter de diminuer les erreurs initiales dues à cette situation d'incongruence (contrôle en ligne, recalibration stratégique, réalignement spatial) afin de respecter les consignes données. Ces résultats supportent les conclusions d'études qui montrent que l'aire V5 (MT) est impliquée dans le traitement des informations visuelles pour produire des mouvements de la main (e.g., Tankus et Fried, 2012; Della-Maggiore et al., 2005).

Comme nous l'avons présenté au premier chapitre, la perception de formes visuelles, dont l'effecteur manuel, est supportée par un vaste réseau visuel incluant les régions V1, V2, V3, V4, le cortex temporal inférieur et le cortex occipital latéral (e.g., Gross et al., 1972; Desimone, 1991; Gross, 1992; Young, 1992; Tanaka, 1996; Brincat et Connor, 2004; Wokke et al., 2013; voir Loffler, 2008 pour une revue). Dans nos études, en situation d'incongruence, la représentation de la main et de la forme à suivre dans l'espace était probablement de première importance afin de réaliser le mouvement de tracé le plus précisément possible. Nous postulons que l'accroissement de cette importance en situation d'incongruence est à l'origine de l'augmentation d'activité que nous avons rapportée à ce niveau (étude 2).

Enfin, il a été montré que le cortex temporal inférieur était également plus spécifiquement impliqué dans l'utilisation sémantique des informations de la scène visuelle (e.g., Di Carlo et al., 2012; Brincat et al., 2004; Scholte et al., 2008). Il est tout à fait possible que ce type d'information ait pu être utilisé par les participants pour tenter de s'adapter à l'incongruence. Par exemple, à la suite des expériences, les participants nous rapportaient fréquemment qu'ils pensaient percevoir la nature de la rotation et élaboraient une stratégie volontaire de correction de l'erreur motrice (études 2 et 3). Ce processus de correction consciente correspond à ce que nous avons désigné plus haut par le terme de « recalibration stratégique ». Ces retours faits par les participants impliquent une forme d'utilisation sémantique consciente de la perception de la scène visuelle. De plus, nous savons que le cortex temporal inférieur, appartenant aux structures qui forment la voie visuelle ventrale, est également impliqué dans le traitement

d'informations visuelles à des fins motrices (e.g., Jeannerod et al., 1994; Rossetti, 1996, van Polanen and Davare, 2015). Nos résultats supportent ainsi l'idée que des liens forts de complémentarité existent entre ce qui a été décrit comme les voies visuelles ventrales et dorsales (Gentilucci et al., 1996; Deplancke et al., 2010; Tankus et Fried, 2012; van Polanen and Davare, 2015).

Nous postulons ainsi que les modulations d'activités recueillies au niveau de ces différentes régions soient le reflet d'un poids supplémentaire accordé aux informations visuelles du fait de l'augmentation de leur utilité/pertinence en situation d'incongruence sensorielle.

L'excellente résolution temporelle de l'EEG nous a permis d'estimer que les mécanismes de pondération de l'information visuelle mis en place en situation d'incongruence sensorielle étaient présents environ 600 ms après l'induction de cette incongruence au niveau du cortex occipital. Ceci a été mis en exergue par inspection visuelle des signaux au niveau de la bande de fréquence alpha uniquement. En effet, l'inspection visuelle ne nous a pas permis d'estimer les latences des modulations des puissances dans les bandes de fréquences beta et gamma, probablement du fait d'une puissance plus faible des signaux pour les fréquences plus élevées. En effet, le rapport signal sur bruit diminue avec l'augmentation des fréquences considérées. De plus, l'absence de la réalisation de test statistique nous impose la prudence quant à la précision de l'observation visuelle de la bande alpha. Toutefois, les latences de la désynchronisation alpha liée au mouvement que nous avons également observées dans nos travaux sont cohérentes avec celles rapportées par la littérature, situées entre 1 et 2 secondes avant le mouvement (e.g., Pfurtscheller al., 1994; Pfurtscheller et Da Silva, 1999). Ceci donne de la crédibilité à nos estimations et nous pousse accorder de la valeur à nos observations temporelles au niveau des régions visuelles.

IX.3 Volet N°3: modulation de la sensibilité aux informations somatosensorielles pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle

Comme mis en évidence par notre deuxième étude, la situation d'incongruence entraînait une diminution concomitante des puissances beta et gamma enregistrées au niveau des régions somatosensorielles.

La réduction de l'activité beta au niveau de ces régions témoigne d'une augmentation du traitement des informations somatosensorielles. C'est à notre connaissance, la première fois qu'il est rapporté que le mouvement en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle entraîne une augmentation de l'excitabilité des cortex somatosensoriels. Ces résultats sont cependant cohérents avec les études qui montrent une augmentation de l'activité des régions sensorimotrices lors de la réalisation de mouvements volontaires (Jasper et Penfield, 1949; Pfurscheller, 1981; Pfurtscheller et al., 1994; Pfurtscheller et Da Silva, 1999). Nos résultats sont également en accord avec l'étude de Tzagarakis et al. (2010) qui reportent que la diminution de la puissance beta au niveau du cortex somatosensoriel est proportionnelle à l'incertitude directionnelle de la cible à atteindre durant la planification du mouvement d'atteinte manuelle. Nous suggérons ainsi que dans nos études, l'augmentation du traitement des informations somatosensorielles soit liée à une augmentation de leur utilité/pertinence afin de permettre la mise en place des mécanismes d'adaptation à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle (recalibration stratégique, réalignement spatial).

La puissance gamma est classiquement associée au traitement des informations sensorielles ainsi qu'aux processus d'intégrations multisensorielles (voir Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; ainsi que Tallon-Baudry, 2009, et Fries, 2009, pour des revues). Notamment, la puissance gamma augmente au niveau des cortex visuels lors de stimulations visuelles. De plus, un certain nombre d'évidences supportent l'idée que, localement au niveau du cortex, la puissance gamma reflète un processus permettant l'émergence d'un percept cohérent ('bottom-up feature-binding'). Il a en effet été rapporté dans des études chez l'Homme et chez l'animal que la puissance gamma augmente lors de la présentation de stimuli sensoriels cohérents (Lutzenberger et al., 1995; Muller et al., 1996, 1997; Krebber et al., 2015). Nous suggérons que dans notre deuxième étude, la diminution de la puissance gamma au niveau des régions somatosensorielles soit le reflet d'une non-adaptation des participants à la situation d'incongruence. De manière concordante, dans notre troisième étude lorsque le protocole permettait aux participants de s'adapter effectivement (et rapidement) à la situation d'incongruence, nous n'avons pas mis en évidence cette diminution de l'activité gamma, suggérant à nouveau que l'activité gamma au niveau des cortex somatosensoriels puisse refléter un état de non adaptation à la situation d'incongruence. Cette interprétation est corroborée par la performance des participants dans les études 2 et 3 puisque la moyenne de leurs erreurs

(ratios) semble plus élevée lorsque les participants avaient la possibilité de s'adapter (étude 3) que lorsque qu'ils ne le pouvaient pas/peu (étude 2). Le fait que dans nos travaux, cette réduction d'activité soit plus spécifiquement localisée au niveau des régions somatosensorielles, et notamment SII, et absente au niveau des régions visuelle, pourrait de plus souligner l'importance des informations visuelles pour le contrôle du mouvement dans nos tâches que nous avons proposées aux participants. Cette dernière interprétation est cohérente avec les résultats d'études qui montrent la prédominance de la vision sur la somesthésie lors de la réalisation de mouvements visuoguidés comme cela était le cas dans nos tâches expérimentales (e.g., van Beers et al., 1999). En effet, dans nos protocoles expérimentaux, la vision était indispensable à la réalisation de la tâche demandée. Parallèlement, il est possible que cette diminution de la puissance gamma permette également de réduire l'intensité de l'incongruence visuo-somatosensorielle, et permette de faciliter la réalisation des mouvements dans les premières phases d'exposition à cette situation d'incongruence. Cette dernière interprétation est cohérente avec celle de Bernier et al. (2009) qui montre une diminution des potentiels évoqués somatosensoriels précoces en début d'adaptation à une situation d'incongruence entre les informations visuelles et somesthésiques.

IX.4 Volet N°4: modulation de l'activité au niveau des régions associatives, et plus particulièrement au niveau du cortex pariétal postérieur (CPP) pour le contrôle du mouvement volontaire lors des phases d'adaptation précoce (non-adapté) à la situation d'incongruence visuo-somatosensorielle

Nous avons rapporté dans nos travaux une augmentation de l'activité au niveau des cortex pariétaux postérieurs, principalement au niveau de l'hémisphère droit, lors de la mise en incongruence des informations visuelles et somatosensorielles. Nos résultats ici sont en accord avec ceux d'études qui ont montré par d'autres techniques d'investigation de l'activité neuronale (IRMf, flux sanguin cérébral local) que l'activité du CPP était augmentée en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle (Clower et al., 1996; Graydon et al., 2005; Seidler et Noll, 2008). Le CPP semble être le siège de représentations multimodales de l'espace péri-personnel, et être très impliqué dans les phénomènes d'intégrations multisensorielles ainsi que dans le contrôle en ligne du mouvement (Inoue et al., 1997; Desmurget et al., 1999; Desmurget et Grafton, 2000; Krakauer et al., 2004; Balslev et al., 2005; Bernier et Grafton, 2010;

Reichenbach et al., 2014). De plus, il semble que le CPP droit soit intégré au sein d'un réseau pariéto-frontal principalement latéralisé à droite et impliqué dans les phénomènes d'attention spatiale (e.g., voir Singh-Curry et Hussain, 2009, pour une revue). Nous postulons ainsi que l'augmentation de l'activité observée au niveau du CPP en situation d'incongruence soit le reflet de la mise en place des processus d'adaptation à cette situation (contrôle en ligne du mouvement, recalibration stratégique, réalignement spatial). Les protocoles expérimentaux que nous avons mis en place ne nous permettent pas ici de faire la part de l'un et de l'autre de ces mécanismes d'adaptation. De plus, les analyses fréquentielles ne nous permettent pas non plus de déterminer si les modulations observées au niveau du CPP sont de natures visuelle, somatosensorielle ou bimodale (étude 2 et 3). En revanche, notre étude en potentiels évoqués visuels suggère que les modulations observées sont de nature visuelle. En tout état de cause, nous postulons que la modulation de l'activité au niveau du cortex postérieur soit le reflet d'une tentative d'adaptation aux nouvelles relations spatiales entre les entrées visuelles et somatosensorielles en situation d'incongruence.

IX.5 Volet N°5: modulation de l'activité au niveau des régions visuelles, somatosensorielles et associatives au cours de l'adaptation effective (phases tardives d'adaptation) à la situation d'incongruence

Dans notre troisième étude, nous avons mis en évidence que la puissance de la bande de fréquence alpha au niveau du cortex occipital et pariétal postérieur droit était diminuée dans les 50 derniers essais comparés aux premiers, et ce lors de la réalisation de mouvements en situation congruente et incongruente. Nous rappelons qu'une augmentation de la puissance alpha est classiquement associée à une diminution de l'activité corticale, et qu'un haut niveau d'alpha correspondrait ainsi à un cortex au repos (e.g., Pfurtscheller et Da-Silva, 1999). Deux mécanismes distincts sont potentiellement ici mis en jeu : ceux qui supportent les apprentissages (ou sur-apprentissages) moteurs (situation congruente), et ceux qui supportent les phénomènes d'adaptation visuomotrice (situation incongruente). En effet, la littérature reporte des diminutions d'activité corticale lors d'apprentissages moteurs et lors d'adaptation visuomotrice.

Concernant les apprentissages moteurs, nous savons que l'expertise motrice ainsi que l'acquisition de nouvelles habiletés motrices sont accompagnées d'une augmentation de la

puissance alpha dans les régions spécifiquement impliquées dans le traitement des informations sensorielles concernées (Gentili et al., 2008, 2011). Ceci a notamment été montré chez les sportifs de haut-niveau qui sont, dans leur domaine, des experts du contrôle moteur. Par exemple, Haufler et al., (2000), dans une étude en EEG ont demandé à des experts et des amateurs de réaliser une série de tir au fusil en direction d'une cible visuelle. Les auteurs ont rapporté que la puissance alpha était plus importante chez des experts que chez des amateurs au niveau des régions centrales et pariétales postérieures. Plus largement, un haut niveau d'expertise sensorimotrice est corrélé à un haut niveau de la puissance alpha dans des régions cérébrales spécifiquement impliquées dans la réalisation d'une tâche donnée (voir Hatfield et al., 2004, pour une revue). Enfin, il est possible de souligner que les mouvements réalisés par les athlètes de hauts-niveaux dans leur discipline sont caractérisés par l'efficacité (Hatfield et Hillman, 2001) et la faiblesse de leur coût énergétique (Sparrow, 2000). Autrement dit, un « mouvement expert » est celui qui coûte le moins d'effort à celui qui le réalise, tout en lui permettant d'atteindre son objectif avec le maximum de précision.

Concernant l'adaptation visuomotrice, Reuter et al. (2015) ont montré que l'adaptation à une situation d'incongruence visuo-somatosensorielle était liée à une diminution de l'amplitude de potentiels évoqués visuels ('steady state evoked potential' à 15 Hz) au niveau du cortex occipital. De manière complémentaire, un certain nombre d'études ont mis en évidence une diminution progressive de l'activité du CPP au fur et à mesure de l'adaptation des participants à la situation d'incongruence (Clower et al., 1996; Graydon et al., 2005; Seidler et Noll, 2008). Ainsi, cette diminution progressive de l'activité corticale avec le niveau d'adaptation pourrait refléter la signature d'un traitement plus 'efficace' des informations sensorielles utiles. Sur le plan temporel, nous avons rapporté que l'ERD alpha au niveau visuel parvenait à un maximum de désynchronisation en situation d'incongruence avec des latences plus courtes après adaptation qu'avant. Cette observation suggère que l'adaptation confère un avantage temporel au traitement des informations visuelles, potentiellement reflétant là aussi un gain 'd'efficacité' dans ce traitement cortical.

Nos résultats en EEG sont ainsi en accord avec l'ensemble des études que nous venons de présenter puisque nous avons trouvé que l'apprentissage moteur ainsi que l'adaptation visuomotrice étaient accompagnés d'une réduction de l'activité au niveau du cortex visuel et du CPP droit. Cependant, le fait que cette diminution d'activité soit présente en situation

congruente et incongruente ne nous permet pas de postuler qu'il existe des mécanismes indépendants supportant les apprentissages moteurs d'une part et les phénomènes d'adaptation visuomotrice d'autre part. A l'inverse, nos résultats suggèrent que ces mécanismes pourraient être communs. En revanche, de façon spéculative, le fait que ces augmentations de la puissance alpha n'aient été observées qu'au niveau du cortex visuel et du CPP droit laisse à penser qu'il ne s'agit pas ici d'un phénomène attentionnel ubiquitaire, qui aurait probablement concerné l'ensemble du cortex, et qu'il possède ainsi une valeur fonctionnelle.

IX.6 Modulation de l'activité corticale en situation d'incongruence : conclusion

Ainsi pris tous ensemble, nos résultats supportent l'existence de mécanismes de pondération sensorielle liés à la situation d'incongruence entre les informations visuelles et somatosensorielles. Cette pondération reflèterait les mécanismes cérébraux visant à améliorer la performance motrice (correction en ligne des erreurs de mouvements, réalignement spatial) afin de la rendre adaptée aux exigences du contexte. Les mécanismes de pondération d'activité sont souvent associés aux effets de l'attention volontaire. Comme présenté dans le chapitre III, nous pensons que l'attention volontaire est un mécanisme important mais qu'il existe également d'autres mécanismes possibles à l'origine de modulations de l'activité cérébrale, comme l'utilité d'un stimulus ou la difficulté de la tâche par exemple (voir chapitre III).

D'une manière plus générale, l'ensemble de nos travaux supporte ainsi l'existence d'un système de pondération du traitement des informations sensorielles en fonction de leur pertinence contextuelle.

Chapitre X Originalité des contributions expérimentales du présent travail de thèse

Certains des aspects de nos travaux sont originaux dans le sens où ils n'ont que peu ou pas encore fait l'objet d'études rapportées dans la littérature à ce jour. Nous souhaitons les énumérer très modestement afin de les souligner.

Un aspect original de nos travaux consiste en le fait que nous avons étudié les mécanismes de pondérations sensorielles en situation d'incongruence pendant l'exécution même du mouvement. En effet, la majorité des études qui se sont penchées sur des questions semblables aux nôtres l'on fait lors des phases de préparation motrice, avant l'exécution du mouvement, ou bien après la réalisation de celui-ci.

