

Motor Control Theories: Providing an Integrated Structural Model Based on Common Concepts

Mostafa Teymuri Kheravi¹, Alireza Saberi Kakhki^{2*}, Mohammad Darainy³, Sara Sarhadi⁴, Zeynab Rastegar²

¹Bojnourd Branch, Islamic Azad University, Bojnourd, Iran

²Department of Motor Behavior, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

⁴Department of Neuromuscular, Shahid Rajaei Teacher Training University, Tehran, Iran

³Department of Psychology, McGill University, Montreal, Canada

Received: 3 Nov 2017

Article Info:

Accepted: 13 Mar 2018

ABSTRACT

Introduction: Several investigations on the mechanism of motor control and learning leads to multiple theories in this field. The purpose of this study was to examine these theories and integrate them into a conceptual model for a better understanding of motor control and learning.

Conclusion: A series of motor control studies have demonstrated that many movements, especially reaching movement that requires high final position accuracy, consist of two acceleration and deceleration phases. Review of some motor control theories show that they are consist of two parts so that each one controls a particular part of the reaching movement by different mechanisms. Integrating these theories, based on the neural structures involved at each stage, provides a comprehensive understanding of how to control the movement. We suggest conceptual integrated model.

Key words:

1. Brain
2. Functional Laterality
3. Movement
4. Psychomotor Performance

*Corresponding Author: Alireza Saberi Kakhki

E-mail: Askakhki@um.ac.ir

نظریه‌های کنترل حرکتی: ارائه یک مدل ساختاری یکپارچه بر اساس مفاهیم مشترک

مصطفی تیموری خروی^۱، علیرضا صابری کاخکی^{۲*}، محمد دارینی^۳، سارا سرحدی^۴، زینب رستگار^۲^۱ واحد بجنورد، دانشگاه آزاد اسلامی، بجنورد، ایران^۲ گروه رفتار حرکتی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران^۳ گروه روانشناسی، دانشگاه مک‌گیل، مونترال، کانادا^۴ گروه فیزیولوژی عصب عضله، دانشگاه تربیت دبیر شهید رجایی، تهران، ایران

اطلاعات مقاله:

تاریخ پذیرش: ۲۲ اسفند ۱۳۹۶

تاریخ دریافت: ۱۲ آبان ۱۳۹۶

چکیده

مقدمه: مطالعات بسیاری بر روی مکانیسم کنترل و یادگیری حرکتی انجام شده که منجر به نظریه‌های متعددی در این زمینه شده است. هدف از مطالعه حاضر بررسی این نظریه‌ها و یکپارچه کردن آن‌ها در قالب یک مدل مفهومی جهت درک بهتر کنترل و یادگیری حرکتی بود. **نتیجه‌گیری:** برخی از مطالعات کنترل حرکتی نشان داده است که اکثر حرکات به‌ویژه حرکات دسترسی که به دقت بالایی نیاز دارند، شامل دو بخش افزایش شتاب و کاهش شتاب می‌باشند. مرور برخی از نظریه‌های کنترل حرکتی نشان می‌دهد که آن‌ها شامل دو بخش هستند که هر یک از آن‌ها بخش خاصی از حرکت دسترسی را به صورت جداگانه و با مکانیسم‌های متفاوت کنترل می‌کند. یکپارچه کردن این نظریه‌ها بر اساس ساختارهای عصبی درگیر در هر مرحله یک درک جامع از چگونگی کنترل حرکتی فراهم می‌کند. ما مدل یکپارچه مفهومی را پیشنهاد می‌کنیم.

کلید واژه‌ها:

۱. مغز
۲. برتری یافتگی کارکردی
۳. حرکت
۴. عملکرد روانشناختی حرکتی

* نویسنده مسئول: علیرضا صابری کاخکی

آدرس الکترونیکی: Askakhki@um.ac.ir

مقدمه

حالت‌های کنترلی پیشخوراندی و بازخوردی

حالت‌های کنترلی پیشخوراندی و بازخوردی به وسیله سیستم عصبی مرکزی برای کنترل سیستم عصبی-عضلانی استفاده می‌شود. مدل پیشخوراندی قادر است با استفاده از اطلاعات دریافتی قبل از اجرای حرکت یک رابطه سببی بین ورودی‌های سیستم به‌عنوان مثال فاصله یک شیء و وضعیت دست فراهم آورد و بدین وسیله قسمت اول حرکت دسترسی را که در آن اطلاعات بازخوردی به علت تأخیر در دسترس نیست با استفاده از مکانیسم‌های برنامه‌ریزی حرکتی کنترل کند. در مقابل مدل بازخوردی که به اطلاعات حسی وابسته است در شرایطی که اطلاعات بازخوردی در دسترس است یعنی قسمت دوم حرکت دسترسی از این اطلاعات برای کنترل حرکت استفاده می‌کند (۱۰، ۹). شواهد از نقش سیستم دست راست/نیمکره چپ برای کنترل پویایی‌های تکلیف و اندام که مربوط به مکانیسم‌های کنترل پیشخوراندی و نقش سیستم دست چپ/نیمکره راست در استفاده از بازخورد حسی و مکانیسم‌های مربوط به اصلاح خطا حمایت می‌کند (۱۱).

کنترل حلقه باز و کنترل حلقه بسته

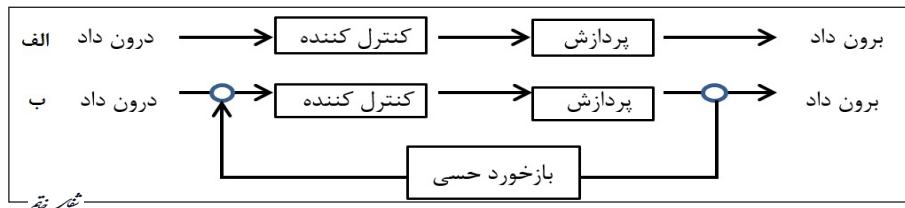
کنترل حلقه باز: سیستم کنترلی حلقه باز (تصویر ۱ الف) بهترین توالی از فعالیت‌های عضلانی را برنامه‌ریزی می‌کند، نقش بازخورد حسی آنلاین را نادیده می‌گیرد و معمولاً پویایی‌های مشخصی مانند جهت اولیه حرکت را در نظر می‌گیرد (۱۲). در واقع حلقه باز اشاره به سازوکارهایی دارد که تحت تأثیر بازخورد حسی قرار نمی‌گیرد. با این حال، مکانیزم حلقه باز از اطلاعات پیشخوراندی حسی قبل از اجرای حرکت برای برنامه‌ریزی و کنترل حرکت استفاده می‌کند (۱۱). یک مثال از سیستم کنترل حلقه باز حرکت سریع مشت در بوکس می‌باشد که در آن فرصت تصحیح خطا در بازه اطلاعات پیشخوراندی برنامه‌ریزی و اجرا می‌شود.

کنترل حلقه بسته: سیستم کنترلی حلقه بسته (تصویر ۱ ب) تحولات حسی-حرکتی یا قوانین کنترل بازخورد را به وجود می‌آورد تا دستگاه عصبی مرکزی از آن جهت تنظیمات هوشمند آنلاین استفاده کند (۱۲). در واقع اصطلاح حلقه بسته اشاره به مکانیسم‌هایی دارد که توسط بازخورد حسی میانجی‌گری می‌شود (۱۱). برای مثال در مهارت رانندگی فرد با استفاده از اطلاعات حسی دستگاه‌های بینایی و شنوایی سعی در تصحیح خطاها و اجرای بهتر مهارت می‌کند. بنابراین در حالی که سیستم کنترل حلقه باز نسبت به اختلال در حرکت حساسیت کمی دارد، سیستم حلقه بسته از مکانیسم‌های بازخوردی به‌منظور لغو انحرافات بین حالت مطلوب و واقعی بدن استفاده می‌کند (۳).

کنترل حرکتی فرایندی است که در آن انسان‌ها و حیوانات از مغز و شناخت برای فعال و هماهنگ کردن عضلات و اندام‌های درگیر در اجرای یک مهارت حرکتی استفاده می‌کنند. در زمینه چگونگی کنترل حرکت نظریه‌های گوناگونی مطرح شده است که همگی دارای دو بعد می‌باشند. از مهم‌ترین آن‌ها نظریه مدل‌های درونی با دو بعد مدل فوروارد و مدل معکوس (۱) نظریه هیبریدی یادا و ساینبورگ با دو بعد کنترل پیشگویانه و کنترل مقاومتی (۲)، نظریه طرحواره اشمیت با دو بعد طرحواره فراخوانی و طرحواره بازشناسی (۳) و نظریه‌های حلقه باز و بسته می‌باشد. بررسی‌های دقیق نشان می‌دهد که این نظریه‌ها همگی دارای دو جنبه مشترک، مکانیسم‌های پیشخوراندی^۱ برای برنامه‌ریزی و مکانیسم‌های بازخوردی برای اصلاح حرکت، می‌باشند.