Un autre aspect original est représenté par l'investigation que nous avons menée au niveau des régions visuelles. En effet à notre connaissance, peu d'études ont investigué les corrélats neuronaux des pondérations visuelles au niveau du cortex sensoriel primaire durant le contrôle du mouvement en situation « normale », et une seule étude récente s'est penchée sur ces questions en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle (Reuter et al. 2015). De manière plus générale, nous pouvons souligner que les études qui ont investigué les corrélats neuronaux du contrôle du mouvement volontaire en situation d'incongruence visuo-somatosensorielle se sont quasiment toutes penchées soit sur les phénomènes d'intégration multisensorielle au niveau du cortex pariétal postérieur, soit sur les phénomènes de détection de l'erreur, et non sur les pondérations du traitement des informations visuelles et somatosensorielles au niveau des cortex sensoriels primaires.

Il est également possible de souligner que nous avons utilisé des approches méthodologiques différentes pour investiguer ces mécanismes de pondération des informations sensorielles. En effet, nous avons obtenu des résultats complémentaires en utilisant les approches permises par l'analyse des potentiels évoqués et des décompositions fréquentielles. Cette stratégie n'est pas forcément aisée du fait que la littérature ne permet pas à l'heure actuelle de concilier de manière pleinement satisfaisante les résultats et interprétations produits par l'une et l'autre de ces approches. Ce point sera discuté un peu plus loin.

De manière importante enfin, nous avons également combiné l'analyse simultanée de différentes bandes de fréquences : alpha, beta et gamma. Cette combinaison nous a permis de contribuer à mieux appréhender les mécanismes de pondérations sensorielles en situation d'incongruence visuo-somesthésique, et lors de l'adaptation à cette situation. Nous pensons notamment ici aux modulations parallèles de l'activité beta et gamma au niveau du cortex somatosensoriel qui, selon nous, permettent de représenter plus finement la complexité fonctionnelle des traitements sensoriels mis en œuvre par le cerveau. Cette analyse combinée des différentes bandes de fréquences permet ainsi de faire un petit pas supplémentaire dans

l'établissement des spécificités fonctionnelles de ces différentes bandes de fréquences. En effet, l'engouement grandissant pour l'étude des oscillations cérébrales témoigne d'un champ d'étude relativement neuf (ou renouvelé sur le plan méthodologique depuis les premières observations de Berger en 1929) qui comporte encore de nombreuses inconnues. Parmi elles, le lien entre la littérature sur les oscillations avec celle sur les potentiels évoqués restent encore largement à être établi.

Chapitre XI Liens entre potentiels évoqués et analyses fréquentielles : exemple du traitement de l'information somatosensorielle dans le contrôle du mouvement

Comme nous venons de l'évoquer, les ponts entre les résultats obtenus en potentiels évoqués et par décompositions fréquentielles restent encore à être pleinement établis. Cela est particulièrement saillant au niveau des résultats observés classiquement lors de l'exécution du mouvement volontaire du membre supérieur. En effet, il est classiquement rapporté que la préparation et l'exécution du mouvement volontaire de ce membre entraînent une diminution de l'amplitude des potentiels évoqués somatosensoriels précoces, suite à une stimulation du nerf médian (Chéron et Borenstein, 1987; Cohen et Starr, 1987; Shimazu et al., 1999; Seki et al., 2003; Kida et al., 2004; Bernier et al., 2009). Cette diminution, corroborée par une augmentation du seuil de perception tactile durant le mouvement volontaire, est largement interprétée comme une diminution du traitement des informations somatosensorielles. Parallèlement, il est classiquement rapporté que le même mouvement volontaire (souvent un mouvement de la main ou du doigt) entraîne une diminution des puissances alpha et beta au niveau de ce même cortex somatosensoriel, c'est-à-dire augmentation de l'excitabilité corticale (e.g., Jasper et Penfield, 1949; Pfurscheller, 1981; Pfurtscheller et al., 1994; Pfurtscheller et Da Silva, 1999, voir Kilavik et al., 2013, pour une discussion sur le beta). Ces deux approches aboutissent ainsi à des conclusions relativement contraires l'une de l'autre. Quelles peuvent être les causes à l'origine de ces différences de résultats ou d'interprétations ? Nous n'avons bien entendu ni l'ambition ni les capacités d'apporter de certitudes, mais nous pouvons néanmoins proposer quelques éléments de réflexion.

Tout d'abord, nous savons que les différentes composantes des potentiels évoqués sont susceptibles de refléter des processus fonctionnels variés, et d'être issues de générateurs eux-aussi très divers. Cependant, cet aspect qui fait la richesse de cette méthode d'investigation représente également une de ces limites. En effet, il semble que la connaissance que nous avons des implications fonctionnelles ainsi que des générateurs à l'origine de ces différentes composantes soit encore incomplète et gagnerait à être mieux connue afin de parvenir à des conclusions plus formelles sur l'état du traitement des informations somatosensorielles lors du contrôle du mouvement. De manière illustrative, il est possible de noter que les diminutions d'amplitudes dues aux mouvements volontaires sont essentiellement rapportées pour les composantes précoces de ces potentiels évoqués, c'est-à-dire entre 20 et 35ms post-stimulation (Chéron et Borenstein, 1987; Cohen et Starr, 1987; Shimazu et al., 1999; Seki et al., 2003; Kida et al., 2004). A l'inverse, les études qui ont rapporté des facilitations contextuelles de l'amplitude de ces potentiels évoqués semblent relater des effets principalement sur les composantes plus tardives, à des latences supérieures à 80 ms (e.g., Kida et al., 2004, 2006, Saradjian et al., 2013; Sachidhanandan et al., 2013). Une meilleure connaissance des processus fonctionnels de ces différentes composantes permettrait de les comparer avec les conclusions obtenues avec les analyses fréquentielles et d'aboutir à une conclusion plus cohérente de l'état de ces processus.

De la même manière, nous voulons faire remarquer ici que les implications fonctionnelles des différentes bandes de fréquences dans le contrôle du mouvement sont encore largement à être découvertes. Ainsi en atteste la présence d'un certain nombre de débats autour des fonctions sous-tendues par différentes bandes de fréquences (voir Kilavik et al., 2013, pour une revue sur le beta, et Tallon-Baudry, 2009, pour une revue sur le gamma). De plus, il existe une certaine variabilité au sein de la littérature dans les définitions même des bornes des différentes bandes de fréquences. Cette définition est probablement plus ardue du fait qu'il apparait que ces bandes de fréquences puissent être définies individuellement chez les participants, et potentiellement avec des variations contextuelles (Cohen, 2014). De ce fait, afin d'obtenir plus de cohérence entre les conclusions apportées par les potentiels évoqués et les analyses fréquentielles, il pourrait être utile de comparer entre eux des processus qui représentent un processus fonctionnel commun. Une question émerge ainsi de la sorte: quelles composantes évoquées et/ou quelles bandes de fréquence représentent tel ou tel processus lors de la

réalisation du mouvement ? Nous pensons que les travaux que nous présentons contribuent, bien que de manière minime, à proposer des pistes pour répondre à ces questions.

Sur le plan méthodologique, comme nous venons de le souligner, les potentiels évoqués possèdent des composantes multiples, susceptibles de représenter des processus neuronaux très différents. A l'inverse, les analyses fréquentielles représentent une moyenne d'activité sur une fenêtre temporelle d'intérêt, qui ne permet pas de faire le « détail » temporel des différents processus engagés dans le traitement d'un stimulus donné. Ainsi, ces deux approches divergent de manière importante sur ce point, en ce sens qu'elles abordent l'aspect temporel du traitement d'un stimulus de manière radicalement différente. Ces deux méthodes peuvent ainsi conduire à des résultats qui sont potentiellement difficilement comparables puisqu'elles représentent chacune un angle de vue différent de l'activité cérébrale.

Enfin, une autre différence que nous voulons souligner entre ces deux méthodes d'investigation est la nature de la stimulation employée. En effet, les potentiels évoqués sont réalisés par des stimulations qui sont souvent « extérieures » à la tâche en cours, parfois non utiles pour la réalisation de cette tâche, et qui visent à évaluer « l'état » d'un canal sensoriel donné durant la planification ou la réalisation d'un mouvement. A l'inverse, dans les analyses fréquentielles, le signal cérébral recueilli n'est pas dépendant d'une stimulation extérieure à la tâche, mais correspond à l'activité cérébrale spontanée, induite et modulée par les caractéristiques de la tâche elle-même. Sur ce point là encore, nous postulons que ces deux méthodes d'analyses peuvent potentiellement conduire à des résultats et des interprétations différentes du fait de ces variations dans la nature des stimuli.

Chapitre XII Limites et perspectives de recherches

Nous pouvons établir un certain nombre de limitations à nos études, qu'il serait nécessaire de prendre en compte dans de futures investigations.

XII.1 Evaluation de l'état de réalignement des représentations spatiales

Tout d'abord, nous pouvons critiquer le fait, dans nos travaux, de ne pas avoir mesuré le niveau de réalignement spatial des participants en fin de session d'adaptation. Cette évaluation se fait par la mesure des erreurs consécutives, c'est-à-dire la mesure des écarts à la cible lors de la réalisation d'un mouvement volontaire en l'absence d'incongruence directement à la suite

d'un protocole d'adaptation à une situation d'incongruence (voir section II.2.2.3). Cette mesure nous aurait permis d'avoir une quantification formelle de l'état de réalignement des représentations spatiales des participants en fin de protocole, et ainsi éventuellement faire la part de l'influence de ce réalignement spatial et de celle des mécanismes de contrôle en ligne des erreurs de mouvement. Cependant, l'organisation de nos protocoles expérimentaux, et notamment ceux des études 2 et 3, n'étaient pas optimaux pour étudier les post-effets. Dans ces protocoles en effet, chaque essai comprenait des conditions alternées avec et sans incongruence, produisant une « annulation » à chaque essai de l'observation potentielle des erreurs consécutives.

XII.2 Adaptation effective

Lors de notre troisième étude, et comme discuté plus haut, nous n'avons pas mis en évidence d'effets spécifiques de l'adaptation effective à la situation d'incongruence. Il est tout à fait possible que la phase d'adaptation que nous avons proposée aux participants n'ait pas été optimale. Trois pistes sont ici possibles. Premièrement, la tâche était peut-être trop facile, induisant une adaptation trop rapide des participants et ainsi, une impossibilité pour nous de moyenner suffisamment d'essais (EEG) avec une performance homogène, et donc incluant des processus identiques pour chacune des 'bin'. Deuxièmement, malgré le fait que la performance des participants se soit rapidement améliorée, la tâche était peut-être trop difficile, la durée d'exposition étant alors trop courte. En effet, les phénomènes de réalignement des représentations spatiales, qui peuvent potentiellement être plus longs que le retour à une performance satisfaisante du fait de l'existence d'autres mécanismes d'adaptation (contrôle en ligne, recalibration stratégique), n'étaient peut-être pas achevés en fin d'expérience, ne permettant pas leur mise en évidence. Cette hypothèse est supportée par le fait que dans notre étude 3, les participants démontraient toujours un certain niveau d'erreur dans les derniers essais, après la phase d'adaptation. Enfin, la variabilité inter-sujet dans les phénomènes d'adaptation à la situation d'incongruence nous a peut-être également empêché de mettre en évidence des phénomènes spécifiques à l'adaptation à cette situation d'incongruence visuo-somatosensorielle. La construction d'un protocole expérimental qui autorise la mesure des erreurs consécutives devrait nous permettre de nous assurer de l'état d'adaptation des participants, et ce faisant, de corréler les mesures comportementales (performance et post-effet) et électroencéphalographiques individuelles.

XII.3 Investiguer les liens entre potentiels évoqués et analyses fréquentielles

Une manière d'investiguer plus en avant les liens entre potentiels évoqués et analyses fréquentielles dans nos travaux aurait été de faire une analyse en potentiels évoqués de nos deuxième et troisième études, c'est-à-dire de moyenner les différents segments du signal continu non décomposé en différentes fréquences, calées sur les évènements d'intérêt (déclenchement du mouvement et apparition de l'incongruence). En effet, ces études ne contiennent pas de stimulations non pertinentes pour la tâche (comme les flashs de notre première expérience). Les résultats pourraient potentiellement nous permettre de mettre à jour des modulations de l'activité évoquée qui seraient à même de nous éclairer sur les liens entre les deux approches méthodologiques (activité évoquée et décomposition fréquentielle).

XII.4 Analyses d'essais uniques

Le développement des techniques d'enregistrement et d'analyses des signaux EEG tend à introduire la possibilité d'obtenir des résultats neurophysiologiques au niveau d'essais uniques (e.g., Gleiss et Kayser, 2014). Cette méthode porte en elle des possibilités très prometteuses, notamment en ce qui concerne le lien qui pourrait être fait entre les signaux EEG et les résultats comportementaux. Il serait alors probable de pouvoir suivre de façon plus précise la dynamique temporelle des processus cérébraux. Egalement, nous pourrions tenter de corréler une signature électroencéphalographique avec un évènement particulier survenant durant l'exécution de mouvements en situation d'incongruence. Notamment, au cours des essais dans nos tâches de suivi de contours, les participants rencontraient des difficultés au moment des changements d'angles dans les directions à tracer sur la figure, et parfois lors de segments linéaires. Ils pouvaient ainsi rester un certain temps (plusieurs secondes voire plusieurs dizaines de secondes) sans trouver la direction correcte à suivre. Les analyses que nous avons effectuées, en moyennant les essais, atténuent probablement les effets observables au cours de ces comportements moteurs. L'analyse d'essais uniques permettrait de chercher les corrélats neuronaux de ces situations particulières.

Conclusion

L'ensemble du travail que nous avons présenté soutient l'existence de mécanismes de pondérations sensorielles induits par la situation d'incongruence entre la vision et la

somesthésie. Plus généralement, nos résultats soutiennent l'idée déjà avancée que notre système nerveux est en mesure de moduler localement son activité en fonction de la pertinence du traitement des informations pour répondre aux exigences imposées par le contexte.

Liste des publications

Lebar N, Bernier PM, Guillaume A, Mouchnino L, Blouin J. 2015. Neural correlates for task-relevant facilitation of visual inputs during visually-guided hand movements. Neuroimage. 121:39-50.

Blouin J, Saradjian AH, Lebar N, Guillaume A, Mouchnino L. 2014. Opposed optimal strategies of weighting somatosensory inputs for planning reaching movements toward visual and proprioceptive targets. J Neurophysiol. 112(9):2290-301.

Kaneko F, Blanchard C, Lebar N, Nazarian B, Kavounoudias A, Romaiguère P. 2015. Brain Regions Associated to a Kinesthetic Illusion Evoked by Watching a Video of One's Own Moving Hand. PLoS One. 10(8):e0131970.

Lebar N, Danna J, Moré S, Mouchnino L, Blouin J. On the neural basis of sensory weighting: Alpha, beta and gamma modulations during the online control of complex movements. Soumis.

Lebar N, Danna J, Moré S, Mouchnino L, Blouin J. Oscillatory modulations in the visual, somatosensory and posterior parietal cortices during sensorimotor learning. (en préparation)

Communications orales et affichées

Lebar N, Bernier PM, Guillaume A, Mouchnino L, Blouin J. 2013. Functional facilitation of visual inputs in extrastriate cortex during visual guidance of movements. Communication affichée. International Multisensory Research Forum. Jerusalem.

Lebar N, Bernier PM, Guillaume A, Mouchnino L, Blouin J. 2014. Neural correlates for task-relevant facilitation of visual inputs during visually-guided hand movements. Communication orale. Colloque Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé. Marseille.

Lebar N, Danna J, Moré S, Mouchnino L, Blouin J. 2014. Alpha and beta neural activity in the somatosensory and visual cortices when drawing under conflicting proprioceptive and visual inputs. Communication affichée. SFN. Washington DC.

Lebar N, Danna J, Moré S, Mouchnino L, Blouin J. 2015.Alpha neural activity in the somatosensory and visual cortices: effect of visual and proprioceptive incongruence during goal-directed hand movement. Communication orale. International Multisensory Research Forum. Pise.

Références bibliographiques

Adams M, Scarfe P, Glennerster A. 2015. Combining visual and proprioceptive cues to improve the discrimination of object location. J Vis. 15(12):864.

Adrian E, Matthews BHC. 1934. The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man. Brain. 4(57):355-385.

Alais D, Burr D. 2004. The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. Curr Biol. 14:257-262.

Algina J, Penfield RD, Keselman HJ. 2005a. An alternative to Cohen's standardized mean difference effect size: A robust parameter and confidence interval in the two independent groups case. Psychol Methods. 10:317-328.

Algina J, Penfield RD, Keselman HJ. 2005b. effects sizes and their intervals: the two-level repeated measures case. Educ psychol measur. 65(2):241-258.

Algina J, Penfield RD, Keselman HJ. 2006. Confidence interval coverage for Cohen's effect size statistic. Educ psychol measure. 66(9):945-960.

Alloway KD, Crist J, Mutic JJ, Roy SA. 1999. Corticostriatal projections from rat barrel cortex have an anisotropic organization that correlates with vibrissal whisking behavior. J Neurosci. 19(24):10908-22.

Alloway KD, Olson ML, Smith JB. 2008. Contralateral corticothalamic projections from MI whisker cortex: potential route for modulating hemispheric interactions. J Comp Neurol. 510(1):100-16.

Anderson KL, Ding M. 2011. Attentional modulation of the somatosensory mu rhythm. Neuroscience. 180:165-80.

Andersson SA, Landgren S, Wolsk D. 1966. The thalamic relay and cortical projection of group I muscle afferents from the forelimb of the cat. J Physiol. 183:576–591.

Andresen DR, Vinberg J, Grill-Spector K. 2009. The representation of object viewpoint in human visual cortex. Neuroimage. 45(2):522-536.

Angel RW, Malenka RG. 1982. Velocity-dependent suppression of cutaneous sensitivity during movement. Exp Neurol. 77: 266-274.

Angelaki DE, Cullen KE. 2008. Vestibular system: the many facets of a multimodal sense. Annu Rev Neurosci. 2008;31:125-50.

Angelaki DE, Gu Y DeAngelis GC. 2009. Multisensory integration: psychophysics, neurophysiology and computation. Curr Opin Neurobiol. 19(4):452-458.

Anguera JA, Russell CA, Noll DC, Seidler RD. 2007. Neural correlates associated with intermanual transfer of sensorimotor adaptation. Brain Research. 14:136–151.

Apps R, Atkins MJ, Garwicz M. 1997. Gating of cutaneous input to cerebellar climbing fibers during a reaching task in the cat. Journal of Physiology. 502:203-214.

Arbib MA. 1981. In Handbook of Physiology, Section I: The Nervous System, Vol. 2: Motor Control (ed. Brooks, W. B.) 1449–1480. Williams and Wilkins, Baltimore.

Asanuma K, Urushihara R, Nakamura K, Kitaoka K, Sei H, Morita Y, Kaji R. 2003. Premovement gating of somatosensory evoked potentials after tibial nerve stimulation. Neurorepor. 14(3):375-379.

Balslev D, Christensen LO, Lee JH, Law I, Paulson OB, Miall RC. 2004. Enhanced accuracy in novel mirror drawing after repetitive transcranial magnetic stimulation-induced proprioceptive deafferentation. J Neurosci. 24:9698-9702.

Balslev D, Cole J, Miall RC. 2007. Proprioceptive deafferentation slows down the processing of visual hand feedback. J Vis. 7(5):12.1–12.7.7.

Balslev D, Nielsen FA, Olaf B. Paulson OB, Law I. 2005. Right Temporoparietal Cortex Activation during Visuo-proprioceptive Conflict. Cerebral Cortex.15:166-169.

Barceló F, Suwazono S, Knight RT. 2000. Prefrontal modulation of visual processing in humans. Nat Neurosci. 3(4):399-403.

Bard C, Fleury M, Teasdale N, Paillard J, Nougier V. 1995. Contribution of proprioception for calibrating and updating the motor space. Can J Physiol Pharmacol. 73(2):246-54.

Basso MA, Uhlrich D, Bickford ME. 2005. Cortical function: a view from the thalamus. Neuron. 45(4):485-8.

Battaglia-Mayer A, Caminiti R, Lacquaniti F, Zago M. 2003. Multiple levels of representation of reaching in the parieto-frontal network. Cereb Cortex. 13:1009-1022.

Battaglia-Mayer A, Ferraina S, Genovesio A, Marconi B, Squatrito S, Molinari M, Lacquaniti F, Caminiti R. 2001. Eye-hand coordination during reaching. II. An analysis of the relationships between visuomanual signals in parietal cortex and parieto-frontal association projections. Cereb Cortex. 11: 528-544.

Bauer M, Kluge C, Bach D, Bradbury D, Heinze HJ, Dolan RJ, Driver J. 2012. Cholinergic enhancement of visual attention and neural oscillations in the human brain. Curr Biol. 22:397–402.

Baylor DA, Fuortes MGF, O'Brian PM. 1971 Receptive fields of cone in the retina of the turtle. J Physiol (Lond.). 214:265-294.

Baylor DA. 1987. Photoreceptor signals and vision. Proctor lecture. Invest Ophthalmol Vis Sci. 28(1):34-49.

Benjamini Y, Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerfull approach to multiple testing. J Roy Stat Soc. Series B (methodological). 57(1):289-300.

Benson DF, Greenberg JP. 1969. Visual form agnosia: A specific deficit in visual discrimination. Arch Neurol. 20:82–89.

Berger H. 1929 .Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. Archiv für. Psychiatrie und Nervenkrankheiten. 87: 527-570.

Bermudez P, Lerch JP, Evans AC, Zatorre RJ. 2009. Neuro anatomical correlates of musicianship as revealed by cortical thickness and voxel-based morphometry. Cereb Cortex. 19:1583–1596.

Bernier PM, Burle B, Vidal F, Hasbroucq T, Blouin J. 2009. Direct Evidence for Cortical Suppression of Somatosensory Afferents during Visuomotor Adaptation. Cereb Cortex. 19:2106-2113.

Bernier PM, Gauthier GM, Blouin J. 2007. Evidence for distinct, differentially adaptable sensorimotor transformations for reaches to visual and proprioceptive targets. J Neurophysiol. 98(3):1815-9.

Bernier PM, Grafton ST. 2010. Human posterior parietal cortex flexibly determines reference frames for reaching based on sensory context. Neuron. 68(4):776-88.

Besson M, Schon D, Moreno S, Santos A, Magne C. 2007. Influence of musical expertise and musical training on pitch processing in music and language. Restor NeurolNeurosci. 25:399-410.

Bhanpuri NH, Okamura AM, Bastian AJ. 2012. Active force perception depends on cerebellar function. J Neurophysiol. 107(6):1612-20.

Biederman, I. 1987. Recognition-by-components: A theory of human image understanding. Psychol Rev. 94(2):115–147.

Binkofski F, Buxbaum LJ. 2013. Two action systems in the human brain. Brain Lang. 127:222-229.

Blakemore SJ, Frith CD, Wolpert DM. 1999. Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. Journal of Cognitive Neuroscience, 11(5):551-559.

Blakemore SJ, Wolpert DM, Frith CD. 1998. Central cancellation of self-produced tickle sensation. Nat Neurosci. 1(7):635-40.

Blouin J, Bridgeman B, Teasdale N, Bard C, Fleury M. 1995. Visual stability with goal-directed eye and arm movements toward a target displaced during saccadic suppression. Psychol Res. 58:169-176.

Blouin J, Teasdale N, Bard C, Fleury M. 1993. Directional control of rapid arm movements: the role of the kinetic visual feedback system. Can J Exp Psychol. 47(4):678-96.

Blouin J. 2016. The Parameters of the Intended Movement Determine the Capacity to Correct the Forthcoming Movement. Motor Control. 20(2):149-153.

Bolton DA, Staines WR. 2011. Transient inhibition of the dorsolateral prefrontal cortex disrupts attention-based modulation of tactile stimuli at early stages of somatosensory processing. Neuropsychologia. 49(7):1928-37.

Borra E, Ichinohe N, Sato T, Tanifuji M, Rockland KS. 2010. Cortical connections to area TE in monkey: hybrid modular and distributed organization. Cereb Cortex. 20:257–270.

Botvinick M, Cohen J. 1998. Rubber hands 'feel' touch that eyes see. Nature. 391:6669-6756.

Boussaoud D, Bremmer F. 1999. Gaze effects in the cerebral cortex: reference frames for space coding and action. Exp Brain Res. 128:170-180.

Boussaoud D, Jouffrais C, Bremmer F. 1998. Eye position effects on the neuronal activity of dorsal premotor cortex in the macaque monkey. J Neurophysiol. 80:1132-1150.

Bouyer JJ, Montaron MF, Vahnée JM, Albert MP, Rougeul A. 1987. Anatomical localization of cortical beta rhythms in cat. Neurosci. 22:863–869.

Bowers JS, Davis CJ. 2012. Bayesian just-so stories in psychology and neuroscience. Psychol Bull. 138(3):389-414.

Brenner EM, Smeets JBJ. 1997. Fast responses of the human hand to changes in target position. J Mot Behav. 29:297–310.

Brincat SL, Connor CE. 2004. Underlying principles of visual shape selectivity in posterior inferotemporal cortex. Nat Neurosci. 7(8):880–886.

Brodmann K. 1909. Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde. Leipzig: Johann Ambrosius Barth.

Brooks V, Hilperath F, Brooks M, Ross HG, Freund HJ. 1995. Learning "what" and "how" in a human motor task. Learn Mem. 2:225–242.

Brown P, Salenius S, Rothwell JC, Hari R. (1998). Cortical correlate of the piper rhythm in humans J Neurophysiol. 80:2911–2917.

Brozzoli C, Cardinali L, Pavani F, Farnè A. 2009. Action-specific remapping of peripersonal space. Neuropsychologia. 2010. 48(3):796-802.

Brozzoli C, Gentile G, Ehrsson HH. 2012. That's near my hand! Parietal and premotor coding of hand-centered space contributes to localization and self-attribution of the hand. J Neurosci. 32(42):14573-82.

Brooks VB. 1986. The neural basis of motor control. New York, Oxford University press.

Buckner RL, Krienen FM, Castellanos A, Diaz JC, Yeo BT. 2011. The organization of the human cerebellum estimated by intrinsic functional connectivity J Neurophysiol. 106(5):2322–2345.

Bullier J, Hupé JM, James AC, Girard P. 2001. The role of feedback connections in shaping the responses of visual cortical neurons. J Cogn Neurosci. 5(4):408-435.

Bullier J. 1989. Les deux systèmes visuels: résurgences multiples d'une même idée. Médecine/science. 5: 575-84.

Buracas GT, Albright TD. 1996. Contribution of area MT to perception of three-dimensional shape: A computational study. Vision Research. 36(6):869–887.

Burbaud P, Doegle C, Gross C, Bioulac B. 1991. A quantitative study of neuronal discharge in area 5, 2, and 4 of the monkey during fast arm movements. J Neurophysiol. 66:429-443.

Burke D, Gandevia SC, Macefield G. 1988. Responses to passive movement of receptors in joint, skin and muscle of the human hand. J Physiol. 402:347-61.

Burton H, Abend NS, MacLeod AM, Sinclair RJ, Snyder AZ, Raichle ME. 1999. Tactile attention tasks enhance activation in somatosensory regions of parietal cortex: a positron emission tomography study. Cereb Cortex. 9(7):662-74.

Burton H. 1986. Second somatosensory cortex and related areas. In: Jones EG, Peters A, editors. Cerebral Cortex. New York: Plenum. p31-98.

Calvert GA. 2001. Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. Cereb Cortex. 11:1110–1123.

Caminiti R, Carducci F, Piervincenzi C, Battaglia-Mayer A, Confalone G, Visco-Comandini F, Pantano P, Innocenti GM. 2013. Diameter, length, speed, and conduction delay of callosal axons in macaque monkeys and humans: comparing data from histology and magnetic resonance imaging diffusion tractography. J Neurosci. 33(36):14501-11.

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

Caminiti R, Johnson PB, Urbano A. 1990. Making arm movements within different parts of space: dynamic aspects in the primate motor cortex. J Neurosci. 10:2039-2058.

Cappe C, Rouiller EM, Barone P. 2009. Multisensory anatomical pathways. Hear Res. 258(1-2):28-36.

Chao LL, Haxby JV, Martin A. 1999. Attribute-based neural substrates in temporal cortex for perceiving and knowing about objects. Nat Neurosci. 2:913–919.

Chapman CE, Bushnell MC, Miron D, Duncan GH, Lund JP. 1987. Sensory perception during movement in man. Exp Brain Res. 68(3):516-24.

Chawla D, Lumer ED, Friston KJ. 2000. Relating macroscopic measures of brain activity to fast, dynamic neural interactions. Neural Comput. 12:2805–2821.

Chawla D, Rees G, Friston KJ, 1999. The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. Nat Neurosci. 2:671–676.

Chelazzi L, Perlato A, Santandrea E, Della Libera C. 2013. Rewards teach visual selective attention. Vis Res. 85:58–72.

Chen Y, Martinez-Conde S, Macknik SL, Bereshpolova Y, Swadlow HA, Alonso JM. 2008. Task difficulty modulates the activity of specific neuronal populations in primary visual cortex. Nat Neurosci. 11(8):974-82.

Cheron G, Borenstein S. 1987. Specific gating of the early somatosensory evoked potentials during active movement. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 67(6):537-48.

Cheyne D, Gaetz W, Garnero L, Lachaux JP, Ducorps A, Schwartz D, Varela FJ. 2003. Neuromagnetic imaging of cortical oscillations accompanying tactile stimulation. Cogn Brain Res. 17:599–611.

Chua R, Elliott D. 1993. Visual regulation of manual aiming. Hum Mov Sci. 12(4):365–401.

Cian C, Esquivie D, Barraud PA, Raphel C. 1995. Respective contribution of orientation contrast and illusion of self- tilt to the rod-and-frame effect. Perception. 24:623–630.

Claxton G. 1975. Why can't we tickle ourselves? Percept Mot Skills. 41(1):335-8.

Cloutman LL. 2013. Interaction between dorsal and ventral processing streams: where, when and how? Brain Lang. 127:251-263.

Clower DM, Boussaoud D. 2000. Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. J Neurophysiol. 84(5):2703-8.

Clower DM, Hoffman JM, Votaw JR, Faber TL, Woods RP, Alexander GE. 1996. Role of posterior parietal cortex in the recalibration of visually guided reaching. Nature 383:618-621.

Coello Y, Danckert J, Blangero A, Rossetti Y. 2007. Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. Neuropsychologia. 45:1849–1858.

Cohen J. 1965. Some statistical issues in psychological research. In B. B. Wolman (Ed.) Handbook of clinical psychology (p.95-121). New York: Academic Press.

Cohen J. 1988. Statistical power analysis for the behavioral sciences. Routledge, Hillsdale, N.J., 2 edition.

Cohen LG, Starr A. 1987. Localization, timing and specificity of gating of somatosensory evoked potentials during active movement in man. Brain. 110(2):451-467.

Cohen MX. 2014. Analysing time series data. MIT press.

Condillac EB (de). 1754. Traité des sensations.

Cooper LN, Bear MF. 2012. The BCM theory of synapse modification at 30: interaction of theory with experiment. Nat Rev Neurosci. 13:798–810.

Coquery JM, Malcuit G, Coulmance M. 1971. Altérations de la perception d'un stimulus somesthésique durant un mouvement volontaire. C R Soc Biol-Paris. 165:1946-1951.

Corbetta M, Miezin FM, Dobmeyer S, Shulman GL, Petersen SE. 1990. Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. Science. 248(4962):1556-9.

Corbetta M, Miezin FM, Dobmeyer S, Shulman GL, Petersen SE. 1991. Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. J Neurosci. 11(8):2383-402.

Corbetta M, Miezin FM, Shulman GL, Petersen SE. 1993. A PET study of visuospatial attention. J Neurosci. 13:1202–1226.

Corbetta M, Shulman GL. 2002. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. Nat Rev Neurosci. 3(3):201-15.

Creem-Regehr SH, Lee JN. 2005. Neural representations of graspable objects: are tools specials? Cogn Brain Res. 22:457–469.

Critchley M. 1953. The parietal lobes. Hafner Press, New York.

Cui Y, Liu LD, Khawaja FA, Pack CC, Butts DA. 2013. Diverse suppressive influences in area MT and selectivity to complex motion features. Journal of Neuroscience. 33(42):16715–16728.

Culham JC, Brandt SA, Cavanagh P, Kanwisher NG, Dale AM, Tootell RB. 1998. Cortical fMRI activation produced by attentive tracking of moving targets. J. Neurophysiol. 80:2657–2670.

Cunningham H, Welch R. 1994. Multiple concurrent visual motor mappings: implications for models of adaptation. J Exp Psychol Hum Percept Perform. 20:987– 999.

Cybulska-Klosowicz A, Meftah el-M, Raby M, Lemieux ML, Chapman CE. 2011. A critical speed for gating of tactile detection during voluntary movement. Exp Brain Res. 210(2):291-301.

Dale AM, Liu AK, Fischl B, Buckner RL, Belliveau JW, Lewine JD, Halgren E. 2000. Dynamic statistical parametric mapping: combining fMRI and MEG to produce high-resolution spatiotemporal maps of cortical activity. Neuron 26:55-67.

Danion F, Sarlegna FR. 2007. Can the human brain predict the consequences of arm movement corrections when transporting an object? Hints from grip force adjustments. J Neurosci. 27:12839–12843.

Darvas F, pantazis D, Kucukaltun-Yildirim E, Leahy RM. 2004. Mapping human brain function with MEG and EEG: method and validation. Neuroimage. 23 suppl 1:289-299.

Davare M, Andres M, Clerget E, Thonnard JL, Olivier E. 2007. Temporal dissociation between hand shaping and grip force scaling in the anterior intraparietal area. J Neurosci. 27:3974-3980.

Davare M, Rothwell JC, Lemon RN. 2010. Causal connectivity between the human anterior intraparietal area and premotor cortex during grasp. Curr Biol. 20:176-181.

Davare M, Zénon A, Desmurget M, Olivier E. 2015. Dissociable contribution of the parietal and frontal cortex to coding movement direction and amplitude. Front Hum Neurosci. 9:1-12.

Davare M, Zénon A, Pourtois G, Desmurget M, Olivier E. 2012. Role of the medial part of the intraparietal sulcus in implementing movement direction. Cereb Cortex. 22:1382-1394.

De Santis L, Spierer L, Clarke S, Murray MM. 2007. Getting in touch: segregated somatosensory what and where pathways in humans revealed by electrical neuroimaging. Neuroimage. 37:890–903.

Deecke L, Kornhuber HH. 2003. Human freedom, reasoned will, and the brain: the Bereit-schaftspotential story. In: Jahanshahi M, Hallett M, editors. The Bereitschafts-potential. Movement-related cortical potentials. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p. 283–320.

Deecke L, Weinberg H, Brickett P. 1982. Magnetic fields of the human brain accompanying voluntary movement: Bereitschaftsmagnetfeld. Exp Brain Res.48:144–8.

Della Penna S, Torquati K, Pizzella V, Babiloni C, Franciotti R, Rossini PM, Romani GL. 2004. Temporal dynamics of alpha and beta rhythms in human SI and SII after galvanic median nerve stimulation. A MEG study. Neuroimage. 22(4):1438–1446.

Della-Maggiore V, Landi SM, Villalta JI. 2015. Sensorimotor adaptation: multiple forms of plasticity in motor circuits.Neuroscientist. 21(2):109-25.

Della-Maggiore V, McIntosh AR. 2005. Time Course of Changes in Brain Activity and Functional Connectivity Associated With Long-Term Adaptation to a Rotational Transformation. J Neurophysiol. 93: 2254–2262, 2005.

Deplancke A, Madelain L, Chauvin A, Cardoso-Leite P, Gorea A, Coello Y. 2010. Influence of near threshold visual distractors on perceptual detection and rechig movements. J Neurophysiol. 104(4):2249-2256.

Deplancke A, Madelain L, Gorea A, Coello Y. 2013. Perception-action dissociation depend on the luminance contrast of the stimuli. J Neurophysiol. 110(8):1974-1983.

Desimone R. 1991. Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. J Cog Neurosci. 3(1):1–8.

Desmedt JE, Robertson D. 1977. Differential enhancement of early and late components of the cerebral somatosensory evoked potentials during forced-paced cognitive tasks in man. J Physiol. 271:761–782.

Desmedt JE, Tomberg C. 1994. Transient phase-locking of 40 Hz electrical oscillations in prefrontal and parietal human cortex reflects the process of conscious somatic perception. Neurosci Lett 168:126–129.

Desmione R. 1991. Face selective cells in the temporal cortex of monkeys. J Cogn Neurosci. 3:1-8.

Desmurget M, Epstein CM, Turner RS, Prablanc C, Alexander GE, Grafton ST. 1999. Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. Nat Neurosci. 2(6):563–567.

Desmurget M, Gaveau V, Vindras P, Turner RS, Broussolle E, Thobois S. 2004. On-line motor control in patients with Parkinson's disease. Brain. 127:1755–1773.

Desmurget M, Grafton ST. 2000. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. Trends Cog Sci. 4:423–431.

Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C. 1997. Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. Exp Brain Res. 115:180–186.

Desmurget M, Rossetti Y, Prablanc C, Stelmach GE, Jeannerod, M. 1995a. Representation of hand position prior to movement and motor variability. Canadian Journal of Physiology and Pharmacology. 73:262–272.

Dewar R. 1971. Adaptation to displaced vision: variations on the 'prismatic shaping' technique. Percept Psychophy. 9:155-157.

Di Russo F, Stella A, Spitoni G, Strappini F, Sdoia S, Galati G, Hillyard SA, Spinelli D, Pitzalis S. 2012. Spatiotemporal brain mapping of spatial attention effects on pattern-reversal ERPs. Hum Brain Mapp. 33(6):1334-51.

Diamond ME, von Heimendahl M, Knutsen PM, Kleinfeld D, Ahissar E. 2008. 'Where' and 'what' in the whisker sensorimotor system. Nat Rev Neurosci. 9:601-612.

DiCarlo JJ, Zoccolan D, Rust NC. 2012. How does the brain solve visual object recognition? Neuron. 73:415–434.

Dimitriou M. 2016. Enhanced Muscle Afferent Signals during Motor Learning in Humans. Curr Biol. 26(8):1062-8.

Dionne JK, Meehan SK, Legon W, Staines WR. 2010. Cross-modal influences in somatosensory cortex: interaction of vision and touch. Hum Brain Mapp. 31:14–25.

Dionne JK, Meehan SK, Legon W, Staines WR. 2013. Cross-modal influences on early somatosensory processing: interaction of vision, touch, and task-relevance. Exp Brain Res. 226:503–512.

Distler C, Boussaoud D, Desimone R, Ungerleider LG. 1993. Cortical connections of inferior temporal area TEO in macaque monkeys J Comp Neurol. 334:125–150.

Dolezal H. 1982. Living in a world transformed. Perceptual and performatory adaptation to visual distorsion, New York, Academic Press.

Donoghue JP, Sanes JN, Hatsopoulos NG, Gaál G. 1998. Neural discharge and local field potential oscillations in primate motor cortex during voluntary movements. J Neurophysiol. 79:159–173.

Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. 1998. Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. J. Neurophysiol. 79:126–136.

Dyhre-Poulson P. 1978. Perception of tactile stimuli before ballistic and during tracking movements. In: Gordon G (ed.) Active touch. Pergamon Press, Oxford, pp 171-176.

Eccles JC. 1967. Circuits in the cerebellar control of movement. Proc Natl Acad Sci USA. 58:336-343.

Eckstein MP. 2011. Visual search: A retrospective. J Vis. 11(5):14.

Egner T, Hirsch J. 2005. Cognitive control mechanisms resolve conflict through cortical amplification of task-relevant information. Nat Neurosci. 8(12):1784-90.

Eickhoff SB, Jbabdi S, Caspers S, Laird AR, Fox PT, Zilles K, Behrens EJ. 2010. Anatomical and functional connectivity of cytoarchitectonic areas within the human parietal operculum. J Neurosci. 30(18):6409-6421.

Elliott D, Carson RG, Goodman D, Chua R. 1991. Discrete vs continuous visual control of manual aiming. Hum Mov Sci. 10:393–418.

Elliott D, Chua, R, Pollock B J, Lyon, J. 1995. Optimizing the Use of Vision in Manual Aiming: - The Role of Practice. Q J Exp Psychol A. 48(1):72–83.

Elliott D, Helsen WF, Chua R. 2001. A century later: Woodworth's (1899) two-component model of goal-directed aiming. Psychol Bull. 127:342–357.

Engel J Jr, da Silva FL. 2012. High-frequency oscillations - where we are and where we need to go. Prog Neurobiol. 98(3):316-8.

Erdler M, Beisteiner R, Mayer D, Kaindl T, Edward V, Windischberger C. 2000. Supplementary motor area activation preceding voluntary movement is detectable with a whole-scalp magnetoencephalography system. NeuroImage. 11:697–707.

Ergenoglu T, Demiralp T, Bayraktaroglu Z, Ergen M, Beydagi H, Uresin Y. 2004. Alpha rhythm of the EEG modulates visual detection performance in humans. Cogn Brain Res. 20:376 –383.

Erisir A, Van Horn SC, Sherman SM. 1997. Relative numbers of cortical and brainstem inputs to the lateral geniculate nucleus. Proc Natl Acad Sci USA. 94:1517–1520.

Ernst MO, Banks MS, Bulthoff HH. 2000. Touch can change visual slant perception. Nat Neurosci. 3:69-73.

Ernst MO, Banks MS. 2002. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. Nature. 415(6870): 429-433.

Ernst MO, Bulthoff HH. 2004. Merging the senses into a robust percept. Trends Cogn Sci. 8:162–169.

Ernst ZR, Boynton GM, Jazayeri M. 2013.The spread of attention across features of a surface. J Neurophysiol. 110: 2426-2439.

Fautrelle L, Prablanc C, Berret B, Ballay Y, Bonnetblanc F. 2010. Pointing to double-step visual stimuli from a standing position: Very short latency (express) corrections are observed in upper and lower limbs and may not require cortical involvement. Neuroscience, 169, 697–705.

Felleman DJ, Van Essen DC. 1991. Distributed Hierarchical processing in the primate cerebral cortex. Cereb Cortex. 1:1-47.

Ferrera VP, Rudolph KK, Maunsell JH. 1994. Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task. J Neurosci. 14(10):6171-86.

Flanagan JR, Nakano E, Imamizu H, Osu R, Yoshioka T, Kawato M. 1999. Composition and decomposition of internal models in motor learning under altered kinematic and dynamic environments. J Neurosci. 19:1-5.

Flanagan JR, Rao AK. 1995. Trajectory adaptation to a nonlinear visuomotor transformation: evidence of motion planning in visually perceived space. J Neurophysiol. 74:2174–2178.

Florence SL, Taub HB, Kaas JH. 1998. Large-scale sprouting of cortical connections after peripheral injury in adult macaque monkeys. Science. 282:1117–1121.

Forss N, Jousmäki V. 1998. Sensorimotor integration in human primary and secondary somatosensory cortices. Brain Res. 781:259-67.

Forster B, Eimer M. 2004. The attentional selection of spatial and non-spatial attributes in touch: ERP evidence for parallel and independent processes. Biol Psychol. 66:1–20.

Foxe JJ, Morocz IA, Murray MM. Higgins BA, Javitt DC, Schroeder CE. 2000. Multisensory auditory-somatosensory interactions in early cortical processing revealed by high-density electrical mapping. Brain Res Cogn Brain Res. 10:77–83.

Foxe JJ, Wylie GR, Martinez A, Schroeder CE, Javitt DC, Guilfoyle D. 2002. Auditory-somatosensory multisensory processing in auditory association cortex: an fMRI study. J Neurophysiol. 88:540–543.

Franklin DW, Wolpert DM. 2008. Specificity of reflex adaptation for task relevant variability. J Neurosci. 28:14165–14175.

Frey HP, Schmid AM, Murphy JW, Molholm S, Lalor EC, Foxe JJ. 2014. Modulation of early cortical processing during divided attention to non-contiguous locations. Eur J Neurosci. 39(9):1499-507.

Friedlander MJ, Lin CS, Stanford LR, Sherman SM. 1981. Morphology of functionally identified neurons in lateral geniculate nucleus of the cat. J Neurophysiol. 46:80–129.

Friedman DP, Jones EG. 1981. Thalamic input to areas 3a and 2 in monkeys. J Neurophysiol. 45:59–85.

Fries P, Reynolds JH, Rorie AE, Desimone R, 2001. Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. Science 291:1560–1563.

Fries P, Womelsdorf T, Oostenveld R, Desimone R, 2008. The effects of visualstimulation and selective visual attention on rhythmic neuronal synchronization in macaque area V4. J Neurosci. 28:4823–4835.

Fries P. 2009. Neural gamma-band synchronization as a fundamental process in cortical computation. Ann Rev Neurosci. 32:209-224.

Fuchs S, Thorwesten L, Niewerth S. 1999. Proprioceptive function in knees with and without total knee arthroplasty. Am J Phys Med Rehabil. 78(1):39-45.

Fujioka T, Trainor LJ, Ross B, Kakigi R, Pantev C. 2004. Musical training enhances auto- matic encoding of melodic contour and interval structure. J Cogn Neurosci. 16:1010-1021.

Galati G, Committeri G, Sanes JN, Pizzamiglio L. 2001. Spatial coding of visual and somatic sensory information in body-centered coordinates. E J Neurosci. 14:737–746.

Galati G, Lobel E, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D, Vallar G. 2000. The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. Exp Brain Res.133:156–164

Galati G1, Pelle G, Berthoz A, Committeri G. 2010. Multiple reference frames used by the human brain for spatial perception and memory. Exp Brain Res. 206(2):109-20.

Gallant J L, Connor CE, Rakshit S, Lewis JW, VanEssen DC. 1996. Neural responses to polar, hyperbolic, and Cartesian gratings in area V4 of the macaque monkey. J Neurophysiol. 76(4):2718–2739.

Gallant JL, Braun J, Vanessen DC. 1993. Selectivity for polar, hyperbolic, and cartesian gratings in macaque visual-cortex. Science. 259(5091):100–103.

Gandhi SP, Heeger DJ, Boynton GM. 1999. Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex. Proc Natl Acad Sci U S A. 96(6):3314-9.

Garcia-Larrea L, Lukaszewicz AC, Mauguiere F. 1995. Somatosensory responses during selective spatial attention: the N120-to-N140 transition. Psychophysiol. 32:526–537.

Garland HT, Angel RW. 1974. Modulation of tactile sensitivity during movement. Neurology NY. 24:361.

Gautama T, Van Hulle MM. 2001. Function of center-surround antagonism for motion in visual area MT/V5: A modeling study. Vision Research. 41(28):3917–3930.

Gauthier GM, Mussa Ivaldi F. 1988. Oculo-manual tracking of visual targets in monkey: role of the arm afferent information in the control of arm and eye movements. Exp Brain Res. 73:138–154.

Gauthier GM, Robinson DA. 1975. Adaptation of the human vestibule-ocular reflex to magnifying lenses. Brain Res. 92(2):331-5.

Gentili RJ, Bradberry TJ, Bradley D, Hatfield BD, Contreras-Vidal JL. 2008. A new generation of non-invasive biomarkers of cognitive-motor states with application to smart brain-computer interfaces. 16th European Signal Processing Conference, Lausanne, Switzerland.

Gentili RJ, Bradberry TJ, Oh H, Hatfield BD, Contreras-Vidal JL. 2011. Cerebral cortical dynamics during visuomotor transformation: adaptation to a cognitive-motor executive challenge. Psychophysiology. 48(6):813-24.

Gentilucci M, Chieffi S, Daprati E, Saetti MC, Toni I. 1996. Visual illusion and action. Neuropsychologia. 34:369-376.

Georgopoulos AP1, Carpenter AF. 2015. Coding of movements in the motor cortex. Curr Opin Neurobiol. 33:34-9.

Ghazanfar AA, Chandrasekaran C, Logothetis NK. 2008. Interactions between the superior temporal sulcus and auditory cortex mediate dynamic face/voice integration in rhesus monkeys. J Neurosci 28:4457-4469.

Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF. 1995. Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. J Neurophysiol. 73:361–372.

Ghez C, Krakauer JW, Sainburg RL, Ghilardi MF. 2000. Spatial representations and internal models of limb dynamics in motor learning. In Gazzaniga MS (ed.), The new cognitive neurosciences, second edition, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, London, England.

Giard MH, Peronnet F. 1999. Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. J Cogn Neurosci. 11:473–490.

Gibson JJ. 1977. The theory of affordances. In: Shaw, Robert, Bransford, John (Eds.), Perceiving, Acting, and Knowing.

Gilbert CD, Sigman M. 2007. Brain states: top-down influences in sensory processing. Neuron 54:677–696.

Girard P. 1995. Bases anatomo-physiologiques de la vision résiduelle après lésion de l'aire visuelle primaire. Revue neurologique. 151(8-9):457-465.

Gitelman DR, Nobre AC, Parrish TB, LaBar KS, Kim YH, Meyer JR, Mesulam M. 1999. A large-scale distributed network for covert spatial attention: further anatomical delineation based on stringent behavioural and cognitive controls. Brain. 122:1093–1106.

Gleiss S, Kayser C. 2014. Oscillatory mechanisms underlying the enhancement of visual motion perception by multisensory congruency. Neuropsychologia. 53:84–93.

Golomer E, Cremieux J, Dupui P, Isableu B, Ohlmann T. 1999. Visual contribution to self-induced body sway frequencies and visual perception of male professional dancers. Neurosci Lett. 267:189–192.

Goodale MA, Milner AD, Jakobson LS, Carey DP. 1991. A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. Nature. 349:154–156.

Goodale MA, Milner AD. 1992. Separate visual pathways for perception and action. Trends in Neurosciences. 15(1):20–25.

Goodale MA, Pélisson D, Prablanc C. 1986. Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand and perception of target displacement. Nature. 320:748–750.

Goodale MA. 2011. Transforming vision into action. Vis Res. 51:1567-1587.

Grafton ST. 2010. The cognitive neuroscience of prehension: recent developments. Exp Brain Res. 204:475-491.

Gramfort A, Papadopoulo T, Olivi E, Clerc M. 2010. OpenMEEG: open source software for quasistatic bioelectromagnetics. Biomed Eng Online 9:45.

Graydon FX, Friston KJ, Thomas CG, Brooks VB, Menon RS. 2005. Learning-related fMRI activation associated with a rotational visuo-motor transformation. Cognitive Brain Research, 22, 373–383.

Graziano MS, Cooke DF, Taylor CS. 2000. Coding the location of the arm by sight. Science. 290:1782-1786.

Graziano MSA, Botvinick MM. 1999. How the brain represents the body: Insights from neurophysiology and psychology. In D. Gopher & A. Koriat (Eds.), Attention and performance XVII—Cognitive regulation of performance interaction of theory and application. pp. 136–157.

Gregoriou GG, Rossi AF, Ungerleider LG, Desmione R. 2014. Lesion of prefrontal cortex reduce attentional modulation of neuronal responses and synchrony in V4. Nat Neurosci. 17:1003–1011.

Gribble PL, Scott SH. 2002. Overlap of internal models in motor cortex for mechanical loads during reaching. Nature 417: 938-841.

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

Groh A, Bokor H, Mease RA, Plattner VM, Hangya B, Stroh A, Deschenes M, Acsády L. 2014. Convergence of cortical and sensory driver inputs on single thalamo-cortical cells. Cereb Cortex. 24(12):3167-79.

Gross CG, Rocha-Miranda CE, Bender DB. 1972. Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. J Neurophysiol. 35:96-111.

Gross CG. 1992. Representation of visual-stimuli in inferior temporal cortex. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. 335(1273):3–10.

Gruber T, Müller MM, Keil A, Elbert T, 1999. Selective visual-spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG. Clin Neurophysiol. 110:2074–2085.

Guérit JM. 1991. Les potentiels évoqués. Masson, Paris.

Guerraz M, Poquin D, Ohlmann T. 1998. The role of head-centric spatial reference with a static and kinetic visual disturbance. Percept Psychophys. 60(2):287–295.

Guest S, Spence C. 2003. What role does multisensory integration play in the visuo-tactile perception of texture? Int J Psychophysiol. 50:63-80.

Habas C, Kamdar N, Nguyen D, Prater K, Beckmann CF, Menon V, Greicius MD. 2009. Distinct cerebellar contributions to intrinsic connectivity networks. J Neurosci. 29:8586–8594.

Haegens S, Händel BF, Jensen O. 2011. Top-down controlled alpha band activity in somatosensory areas determines behavioral performance in a discrimination task. J Neurosci. 31(14):5197-204.

Haenny PE, Schiller PH. 1988. State dependent activity in monkey visual cortex. I. Single cell activity in V1 and V4 on visual tasks. Exp Brain Res. 69(2):225-44.

Haggard P, Whitford B. 2004. Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression. Cognitive Brain Research. 19(1):52-58.

Hamos JE, Van Horn SC, Raczkowski D, Sherman SM. 1987. Synaptic circuits involving an individual retinogeniculate axon in the cat. J Comp Neurol. 259:165–192.

Hanslmayr S, Aslan A, Staudigl T, Klimesch W, Herrmann CS, Bäuml KH. 2007. Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. Neuroimage. 37:1465–1473.

Hari R, Forss N. 1999. Magnetoencephalography in the study of human somatosensory cortical processing. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 354(1387):1145-54.

Harris CS. 1963. Adaptation to displaced vision: visual, motor or proprioceptive change? Science. 140:812-813.

Hatfield BD, Haufler AJ, Hung TM, Spalding TW. 2004. Electroencephalographic studies of skilled psychomotor performance. J Clin Neurophysiol. 21(3):144-56.

Hatfield BD, Hillman CH. 2001. The psychophysiology of sport: a mechanistic understanding of the psychology of superior performance. In: Singer RN, Hausenblas CH, Janelle CM, eds. Handbook of sport psychology.2nd ed. New York: John Wiley & Sons 362–386.

Haufler AJ, Spalding TW, Santa Maria DL, Hatfield BD. 2000. Neuro-cognitive activity during a self-paced visuospatial task: comparative EEG profiles in marksmen and novice shooters. Biol Psychol. 53(2-3):131-60.

Hay JC, Pick HL, Ikeda K. 1965. Visual capture produced by prism spectacles. Psychonomic Science. 2:215-216.

Head H, Holmes G. 1911. Sensory disturbances from cerebral lesions. Brain. 34:102–254.

Heinze HJ, Luck SJ, Münte TF, Gös A, Mangun GR, Hillyard SA. 1994. Attention to adjacent and separate positions in space: an electrophysiological analysis. Percept Psychophys. 56(1):42-52.

Helbig HB, Ernst MO. 2007. Optimal integration of shape information from vision and touch. Exp.Brain Res. 179:595-606.

Held R, Hein A. 1963. Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. J Comp Physiol Psychol. 56:872-6.

Helmholtz H. Treatise on Physiological Optics. 1962. Vol. 3. New York: Dover; 1867/1962. English translation by J P C Southall for the Optical Society of America (1925) from the 3rd German edition of Handbuch der physiologischen Optik (first published in 1867, Leipzig: Voss.

Heywood CA, Cowey A. 1987. On the role of cortical area V4 in the discrimination of hue and pattern in macaque monkeys. J Neurosci. 7(9):2601–2617.

Heywood CA, Gadotti A, Cowey A. 1992. Cortical area V4 and its role in the perception of color. J Neurosci. 12(10):4056–4065.

Hinkley LB, Krubitzer LA, Nagarajan SS, Disbrow EA. 2007. Sensorimotor integration in S2, PV, and parietal rostroventral areas of the human sylvian fissure. J Neurophysiol. 97(2):1288-1297.

Hjorth, B. 1975. An on-line transformation of EEG scalp potentials into orthogonal source derivations. Electroenceph clin neurophysiol. 39:526-530.

Hock HS, Nichols DF. 2013. The perception of object versus objectless motion. Atten Percept Psychophys. 75:726–737.

Hoffmann S, Falkenstein M. 2008. The correction of eyes blink artefacts in the EEG: a comparison of two prominent methods. PLoS ONE. 3(8):e3004.

Hogendoorn H, Kammers MP, Carlson TA, Verstraten FA. 2009. Being in the dark about your hand: resolution of visuo-proprioceptive conflict by disowning visible limbs. Neuropsychologia. 47(13):2698-703.

Holmes G. 1918a. Disturbances of vision by cerebral lesions. Br J Ophthalmol. 2:353-84.

Holmes G. 1945. The representation of the visual field in human striate cortex. Proceed Roy Soc London B. 132:348-361.

Holmes NP, Spence C. 2004. The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space. Cogn Process.5(2):94-105.

Honeycutt CF, Kharouta M, Perreault EJ. 2013. Evidence for réticulo-spinal contributions to coordinated finger movements in humans. J Neurophysiol. 110(7):1476-83.

Hoogland PV, Welker E, Van der Loos H. 1987. Organization of the projections from barrel cortex to thalamus in mice studied with Phaseolus vulgaris-leucoagglutinin and HRP. Exp Brain Res. 68(1):73-87.

Hoshi E, Tanji J. 2006. Differential involvement of neurons in the dorsal and ventral premotor cortex during processing of visual signals for action planning. J Neurophysiol. 95:3596-3616.

Howard IP, Anstis T, Lucia HC. 1974. The relative lability of mobile and stationary components in a visual-motor adaptation task. Quart J Exp Psychol. 26:293–300.

Hsiao SS, O'Shaughnessy DM, Johnson KO. 1993. Effects of selective attention on spatial form processing in monkey primary and secondary somatosensory cortex. J Neurophysiol. 70:444–447.

Hubel DH, Wiesel TN. 1962. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. J Physiol. 160:106–154.

Hubel DH, Wiesel TN. 1968. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. J Phyiol. 195:215:243.

Huteau M. 1987. Style cognitif et personnalité : la dépendance-indépendance à l'égard du champ. (Presse Universitaire de Lille ed.).

Huttunen J, Wikström H, Korvenoja A, Seppäläinen A-M, Aronen H, Ilmoniemi RJ. Significance of the second somatosensory cortex in sensorimotor integration: Enhancement of sensory responses during finger movements. Neuroreport. 7:1009-12.

Imamizu H, Miyauchi S, Tamada T, Sasaki Y, Takino R, Putz B. 2000. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. Nature. 403:192–195.

Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Koyama M, Sugiura M, Ito M, Fukuda H. 1998. PET study of pointing with visual feedback of moving hands. J Neurophysiol 79:117-125.

Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Sugiura M, Ito M, Fukuda H. 1997. Activity in the parietal area during visuomotor learning with optical rotation. Neuroreport. 8(18):3979-83.

Inouye T. 1909. Die Sehstörungen bei Schussverletzungen der kortikalen Sehsphäre nach Beobachtungen an Verwundeten der letzten japanischen Kriege.

Isableu B, Ohlmann T, Cremieux J, Amblard B. 1997. Selection of spatial frame of reference and postural control variability. Exp Brain Res. 114:584–589.

Ishii Y, Tojo T, Terajima K, Terashima S, Bechtold JE. 1999. Intracapsular components do not change hip proprioception. J Bone Joint Surg Br. 81(2):345-8.

Ito M, Gilbert CD. 1999. Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys. Neuron. 22:593–604.

Izawa J, Shadmehr R. 2008. On-line processing of uncertain information in visuomotor control. J Neurosci. 28:11360–11368.

Jacquin MF, Chiaia NL, Haring JH, Rhoades RW. 1990. Intersubnuclear connections within the rat trigeminal brainstem complex. Somatosens Mot Res. 7(4):399-420.

Jain N, Qi HX, Collins CE, Kaas JH. 2008. Large-scale reorganization in the somatosensory cortex and thalamus after sensory loss in macaque monkeys. J Neurosci.28:11042–11060.

James TW, Kim S. 2010. Dorsal and ventral cortical pathways for visuo-haptic shape integration revealed using fMRI. In Multisensory Object Perception in the Primate Brain. In: Naumer, S.M. and Kaiser, J., Eds. Springer, New York.

Jasper HH, Penfield W. 1949. Electrocorticograms in man: effect of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus. Arch Psych. 183:163–173.

Jeannerod M, Decety J, Michel F. 1994. Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. Neuropsychologia. 32(4):369-80.

Jeannerod M, Joseph JP. 1988. Le codage des mouvements volontaires par le cortex cérébral. Medecine et sciences. 8:484-491.

Jeannerod M, Prablanc C. 1983. The visual control of reaching movements, In Desmedt JE (ed.), Motor control mechanism in man. New York, Raven Press. P. 13-29.

Jeannerod M. 1988. The Neural and Behavioural Organization of Goal-Directed Movements. Motor Control: Concepts and Issues. Wiley, New York.

Jeannerod M. 1991. The interaction between visual and proprioceptive cues in controlling reaching movements, In Humphrey DR and Freund, Motor control: concepts and issues. John Wiley and Sons Ltd, p. 277-291.

Jenkins WM1, Merzenich MM, Ochs MT, Allard T, Guíc-Robles E. 1990. Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owl monkeys after behaviorally controlled tactile stimulation. J Neurophysiol. 63(1):82-104.

Johansen-Berg H, Christensen V, Woolrich M, Matthews PM. 2000. Attention to touch modulates activity in both primary and secondary somatosensory areas. NeuroReport. 11:1237–1241.

Johnson KO, Lamb GD. 1981. Neural mechanisms of spatial tactile discrimination: neural patterns evoked by braille-like dot patterns in the monkey. J Physiol. 310:117-44.

Jones EG, Friedman DP, Hendry SH. 1982. Thalamic basis of place and modality-specific columns in monkey somatosensory cortex: a correlative anatomical and physiological study. J Neurophysiol. 48:545–568.

Jones EG, Powell TPS. 1969. Connexions of the somatic sensory cortex of the rhesus monkey. 1. Ipsilateral connexions. Brain. 92:477-502.

Jones KE, Wessberg J, Vallbo A. 2001. Proprioceptive feedback is reduced during adaptation to a visuomotor transformation: preliminary findings. Neuroreport. 12(18):4029-33.

Jones M Love BC. 2011. Bayesian Fundamentalism or Enlightement? On the explanatory status and theoretical contributions ofBayesian models of cognition. Behav Brain Sci. 34(4):2011, 169-88.

Josiassen RC, Shagass C, Roemer RA, Slepner S, Czartorysky B. 1990. Early cognitive components of somatosensory event-related potentials. Int J Psychophysiol. 9:139–149.

Jung T, Makeig S, McKeown, M, Bell A, Lee T, Sejnowski T. 2001. Imaging brain dynamics using independent composant analysis. Proc IEEE. 89 (7):1107-1122.

Kaas JH, Collins CE. 2003. Anatomic and functional reorganization of somatosensory cortex in mature primates after peripheral nerve and spinal cord injury. Adv Neurol. 93:87-95.

Kaas JH, Krubitzer LA. 1991. Neuroanatomy of Visual Pathways and their Retinotopic Organization. In B. Dreher and S. R.Robinson, Eds. (Macmillan, London, 1991), pp. 302-359.

Kaas JH. 1993. The functional organization of somatosensory cortex in primates. Ann Anat. 175(6):509-18.

Kaji R. 2001. Basal ganglia as a sensory gating devise for motor control. J Med Invest. 48:142-146.

Kakei S, Hoffman DS, Strick P. 2001. Direction of action is represented in ventral premotor cortex. Nature Neurosci. 10:1020-1025.

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

Kasai T, Morotomi T, Katayama J. 2003. Attending to a location in three-dimensional space modulates early ERPs. Cog Brain Res. 17(2):273–285.

Kastner S, Pinsk MA, De Weerd P, Desimone R, Ungerleider LG. 1999. Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. Neuron. 22(4):751-61.

Kastner S, Ungerleider LG. 2000. Mechanisms of visual attention in the human cortex. Annu Rev Neurosci. 23:315-341.

Kayser C, Petkov CI, Augath M, Logothetis NK. 2007. Functional imaging reveals visual modulation of specific fields in auditory cortex. J Neurosci. 27:1824-1835.

Keele SW, Posner MI. 1968. Processing of visual feedback in rapid movements. J Exp Psychol. 77(1):155–158.

Keele SW. 1981. In Handbook of Physiology, Section 1: The Nervous System. Vol 2: Motor Control (ed. Brooks, W. B.) 1391–1414. Williams and Wilkins, Baltimore.

Keller CJ, Honey CJ, Mégevand P, Entz L, Ulbert I, Mehta AD. 2014. Mapping human brain networks with cortico-cortical evoked potentials. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 5:369(1653).

Kelly SP, Gomez-Ramirez M, Foxe JJ. 2008. Spatial attention modulates initial afferent activity in human primary visual cortex. Cereb Cortex. 18(11):2629-36.

Kelso JA. 1977. Motor control mechanisms underlying human movement reproduction. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance. 3(4):529.

Kida T, Nishihira Y, Wasaka T, Sakajiri Y, Tazoe T. 2004. Differential modulation of the short- and long-latency somatosensory evoked potentials in a forewarned reaction time task. Clin Neurophysiol. 115(10):2223-30.

Kida T, Wasaka T, Inui K, Akatsuka K, Nakata H, Kakigi R. 2006. Centrifugal regulation of human cortical responses to a task-relevant somatosensory signal triggering voluntary movement. Neuroimage. 32(3):1355-64.

Kilavik BE, Zaepffel M, Brovelli A, MacKay WA, Riehle A. 2013. The ups and downs of β oscillations in sensorimotor cortex. Exp Neurol. 245:15-26.

Klimesch W, Anderson P, Hanslmayr S. 2007. EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. Brain Res Rev. 53(1):63–88.

Kluzik JA, Diedrichsen J, Shadmehr R, Bastian AJ. 2008. Reach adaptation: What determines whether we learn an internal model of the tool or adapt the model of our arm? J Neurophysiol. 100:1455–1464.

Knecht S, Kunesch E, Buchner H, Freund HJ. 1993. Facilitation of somatosensory evoked potentials by exploratory finger movements. Exp. Brain Res. 95: 330–338.

Knight RT, Staines WR, Swick D, Chao LL. 1999. Prefrontal cortex regulates inhibition and excitation in distributed neural networks. Acta Psychologica. 101:159–178.

Knill DC, Pouget A. 2004. The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. Trends Neurosci. 27:712-719.

Koelewijn L1, Rich AN, Muthukumaraswamy SD, Singh KD. 2013. Spatial attention increases high-frequency gamma synchronisation in human medial visual cortex. Neuroimage. 79:295-303.

Koga K. 1988. Method for transforming the human vision, In Dizorganisation and and reconstruction of the visual world under altered vision. Nagoya, Chukyo Daigaku, p. 245-273.

Kothari R, Bokariya P, Singh S, Singh R. 2016. A Comprehensive Review on Methodologies Employed for Visual Evoked Potentials. Scientifica (Cairo). 2016:9852194.

Kourtis D, Sebanz N, Knoblich G. 2012. EEG correlates of Fitts's law during preparation for action. Psychol Res. 76(4):514–524.

Kourtzi Z, Kanwisher N. 2000. Activation in human MT/MST by static images with implied motion. J Cogn Neurosci. 12:48–55.

Krakauer JW, Ghilardi MF, Mentis M, Barnes A, Veytsman M, Eidelberg D, Ghez C. 2003. Differential cortical and subcortical activations in learning rotations and gains for reaching: a PET study. J Neurophysiol. 91(2):924-33.

Krakauer JW, Pine ZM, Ghilardi MF, Ghez C. 2000. Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. J Neurosci. 20(23):8916-24.

Krause MR, Pack CC. Contextual modulation and stimulus selectivity in extrastriate cortex

Kravitz DJ, Saleem KS, Baker CI, Mishkin MA. 2011. New neural framework for visuospatial processing. Nat Rev Neurosci. 12:217–230.

Krebber M, Harwood J, Spitzer B, Keil J, Senkowski D. 2015. Visuotactile motion congruence enhances gamma-band activity in visual and somatosensory cortices. Neuroimage. 117:160-9.

Krienen FM, Buckner RL. 2009. Segregated fronto-cerebellar circuits revealed by intrinsic functional connectivity. Cereb Cortex. 19:2485–2497.

Krigolson OE, Cheng D, Binsted G. 2015. The role of visual processing in motor learning and control: Insights from electroencephalography. Vis Res. 110(B):277-85.

Krigolson OE, Holroyd CB. 2007. Predictive information and error processing: the role of medial-frontal cortex during motor control. Psychophysiology. 44(4):586-95.

Kunz BR, Creem-Regehr SH, Thompson WB. 2010. Visual capture influences body-based indications of visual extent. Exp Brain Res. 207(3-4):259-268.

Kybic J, Clerc M, Abboud T, Faugeras O, Keriven R, Papadopoulo T. 2005. A common formalism for the integral formulations of the forward EEG problem. IEEE trans Med Imaging. 24(1):12-28.

Lackner JR, Taublieb AB. 1984. Influence of vision on vibration-induced illusions of limb movement. Exp Neurol. 85(1):97-106.

Lacquaniti F, Guigon E, Bianchi L, Ferraina S, Caminiti R. 1995. Representing spatial information for limb movement: the role of area 5 in the monkey. Cereb Cortex. 5: 391-409.

Lajoie Y, Paillard J, Teasdale N, Bard C, Fleury M, Forget R, Lamarre Y. 1992. Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects: visuoproprioceptive conflict. Neurology. 42(5):1104-6.

Lamme VA, Roelfsema PR. 2000. The distinct mode of vision offered by feedforward and recurent processing. Trend Neurosci. 23(11):571-579.

Lamme VA. 1995. The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. J Neurosci. 15:1605–1615.

Lang W, Cheyne D, Kristeva R, Beisteiner R, Lindinger G, Deecke L. 1991. Threedimensional localization of SMA activity preceding voluntary movement. A study of electric and magnetic fields in a patient with infarction of the right supplementary motor area. Exp Brain Res. 87:688–95.

Lederman SJ, Thorne G, Jones B. 1986. Perception of texture by vision and touch: multidimensionality and intersensory integration. Exp Psychol Hum Percept Perform. 12:169-180.

Lee SH, Kim DE, Song EC, Roh JK. 2001. Sensory dermatomal representation in the medial lemniscus. Arch Neurol. 58(4):649-51.

Lewis JW, Van Essen DC. 2000. Cortico-cortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey. J Comp Neurol. 428:112–137.

Limanowski J, Blankenburg F. 2016. Integration of Visual and Proprioceptive Limb Position Information in Human Posterior Parietal, Premotor, and Extrastriate Cortex. J Neurosci. 36(9):2582-2589.

Lin YY, Forss N. 2002. Functional characterization of human second somatosensory cortex by magnetoencephalography. Behav Brain Res. 135(1-2):141-5.

Lin Y-Y, Simões C, Forss N, Hari R. 2000. Differential effects of muscle contraction from various body parts on neuromagnetic somatosensory responses. Neuroimage. 11:334-40.

Liu J, Newsome WT. 2005. Correlation between speed perception and neural activity in the middle temporal visual area. J Neurosci. 25:711–722.

Loffler G. 2008. Perception of contours and shapes: low and intermediate stage mechanisms. Vision Research 48 (2008) 2106–2127.

Luck SJ, Chelazzi L, Hillyard SA, Desimone R. 1997. Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2 and V4 of macaque visual cortex. J Neurophysiol. 77:24–42.

Luck, S. 2014. An introduction to the Event-Related Potential Technique. Second edition. Cambridge, MA: MIT Press.

Lutzenberger W, Pulvermüller F, Elbert T, Birbaumer N. 1995. Visual stimulation alters local 40-Hz responses in humans: an EEG study. Neurosci Lett. 183:39–42

Macaluso E, Frith CD, Driver J. 2000. Modulation of human visual cortex by cross-modal spatial attention. Science. 289:1206–1208.

Macaluso E. 2000. Modulation of human visual cortex by cross modal spatial attention. Science. 289:1206–1208.

Macknick S, Martinez-Conde S. 2009. The role of feedback in visual attention and awareness. In The cognitive neuroscience (4th; pp.1165-1175). Cambridge, MA, US: Massachusetts Institute of Technology.

Mahan MY, Georgopoulos AP. 2013. Motor directional tuning across brain areas: directional resonance and the role of inhibition for directional accuracy. Front in neural circuits. 7(92)1-11.

Maier JX, Chandrasekaran C, Ghazanfar AA. 2008. Integration of bimodal looming signals thrugh neuronal coherence in the temporal lobe. Curr Biol. 18:963-968.

Makeig S, Bell A, Jung T, Sejnowski T. 1996. Independent composant analysis of electroencephalographic data. In: Touretzky D, Moser M, Hasselmo M, editors. Adv Neural Inf Process Syst. 145-151.

Maravita A, Spence C, Driver J. 2003. Multisensory integration and the body schema: Close to hand and within reach. Current Biology. 13:531–539.

Marendaz C. 1989. Selection of reference frames and the 'vicariance' of perceptual systems. Perception 18:739–751.

Marincola LB, Long GM. 1985. Perceptual style and dual-task performance as a function of task difficulty and task emphasis. Percept Mot Skills. 61:1091–1105.

Maris E, Oostenveld R. 2007. Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. J Neurosci Methods. 15:164(1):177-90.

Matthews PB. 1964. Muscle spindles and their motpr control. Physiol Rev. 44:219–288.

Mauguière F, Fisher C. 2007. Potentiels évoqués en neurologie: réponses normales. EMC Neurol. 1-38. Elsevier Masson SAS.

McAdams CJ, Maunsell JH. 1999. Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. J Neurosci. 19:431–441.

McAdams CJ, Reid RC. 2005. Attention modulates the responses of simple cells in monkey primary visual cortex. J Neurosci. 25:11023–11033.

Meehan SK, Staines WR. 2009. Task-relevance and temporal synchrony between tactile and visual stimuli modulates cortical activity and motor performance during sensory-guided movement. Hum Brain Mapp. 30:484–496.

Megaw ED. 1974. Possible modification to a rapid on-going programmed manual response. Brain Res. 71:425–441.

Meredith MA, Nemitz JW, Stein BE. 1987. Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. J Neurosci. 7:3215–3229.

Meredith MA, Stein BE. 1996. Spatial determinants of multisensory colliculus neurons integration in cat superior colliculus neurons. J Neurophysiol. 75:1843–1857.

Merzenich MM, Nelson RJ, Stryker MP, Cynader MS, Schoppmann A, Zook JM. 1984. Somatosensory cortical map changes following digit amputation in adult monkeys. J Comp Neurol. 224(4):591-605.

Metzger CD, van der Werf YD, Walter M. 2013. Functional mapping of thalamic nuclei and their integration into cortico-striatal-thalamo-cortical loops via ultra-high resolution imaging-from animal anatomy to in vivo imaging in humans. Front Neurosci. 8:7:24.

Meyer DE, Abrams RA, Kornblum S, Wright CE, Keith Smith JE. 1988. Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. Psychol Rev. 95(3):340.

Michie PT, Bearpark HM, Crawford JM, Glue LC. 1987. The effects of spatial selective attention on the somatosensory event-related potential. Psychophysiol. 24:449–463.

Michie PT. 1984. Selective attention effects on somatosensory event-related potentials. Ann N Y Acad Sci. 425:250–255.

Milner AD, Goodale MA. 1993. Visual pathways to perception and action. Prog Brain Res. 95:317–337.

Milner AD, Goodale MA. 1995. The visual brain in action. Oxford: Oxford University Press.

Milner AD, Perrett DI, Johnston RS, Benson PJ, Jordan TR, Heeley DW. 1991. Perception and action in ‘‘visual form agnosia”. Brain. 114:405–428.

Milner B. 1965. Visually-guided maze learning in man: Effects of bilateral hippocampal, bilateral frontal, and unilateral cerebral lesions. Neuropsychologia. 3:317-338.

Mink JW, Thach WT. 1993. Basal ganglia intrinsic circuits and their role in behavior. Curr Opin Neurobiol. 3:950-957.

Molholm S, Ritter W, Murray MM, Javitt DC, Schroeder CE, Foxe JJ. 2002. Multisensory auditory-visual interactions during early sensory processing in humans: a high-density electrical mapping study. Brain Res Cogn Brain Res. 14:115–128.

Mon-Williams M, Wann JP, Jenkinson M, Rushton K. 1997. Synaestesia in the normal limb. Proc R Soc Lond B Biol Sci. 264:1007-1010.

Motter BC. 1993. Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2 and V4 in the presence of competing stimuli. J Neurophysiol. 70:909–919.

Mountcastle VB, Lynch JC, Georgopoulos A, Sakata H, Acuna C. 1975. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. J Neurophysiol. 38(4):871-908.

Muller MM, Bosch J, Elbert T, Kreiter A, Valdes Sosa M, Valdes Sosa P, Rochstroh B. 1996. Visually induced gamma-band responses in human electroencephalographic activity: a link to animal studies. Exp Brain Res. 112:96–102.

Muller MM, JunghöferM, Elbert T, Rochstroh B. 1997. Visually induced gamma-band responses to coherent and incoherent motion: a replication study. NeuroReport. 8:2575–2579.

Murray MM, Molholm S, Michel CM, Heslenfeld DJ, Ritter W, Javitt DC, Schroeder CE, Foxe JJ. 2005. Grabbing your ear: rapid auditory-somatosensory multisensory interactions in low-level sensory cortices are not constrained by stimulus alignment. Cereb Cortex. 15:963–974.

Newsome WT, Paré EB. 1988. A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). J Neurosci. 8:2201–2211.

Nikouline VV, Linkenkaer-Hansen K, Wikström H, Kesäniemi M, Antonova EV, Ilmoniemi RJ, Huttunen J. 2000a. Dynamics of mu rhythm suppression caused by median nerve stimulation: a magnetoencephalographic study in human subjects. Neurosci Lett 294(3):163–166.

Nobre AC, Sebestyen GN, Gitelman DR, Mesulam MM, Frackowiak RS, Frith CD. 1997. Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. Brain. 120:515–533.

Nuñez A, Malmierca E. 1965. Corticofugal modulation of sensory information. Adv Anat Embryol Cell Biol. 187:1-74.

Nunez PL, Srinivasan R. 2006. Electric fields of the brain: the neurophysics of EEG. Oxford University press.

Nunez PL. 2000. Toward a quantitative description of large scale neocortical dynamic function and EEG. Behav brain sci. 23(3):371-437.

Nys J, Scheyltjens I, Arckens L. 2015. Visual system plasticity in mammals: the story of monocular enucleation-induced vision loss. Front Syst Neurosci. 28:9:60.

Odom JV, Bach M, Brigell M, Holder GE, McCulloch DL, Tormene AP, Vaegan. 2010. ISCEV standard for clinical visual evoked potentials (2009 update). Doc Ophthalmol. 120(1):111-9.

Ohara S, Ikeda A, Kunieda T, Yazawa S, Baba K, Nagamine T. 2000a. Movement-related change of electrocorticographic activity in human supplementary motor area proper. Brain. 123:1203–15.

Ohki K, Chung S, Kara P, Hu¨bener M, Bonhoeffer T, Reid RC. 2006. Highly ordered arrangement of single neurons in orientation pinwheels. Nature. 442:925-928.

Ohlmann T, Marendaz C. Vicarious processes involved in selection/control of frames of reference and spatial aspects of field dependence-independence, in Field dependence-independence: Cognitive style across the life Span, S.Wapner and J. Demick, eds, L.E.A., Publisher Hillsdale New Jersey, 1991, p. 105–129.

Olejniczak P, 2006. Neurophysiologic basis of EEG. J clin neurophysiol 23(3):186-189.

Oltman PK. 1968. A portable rod-and-frame apparatus. Percept Mot Skills. 26:503–506.

Orban GA, Dupont P, De Bruyn B, Vogels R, Vandenberghe R, Mortelmans L. 1995. A motion area in human visual cortex. Proc Natl Acad Sci. 92:993–997.

O'Reilly JX, Beckmann CF, Tomassini V, Ramnani N, Johansen-Berg H. 2010. Distinct and overlapping functional zones in the cerebellum defined by resting state functional connectivity. Cereb Cortex. 20:953–965.

Oruc I, Maloney LT, Landy MS. 2003. Weighted linear cue combination with possibly correlated error. Vision Res. 43:2451-2468.

Osterberg G. 1935. Topography of the layer of rods and cones in the human retina. Acta Ophthalmol Suppl. 6:1–103.

Oyster C. 1999. The human eye: structure and function. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Paillard J, Michel F, Stelmach G.1983. Localization witout content. A tactile analogue “Blindsight”. Arch Neurol. 40:548-551.

Paillard J. 1976. Espace visuel et programmation motrice. Cahier de psychologie. 19(3-4) :171-180.

Pascual-leone A, Torres F. 1993. Plasticity of the sensorimotor cortex representation of the reading linger in Braille readers. Brain. 116:39-52.

Pasupathy A, Connor CE. 1999. Responses to contour features in macaque area V4. J Neurophysiol. 82(5):2490–2502.

Pasupathy A, Connor CE. 2001. Shape representation in area V4: Positionspecific tuning for boundary conformation. J Neurophysiol. 86(5):2505–2519.

Pasupathy A, Connor CE. 2002. Population coding of shape in area V4. Nat Neurosci. 5(12):1332–1338.

Patchay S, Haggard P, Castiello U. 2006. An object-centred reference frame for control of grasping: effects of grasping a distractor object on visuomotor control. Exp Brain Res. 2170:532–542.

Paz R, Natan C, Boraud T, Bergman H, Vaadia E. 2005. Emerging patterns of neuronal responses in supplementary and primary motor areas during sensorimotor adaptation. J Neurosci. 25(47):10941-51.

Pazo-Alvarez P, Amenedo E, Cadaveira F. 2004. Automatic detection of motion direction changes in the human brain. Eur J Neurosci. 19(7):1978–1986.

Penfield W, Jasper H. 1954. Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain. Boston: Little, Brown.

Perenin MT, Rossetti Y, Froment JC, Trillet M. 1994. Capacités résiduelles de saisie d'objet dans un hémichamp hémianopsique: un autre exemple de dissociation entre perception et action. Présenté à la Société Française de Neurologie. Janvier.

Perenin MT, Rossetti Y. 1996. Residual grasping in a hemianopsic: a further instance of dissociation between perception and action. Neuroreport. 7:793-797.

Perenin MT, Vighetto A. 1988. Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. Brain. 111:643-674.

Perez-Borja C, Tyce FA, McDonald C, Uihlein A. 1961. Depth electrographic studies of a focal fast response to sensory stimulation in the human. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 13:695–702.

Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier JF. 1989b. Corrigenda EEG 02274. Electroenceph clin neurophysiol. 76:565.

Pfurtscheller G, Aranibar A. 1977. Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 42(6):817-26.

Pfurtscheller G, Brunner C, Schlögl A, Lopes da Silva FH. 2006. Mu rhythm (de)synchronization and EEG single-trial classification of different motor imagery tasks. Neuroimage. 31(1):153-9.

Pfurtscheller G, Flotzinger D, Neuper C. 1994. Differentiation between finger, toe and tongue movement in man based on 40 Hz EEG; Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 90:456–460.

Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. 1999. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. Clin Neurophysiol. 110(11):1842-57.

Pfurtscheller G, Stancák A Jr, Neuper C. 1996. Event-related synchronization (ERS) in the alpha band-an electrophysiological correlate of cortical idling: a review. Int J Psychophysiol. 24(1-2):39-46.

Pfurtscheller G. 1981. Central beta rhythms during sensorimotor activities in man. Electroenceph Clin Neurophysiol. 51:253–264.

Pfurtscheller G. 1989. Functional topography during sensorimotor activation studied with event-related desynchronization mapping. J Clin Neurophysiol. 6(1):75– 84.

Pfurtscheller G. 1992. Event-related synchronization (ERS): an electrophysiological correlate of cortical areas at rest. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 83(1):62-9.

Picard N, Strick PL. 2001. Imaging the premotor areas. Curr Opin Neurobiol. 11: 663-672.

Pisella L, Gréa H, Tilikete C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G. 2000. An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: Toward reinterpreting optic ataxia. Nat Neurosci. 3:729–736.

Ploner M, Gross J, Timmermann L, Pollok B, Schnitzler A. 2006. Oscillatory activity reflects the excitability of the human somatosensory system. Neuroimage. 32(3):1231-6. Chatrian GE, Petersen MC, Lazarte JA. 1959. The blocking of the rolandic wicket rhythm and some central changes related to movement. Electroencephalogr Clin Neurophysiol. 11(3):497-510.

Plooy, A., Tresilian, J.R., Mon-Williams, M., and Wann, J.P. 1998. The contributions of vision and proprioception to judgements of finger proximity. Exp. Brain Res. 118, 415–420.

Pohl W. 1973. Dissociation of spatial discrimination deficits following frontal and parietal lesions in monkeys. J Comp Physiol Psychol. 82:227–239.

Pollen DA, Przybyszewski AW, Rubin MA, Foote W. 2002. Spatial receptive field organization of macaque V4 neurons. Cereb Cortex. 12(6):601–616.

Pons TP, Garraghty PE, Ommaya AK, Kaas JH, Taub E, Mishkin M. 1991. Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. Science. 252:1857–1860.

Praamstra P, Kourtis D, Nazarpour K. 2009. Simultaneous preparation of multiple potential movements: opposing effects of spatial proximity mediated by premotor and parietal cortex. J Neurophysiol. 102(4):2084–2095.

Prablanc C, Echallier JF, Komilis E, Jeannerod M. 1979b. Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target-Spatio-temporal characteristics of eye and hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. Biol Cybern. 35:113–124.

Purushothaman G, Marion R, Li K, Casagrande VA. 2012. Gating and control of primary visual cortex by pulvinar. Nat Neurosci. 15(6):905-12.

Ramayya AG, Glasser MF, Rilling JK. 2010. ADTI investigation of neural sub strates supporting tool use. Cereb Cortex. 20:507-516.

Ramos-Murguialday A, Birbaumer N. 2015. Brain oscillatory signatures of motor tasks. J Neurophysiol. 113:3663-3682.

Rao SM, Binder JR, Hammeke TA, Bandettini PA, Bobholz JA, Frost JA, Myklebust BM, Jacobson RD, Hyde JS. 1995. Somatotopic mapping of the human primary motor cortex with functional magnetic resonance imaging. Neurology. 45(5):919-24.

Redding GM, Rossetti Y, Wallace B. 2005. Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. Neurosci Biobehav Rev. 29(3):431-44.

Redding GM, Wallace B. 2000. Prism exposure aftereffects and direct effects for different movement and feedback times. J Mot Behav. 32:83–99.

Redding GM, Wallace B. 1992. Adaptive eyes-hand coordination: implication of prism adaptation for perceptual-motor organization. In: Proteau L, Elliott D, (Eds). Vision and motor control. Amsterdam, Elsevier. pp. 105-127.

Redding GM, Wallace B. 1993. Adaptive coordination and alignment of eye and hand. J Mot Behav. 25:75-88.

Redding GM, Wallace B. 1996. Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. J Exp Psychol: Hum Percept Perf. 22:379-394.

Redding GM, Wallace B. 1997a. Adaptive Spatial Alignment. Erlbaum, Mahwah, NJ.

Redding GM, Wallace B. 1997b. Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. J Mot Behav. 29:119–130.

Redding GM, Wallace B. 2004a. First trial 'adaptation' to prism exposure: artifact of visual capture. J Mot Behav. 36(3):291–304.

Redding, G.M., Wallace, B., 2003b. First trial 'adaptation' to prism exposure. Journal of Motor Behavior 35 (3), 229–245.

Redon C, Hay L, Velay JL. 1991. Proprioceptive control of goal-directed movements in man, studied by means of vibratory muscle tendon stimulation. J Mot Behav. 23(2):101-8.

Reed CL, Klatzky RL, Halgren E. 2005. What vs. where in touch: an fMRI study. Neuroimage. 25:718–726.

Reichenbach A, Thielscher A, Peer A, Bülthoff HH, Bresciani JP. 2009. Seeing the hand while reaching speeds up on-line responses to a sudden change in target position. J Physiol (London). 587:4605–4616.

Reichenbach A, Thielscher A, Peer A, Bülthoff HH, Bresciani JP. 2014. A key region in the human parietal cortex for processing proprioceptive hand feedback during reaching movements. Neuroimage. 84:615-25.

Ress D, Backus BT, Heeger DJ. 2000. Activity in primary visual cortex predicts performance in a visual detection task. Nat Neurosci. 3(9):940-5.

Reuter EM1, Bednark J, Cunnington R. 2015. Reliance on visual attention during visuomotor adaptation: an SSVEP study. Exp Brain Res. 233(7):2041-51.

Ribot-Ciscar E, Hospod V, Roll JP, Aimonetti JM. 2009. Fusimotor drive may adjust muscle spindle feedback to task requirements in humans. J Neurophysiol. 101(2):633-640.

Ridley RM, Ettlinger G. 1976. Impaired tactile learning and retention after removals of the second somatic sensory projection cortex (SII) in the monkey. Brain Res.109:656-60.

Rizzolatti G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V. 1997. The space around us. Science, 277, 190–191.

Rizzolatti G, Matelli M. 2003. Two different streams form the dorsal visual system: Anatomy and functions. Exp. Brain Res. 153:146-157.

Rock I, Goldberg J, Mack A. 1966. Immediate correction and adaptation based on viewing a prismatically displaced scene. Percept & Psycho. 1:351-354.

Rode G, Lacour S, Jacquin-Courtois S, Pisella L, Michel C, Revol P, Luauté J, Halligan P, Pélisson D, Rossetti Y. 2015. Effets sensori-moteurs et fonctionnels à long terme d'un traitement hebdomadaire par adaptation prismatique dans la négligence : un essai randomisé et contrôlé en double insu. Ann Phys Rehabil Med. 58(2):1-15.

Rode G, Rossetti Y, Boisson D. 1995. Perception tactile inconsciente dans un cas d'hémianesthésie par atteinte thalamique. Revue de Neuropsychologie. 103-104.

Rodriguez-Falces J. 2015. Understanding the electrical behavior of the action potential in terms of elementary electrical sources. Adv Physiol Educ. 39:15–26.

Roelfsema PR, Lamme VA, Spekreijse H. 1998. Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. Nature. 395:376–381.

Roll JP, Albert F, Thyrion C, Ribot-Ciscar E, Bergenheim M, Mattei B. 2009. Inducing any virtual two-dimensional movement in humans by applying muscle tendon vibration. J Neurophysiol. 101(2):816-23.

Romei V, Gross J, Thut G. 2010. On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: correlation or causation? J Neurosci. 30:8692-8697.

Romei V, Rihs T, Brodbeck V, Thut G. 2008. Resting electroencephalogram alpha-power over posterior sites indexes baseline visual cortex excitability. Neuroreport. 19(2):203–208.

Rosa MG, Soares JG, Fiorani M Jr, Gattass R. 1993. Cortical afferents of visual area MT in the Cebus monkey: possible homologies between New and Old World monkeys. Vis Neurosci. 10(5):827-855.

Rossetti Y. 1993. De la main vers son but. Integrations visuo-proprioceptives dans l'élaboration du geste. Thèse d'université mention Neurosciences, Université Claude Bernard, n°144/93.

Rossetti Y. 1996. Implicit perception in action: short-lived motor representation evidenced by brain-damaged and healthy subjects, In Consciousness and brain circuitry: Neurocognitive systems which mediate subjective experience, Grossenbacher PG (ed.), Amsterdam, Advances in Consciousness Research, J Benjamins Publ.

Sachidhanandam S, Sreenivasan V, Kyriakatos A, Kremer Y, Petersen CC. 2013. Membrane potential correlates of sensory perception in mouse barrel cortex. Nat Neurosci. 16(11):1671-7.

Saenz M, Buracas GT, Boynton GM. 2002. Global effects of feature-based attention in human visual cortex. Nat Neurosci. 5(7):631-2.

Sainburg RL, Ghilardi MF, Poizner H, Ghez C. 1995. Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. J Neurophysiol. 73:820–835.

Sainburg RL, Lateiner JE, Latash ML, Bagesteiro LB. 2003. Effects of altering initial position on movement direction and extent. J Neurophysiol. 89(1):401-15.

Sainburg RL, Poizner H, Ghez C. 1993. Loss of proprioception produces deficits in interjoint coordination. J Neurophysiol. 70:2136–2147.

Salenius S, Salmelin R, Neuper C, Pfurtscheller G, Hari R. 1996. Human cortical 40 Hz rhythm is closely related to EMG rhythmicity. Neurosci Lett. 213:75–78.

Sambo CF, Forster B. Sustained spatial attention in touch: modality-specific and multimodal mechanisms. Scientific World Journal. 11:199-213.

Sanes JN, Donoghue JP. 1993. Oscillations in local field potentials of the primate motor cortex during voluntary movement. Proc Natl Acad Sci USA. 90:4470–4474.

Sanes JN, Mauritz KH, Dalakas MC, Evarts EV. 1985. Motor control in humans with large-fiber sensory neuropathy. Hum Neurobiol. 4:101–114.

Saradjian AH, Tremblay L, Perrier J, Blouin J, Mouchnino L. 2013. Cortical facilitation of proprioceptive inputs related to gravitational balance constraints during step preparation. J Neurophysiol. 110(2):397-407.

Sarlegna F, Blouin J, Bresciani JP, Bourdin C, Vercher JL, Gauthier GM. 2003. Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. Exp Brain Res. 151(4):524-35.

Sarlegna F, Blouin J, Vercher JL, Bresciani JP, Bourdin C, Gauthier GM. 2004. Online control of the direction of rapid reaching movements. Exp Brain Res. 157(4):468-71.

Sarlegna FR, Gauthier GM, Blouin J. 2007. Influence of Feedback Modality on Sensorimotor Adaptation: Contribution of Visual, Kinesthetic, and Verbal Cues. J Mot Behav. 39(4):247–258.

Sarlegna FR, Gauthier GM, Bourdin C, Vercher JL, Blouin J. 2006. Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject. Brain Res Bull. 69:404–415.

Sarlegna FR, Mutha PK. 2015. The influence of visual target information on the online control of movements Vis Res. 110:144–154.

Sarlegna FR, Sainburg RL. 2009. The Roles of Vision and Proprioception in the Planning of Reaching Movements. Adv Exp Med Biol.629: 317–335.

Saunders JA, Knill DC. 2004. Visual feedback control of hand movements. J Neurosci. 24:3223–3234.

Sauseng P, Klimesch W, Stadler W, Schabus M, Doppelmayr M, Hanslmayr S, Gruber WR, Birbaumer N. 2005. A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. Eur J Neurosci. 22(11):2917–2926.

Schaefer M, Heinze HJ, Rotte M. 2005. Task-relevant modulation of primary somatosensory cortex suggests a prefrontal-cortical sensory gating system. NeuroImage. 27(1):130–135.

Schenk T, Mai N, Ditterich J, Zihl J. 2000. Can a motion-blind patient reach for moving objects? Eur J Neurosci. 12(9):3351-3360.

Schieber MH. 2001. Constraints on somatotopic organization in the primary motor cortex. J Neurophysiol. 86(5):2125-43.

Schiller PH. 1995. Effect of lesions in visual cortical area V4 on the recognition of transformed objects. Nature. 376(6538):342–344.

Schlaug G, Jancke L, Huang Y, Steinmetz H. 1995a. In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. Science. 267:699–701.

Schlaug G, Jancke L, Huang Y, Steinmetz H. 1995b. Increased corpuscallosum size in musicians. Neuropsychologia. 33:1047–1055.

Schmahmann JD, Pandya DN. 1997b. Anatomic organization of the basilar pontine projections from prefrontal cortices in rhesus monkey. J Neurosci. 17: 438–458.

Scholte HS, Jolij J, Fahrenfort JJ, Lamme VA. 2008. Feedforward and recurrent processing in scene segmentation: electroencephalography and functional magnetic resonance imaging. J Cogn Neurosci. 20:2097–2109.

Scott SH, Kalaska JF. 1997. Reaching movements with similar hand paths but different arm orientations. I. Activity of individual cells in motor cortex. J Neurophysiol. 77:826-852.

Scott SH. 2012. The computational and neural basis of voluntary movement control and planning. Trends in Cog Sci. 16:541–549.

Seidler RD, Noll DC. 2008. Neuroanatomical correlates of motor acquisition and motor transfer. J Neurophysiol. 99:1836–1845.

Seizova-Cajic T, Azzi R. 2011. Conflict with vision diminishes proprioceptive adaptation to muscle vibration. Exp Brain Res. 211(2):169-75.

Seki K, Perlmutter SI, Fetz EE. 2003. Sensory input to primate spinal cord is presynaptically inhibited during voluntary movement. Nat Neurosci. 6(12):1309-1316.

Senkowski D, Talsma D, Grigutsch M, Herrmann CS, Woldorff MG. 2007. Good times for multisensory integration: effects of the precision of temporal synchrony as revealed by gamma-band oscillations. Neuropsychologia. 45:561–571.

Sepe R, Trojano L, Committeri G, Grossi D, Romani GL, Galati G. 2007. On the relationship between categorical/coordinate and egocentric/allocentric spatial representations. In: Grainger J, Alario F-X, Burle B, Janssen N (eds) Proceedings of the Wfteenth meeting of the European society for cognitive psychology. ESCoP, Marseille, pp 101.

Sereno MI, Allman JM. 1991. Cortical visual areas in mammals. In A. G. Leventhal (Ed.), The neural basis of visual function. London: Macmillan. pp. 160-172.

Sereno MI, Dale AM, Reppas JB, Kwong KK, Belliveau JW, Brady TJ, Rosen BR, Tootell RBH. 1995. Borders of multiple visual areas in human revealed by functional magnetic resonance imaging. Science. 268:889-893.

Sergio LE, Hamel-Pâquet C, Kalaska JF. 2005. Motor cortex neural correlates of output kinematics and kinetics during isometric-force and arm-reaching tasks. J Neurophysiol. 94:2353-2378.

Sergio LE, Kalaska JF. 1997. Systematic changes in directional tuning of motor cortex cell activity with hand location in the workspace during generation of static isometric forces in constant spatial directions. J Neurophysiol. 78:1170-1174.

Sergio LE, Kalaska JF. 2003. Systematic changes in motor cortex cell activity with arm posture during directional isometric force generation. J Neurophysiol. 89:212-228.

Sharbrough F, Chatrian G, Lesser R, Luders H, Nuwer , Picton T. 1991. American electroencephalographic society guidelines for standard electrode position nomenclature. J cilin neurophysiol. 8:200-202.

Shaw JC. 2003. The brain's alpha rhythms and the mind: a review of classical and modern studies of the alpha rhythm component of the electroencephalogram with commentaries on associated neuroscience and neuropsychology. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science Ltd.

Shepard D. 1968. A two dimensional interpolation function for irregularity-spaced data. Presented at the ACM National Conference, New York.

Sherman SM, Guillery RW. 2002. Thalamic relay functions and their role in cortico-cortical communication: generalizations from the visual system. Neuron. 33:163–175.

Sherman SM. 2016. Thalamus plays a central role in ongoing cortical functioning. Nat Neurosci. 16(4):533-41.

Sherrington CS. 1906. The integrative action of the nervous system (1st ed.). Oxford University Press: H. Milford.

Shibasaki H. 2012. Cortical activities associated with voluntary movements and involuntary movements. Clin Neurophysiol. 123(2):229-43.

Shildler P. 1935. The image and appearance of the human body. Routledge, London.

Shimazu H, Kaji R, Murase N, Kohara N, Ikeda A, Shibasaki H, Rothwell JC. 1999. Pre-movement gating of short-latency somatosensory evoked potentials. Neuroreport. 10(12):2457-2460.

Siegel M, Donner TH, Oostenveld R, Fries P, Engel AK. 2008. Neuronal synchronization along the dorsal visual pathway reflects the focus of spatial attention. Neuron. 60:709–719.

Silver MA, Ress D, Heeger DJ. 2007. Neural correlates of sustained spatial attention in human early visual cortex. J Neurophysiol. 97(1):229-37.

SinghCurry V, Husain M. 2009. The functional role of the inferior parietal lobe in the dorsal and ventral stream dichotomy. Neuropsychologia 47:1434–1448.

Sokol S. 1976. Visually evoked potentials: theory, techniques and clinical applications. Surv Ophthalmol. 21(1):18-44.

Somers DC, Dale AM, Seiffert AE, Tootell RB. 1999. Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. Proc Natl Acad Sci USA.96:1663-1668.

Sparrow WA. 2000. Energetics of human activity. Champaign, IL: Human Kinetics.

Sperdin H, Cappe C, Foxe JJ, Murray MM. 2009. Early, low-level auditory-somatosensory multisensory interactions impact reaction time speed. Front Integr Neurosci. 11(3):2.

Spironelli C, Tagliabue M, Angrilli A. 2006. Asymmetrical hemispheric EEG activation evoked by stimulus position during the Simon task. Neurosci Lett, 399(3):215–219.

Staines WR, Brooke JD, Cheng J, Misiaszek JE, MacKa, WA. 1997. Movement-induced gain modulation of somatosensory potentials and soleus H reflexes evoked from the leg. I. Kinaesthetic task demands. Exp Brain Res. 115:147–155.

Staines WR, Brooke JD, McIlroy WE. 2000. Task-relevant selective modulation of somatosensory afferent paths from the lower limb. Neuroreport. 11: 1713–1719.

Staines WR, Graham SJ, Black SE, McIlroy WE. 2002. Task-relevant modulation of contralateral and ipsilateral primary somatosensory cortex and the role of a prefrontal-cortical sensory gating system. Neuroimage.15:190–199.

Staines WR, McIlroy WE, Graham SJ, Black SE. 1999. Attention to tactile information increases neural activity in somatosensory and prefrontal cortices measured by fMRI and evoked potentials. Soc Neurosci Abstr. 25: 384.

Stancák A Jr, Pfurtscheller G. 1996. Event-related desynchronisation of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and nondominant hand. Brain Res Cogn Brain Res. 4(3):171-83.

Stefanics G, Kremláček J, Czigler I. 2014. Visual mismatch negativity: a predictive coding view. Front Hum Neurosci. 16:8:666.

Stein BE, Meredith MA. 1993. The Merging of the Senses. Cognitive Neuroscience Series. The MIT Press, Cambridge, MA.

Stocker AA, Simoncelli EP. 2006. Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception. Nat Neurosci. 9:578-585.

Stone JV, Kerrigan IS, Porrill J. 2009. Where is the light? Bayesian perceptual priors for lighting direction. Proc Biol Sci. 276(1663):1797-804.

Stratton GM. (1896). Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image. Psychol Rev 3(6):611–7.

Strick PL, Dum RP, Fiez JA. 2009. Cerebellum and non-motor function. Annu Rev Neurosci. 32:413–434.

Strick PL. 1985. How do the basal ganglia and cerebellum gain access to the cortical motor areas? Behav Brain Res. 18:107–123.

Sumner P, Nachev P, Morris P, Peters AM, Jackson SR, Kennard C., Husain M. 2007. Human medial frontal cortex mediates unconscious inhibition of voluntary action. Neuron. 54(5):697-711.

Tadel F, Baillet S, Mosher JC, Pantazis D, Leahy RM. 2011. Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. Comput Intell Neurosci. 2011:879716.

Tallon-Baudry C, Bertrand O. 1999. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. Trends Cogn Sci. 3(4):151-162.

Tamada T, Miyauchi S, Imamizu H, Yoshioka T, Kawato M. 1999. Cerebrocerebellar functional connectivity revealed by the laterality index in tool-use learning. Neuroreport. 10:325–331.

Tamietto M, Morrone MC. 2016. Visual Plasticity: Blindsight Bridges Anatomy and Function in the Visual System. Curr Biol. 26(2):R70-3.

Tanaka K. 1996. Inferotemporal cortex and object vision. Annu Rev Neurosci. 19:109–139.

Tankus A, Fried I. 2012. Visuomotor Coordination and Motor Representation by Human Temporal Lobe Neurons. J Cog Neurosci. 24:600-610.

Templeton WB, Howard IP, Wilkinson DA. 1974. Additivity of components of prismatic adaptation. Percept Psychophy. 15:249-257.

Thoroughman KA, Shadmehr R. 2000. Learning of action through adaptive combination of motor primitives. Nature. 407: 742-747.

Thut G, Nietzel A, Brandt SA, Pascual-Leone A. 2006. Alpha-band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. J Neurosci. 26(37):9494–9502.

Tillery SI, Soechting JF, Ebner TJ. 1996. Somatosensory cortical activity in relation to arm posture: non-uniform spatial tuning. J Neurophysiol. 76:2423-2438.

Todorov E, Jordan MI. 2002. Optimal feedback control as a theory of motor coordination. Nat Neurosci. 5(11):1226-35.

Tong C, Flanagan JR. 2003. Task-specific internal models for kinematic transformations. J Neurophysiol. 90:578-585.

Tremblay L, Elliott D. 2007. Sex differences in judging self-orientation: the morphological horizon and body pitch. BMC Neurosci. 8:6.

Tremblay L, Elliott D, Starkes JL. 2004. Gender differences in perception of self-orientation: software or hardware? Perception.33(3):329-37.

Treue S, Maunsell JH. 1996. Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. Nature. 8:382(6591):539-41.

Tseng YW, Diedrichsen J, Krakauer JW, Shadmehr R, Bastian AJ. 2007. Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation of reaching. J Neurophysiol. 98:54-62.

Tunik E, Frey SH, Grafton ST. 2005. Virtual lesions of the anterior intraparietal area disrupt goal-dependent on-line adjustments of grasp. Nat Neurosci. 8:505-511.

Tzagarakis C, Ince NF, Leuthold AC, PellizzerG.2010. Beta-Band Activity during Motor Planning Reflects Response Uncertainty. J Neurosci. 30(34):11270 –11277.

Uhlarik JJ, Canon LK. 1971. Influence of concurrent and terminal exposure conditions on the nature of perceptual adaptation. J Exp Psychol. 9:233-239.

Uhlarik JJ. 1973. Role of cognitive factors on adaptation to prismatic displacement. J Exp Psychol. 98:223-232.

Ungerleider L, Mishkin M. 1982. Two cortical visual systems. In: Analysis of visual behavior, edited by Ingle DJ, Goodale MA, Manseld RJ (pp. 549-586). Cambridge, MA: MIT Press.

Ungerleider LG, Brody BA. 1977. Extrapersonal spatial orientation: The role of posterior parietal, anterior frontal, and inferotemporal cortex. Exp Neurol. 56:265–280.

Usrey WM, Reppas JB, Reid RC. 1999. Specificity and strength of retinogeniculate connections. J Neurophysiol. 82:3527–3540.

Vallar G, Lobel E, Galati G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D. 1999. A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. Exp Brain Res. 124:281–286.

van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ. 1999. Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. J Neurophysiol. 81(3):1355-64.

van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P. 2002. When Feeling Is More Important Than Seeing in Sensorimotor Adaptation. Curr Biol. 12:834–837.

van Boven RW, Ingeholm JE, Beauchamp MS, Bikle PC, Ungerleider LG. 2005. Tactile form and location processing in the human brain. Proc Natl Acad Sci USA. 102:12601–12605.

van Dijk H, Schoffelen JM, Oostenveld R, Jensen O. 2008. Prestimulus oscillatory activity in the alpha band predicts visual discrimination ability. J Neurosci. 28:1816 –1823.

van Ede F, de Lange F, Jensen O, Maris E. 2011. Orienting attention to an upcoming tactile event involves a spatially and temporally specific modulation of sensorimotor alpha- and beta-band oscillations. J Neurosci. 31:2016 –2024.

van Ede F, de Lange FP, Maris E. 2014 Anticipation increases tactile stimulus processing in the ipsilateral primary somatosensory cortex. Cereb Cortex. 24(10):2562-71.

van Ede F, Köster M, Maris, E. 2012a. Beyond establishing involvement: quantifying the contribution of anticipatory alpha- and beta-band suppression to perceptual improvement with attention. J Neurophysiol. 108: 2352–2362.

van Essen DC, Maunsell JHR. 1980. Two-dimensional maps of the cerebral cortex. J Comp Neurol 191:255–281.

van Horn SC, Erisir A, Sherman SM. 2000. Relative distribution of synapses in the A-laminae of the lateral geniculate nucleus of the cat. J Comp Neurol. 416:509–520.

van Polanen V, Davare M. 2015. Interactions between dorsal and ventral streams for controlling skilled grasp. Neuropsychologia. 79:186–191.

van Veen V, Carter CS. 2006. Error detection, correction, and prevention in the brain: a brief review of data and theories. Clin EEG Neurosci. 37(4):330-5.

Vandenberghe R, Duncan J, Dupont P, Ward R, Poline JB, Bormans G, Michiels J, Mortelmans L, Orban GA. 1997. Attention to one or two features in left and right visual field: a positron emission tomography study. J Neurosci. 17:3739–3750.

Veinante P, Lavallée P, Deschênes M. 2000. Cortico-thalamic projections from layer 5 of the vibrissal barrel cortex in the rat. J Comp Neurol. 424:197–204.

Vesia M, Crawford JD. 2012. Specialization of reach function in human posterior parietal cortex. Exp Brain Res. 221:1-18.

Viaud-Delmon I, Ivanenko YP, Berthoz A, Jouvent R. 1998. Sex lies and virtual reality. Nat Neurosci. 1 (1): 5-16.

Vindras P, Desmurget M, Prablanc C, Viviani P. 1998. Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. J Neurophysiol. 79:3290–3294.

Vis Res. 104:36-46.

Von Helmholtz H. (1909/1962). Treatise on Physiological Optics. J. P. C. Southall, Ed. And Trans. New York: Dover. (Original work published in 1909).

Von Holst E, Mittelstaedt H. 1950. The reafference principle. Interaction between the central nervous system and the periphery. In Selected Papers of Erich von Holst: The Behavioural Physiology of Animals and Man, London: Methuen. (From German) 1:1 39-73.

Wandell BA. 1995. Foundation of vision. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Wang XJ. 2010. Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. Physiol Rev. 90:1195-1268.

Wann JP, Ibrahim SF. 1992. Does limb proprioception drift? Exp brain res. 91:162:166.

Wasaka T, Hoshiyama M, Nakata H, Nishihira Y, Kakigi R. 2003. Gating of somatosensory evoked magnetic fields during the preparatory period of self-initiated finger movement. Neuroimage. 20(3):1830-1838.

Wasaka T, Kakigi R. 2012. Conflict caused by visual feedback modulates activation in somatosensory areas during movement execution. Neuroimage. 59(2):1501-7.

Watson JD, Myers R, Frackowiak RS, Hajnal JV, Woods RP, Mazziotta JC. 1993. Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. Cereb Cortex. 3:79–94.

Webster MJ, Bachevalier J, Ungerleider LG. 1994. Connections of inferior temporal areas TEO and TE with parietal and frontal cortex inmacaquemonkeys. Cereb Cortex. 4:470–483.

Welch RB, Bridgeman B, Ananad S, Brownman KE. 1993. Alternating prism exposure causes dual adaptation and generalization to a novel displacement. Percept Psychophys. 54:195– 204.

Welch RB, Warren DH. 1980. Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. Psychological Bulletin. 88:638–667.

Welch RB, Warren DH. 1986. Intersensory interactions. In Handbook of Perception and Human Performance, Volume K.R. Boff, L. Kaufman, and J.P. Thomas, (Eds). (New York: Wiley), pp. 25.1–25.36.

Welch RB, Widawski MH, Harrington J, Warren DH. 1979. An examination of the relationship between visual capture and prism adaptation. Percept Psychophy. 25:126–132.

Wilcox R. 2011. Modern statistics for the social and behavioral science. CRC press.

Wilcox R. 2012. Introduction to robust estimation and hypothesis testing. Elsevier, 3rd edition.

Wise SP, Boussaoud D, Johnson PB, Caminiti R. 1997. Premotor and parietal cortex: Corticocortical connectivity and combinatorial computations. Annu Rev Neurosci. 20:25-42.

Wise SP, Moody SL, Blomstrom KJ, Mitz AR. 1998. Changes in motor cortical activity during visuomotor adaptation. Exp Brain Res. 121: 285–299.

Wojciulik E, Kanwisher N. 1999.The generality of parietal involvement in visual attention. Neuron. 23:747–764.

Wokke ME, Vandenbroucke AR, Scholte HS, Lamme VA. 2013. Confuse your illusion feedback to early visual cortex contributes to perceptual completion. Psychol Sci. 24:63–71.

Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. 1995. An internal model for sensorimotor integration. Science. 269(5232):1880-1882.

Wolpert DM, Miall RC. 1996. Forward Models for Physiological Motor Control. Neural Netw. 9(8):1265-1279.

Woodworth RS. 1899. The accuracy of voluntary movement. Psychol Rev. 3(13):1-119.

Worden MS, Foxe JJ, Wang N, Simpson GV. 2000. Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. J Neurosci. 20(6):RC63.

Wyart V, Tallon-Baudry C. 2008. Neural dissociation between visual awareness and spatial attention. J Neurosci 28(10):2667–2679.

Yamaguchi S, Knight RT. 1990. Gating of somatosensory input by human prefrontal cortex. Brain Res. 521(1-2):281-8.

Young MP. 1992. Objective analysis of the topological organization of the primate cortical visual system. Nature. 358(6382):152–155.

Yu C, Derdikman D, Haidarliu S, Ahissar E. 2006. Parallel thalamic pathways for whisking and touch signals in the rat. PLoS Biol. 4:e124.

Zanon M, Busan P, Monti F, Pizzolato G, Battaglini PP. 2010. Cortical connections between dorsal and ventral visual streams in humans: evidence by TMS/ EEG co-registration. BrainTopogr.22:307–317.

Zeki S. 1991.Cerebral akinetopsia (visual motion blindness). A review. Brain. 114:811–824.

Zeki S. 1993. A Vision of the Brain. Oxford: BlackwellScientific.

Zeki S. 2015. Area V5-a microcosm of the visual brain. Front Integr Neurosci. 1:9:21.

Zeki SM. 1978b. The cortical projections of foveal striate cortex in the rhesus monkey. J Physiol (Lond). 277:227–244.

Zhou H, Friedman HS, von der Heydt R. 2000. Coding of border ownership in monkey visual cortex. J Neurosci. 20:6594–6611.