در این میان بسیاری از حرکات مانند حرکات پرتابی و به‌ویژه حرکات دسترسی که به دقت بالایی نیاز دارند دارای دو بخش افزایش و کاهش شتاب می‌باشند. شواهد حاکی از آن است که هر یک از این دو بخش توسط یکی از دو مکانیسم پیشخوراندی برای برنامه‌ریزی و مکانیسم بازخوردی برای اصلاح حرکت کنترل می‌شود. مرحله اول حرکت دسترسی که در واقع مرحله افزایش شتاب می‌باشد به‌وسیله مکانیسم پیشخوراندی و برنامه‌ریزی حرکتی کنترل می‌شود. دومین جزء که در واقع مرحله کاهش شتاب در یک حرکت دسترسی می‌باشد به حلقه‌های بازخوردی حسی وابسته است تا اجازه اصلاحات در نقطه پایانی مسیر را هنگامی که سرعت حرکت کم می‌شود، فراهم آورد (۴-۶). در تأیید این موضوع نتایج نشان می‌دهد دیدن یا ندیدن دست در نیمه اول مسیر حرکت تغییری در دقت حرکت ایجاد نمی‌کند که این تأییدی بر برنامه‌ریزی قسمت اول حرکت قبل از اجرای آن می‌باشد (۸، ۷، ۴). همچنین به علت تأخیر فیزیولوژیکی که به صورت ذاتی در حلقه‌های بازخوردی وجود دارد، لازم است بخش اول یک حرکت دسترسی با استفاده از مکانیسم‌های پیشخوراندی و برنامه‌ریزی حرکتی کنترل شود، زیرا وضعیت دست تا زمانی که سیگنال بازخوردی بخواهد روی دستورات حرکتی در حال اجرا اثر بگذارد، به صورت چشمگیری تغییر خواهد کرد (۴-۶). در مقابل بخش دوم حرکت با توجه به در دسترس بودن بازخورد می‌تواند با استفاده از مکانیسم‌های بازخوردی کنترل شود. در مطالعه حاضر هر یک از نظریه‌ها و دو بعد آن‌ها در کنترل هر یک از این دو بخش حرکت دسترسی در قسمت‌های جداگانه توضیح داده خواهد شد، سپس در قسمت بحث و نتیجه‌گیری نظریه‌های مطرح شده بر اساس مفاهیم مشترک یکپارچه و در قالب یک مدل مفهومی برای درک بهتر چگونگی کنترل حرکت تدوین خواهد شد.

^۱ Feedforward



تصویر ۱- الف: نشان‌دهنده مدل کنترل حلقه باز است که با استفاده از اطلاعات ورودی دستورات حرکتی را برای کنترل دست ارسال می‌کند و در آن بازخورد حسی وجود ندارد. ب: یک مدل حلقه بسته را نشان می‌دهد که در آن بازخورد حسی در کنترل حرکت نقش مهمی دارد (۱۲).

به‌ویژه مدل پیشرو نقش بسیار مهمی داشته باشد (۱۹-۱۷).

مدل درونی معکوس

از آن جایی که حلقه‌های بازخوردی زیستی آهسته هستند، حرکات سریع و هماهنگ شده دست نمی‌تواند منحصرأ تحت شرایط بازخوردی اجرا شود. بنابراین فرضیه مدل‌های درونی پیشنهاد می‌کند که مغز نیاز دارد که مدل پویای معکوسی از شیء و اندام را کسب کند تا بتواند آن را از طریق یادگیری حرکتی کنترل کند (تصویر ۲ الف)، بعد از آن کنترل حرکتی می‌تواند در یک حالت کاملاً پیش‌خوراندی اجرا شود (۱۵). مدل‌های پیش‌خوراندی پیشنهاد می‌کنند که دستورات حرکتی قبل از آغاز حرکت آماده می‌شوند و سپس به درون عضلات به‌منظور اجرا شدن با حداقل توجه به تغییرات، به استثنای مرحله پایانی حرکات، انتقال می‌یابند (۲۰).

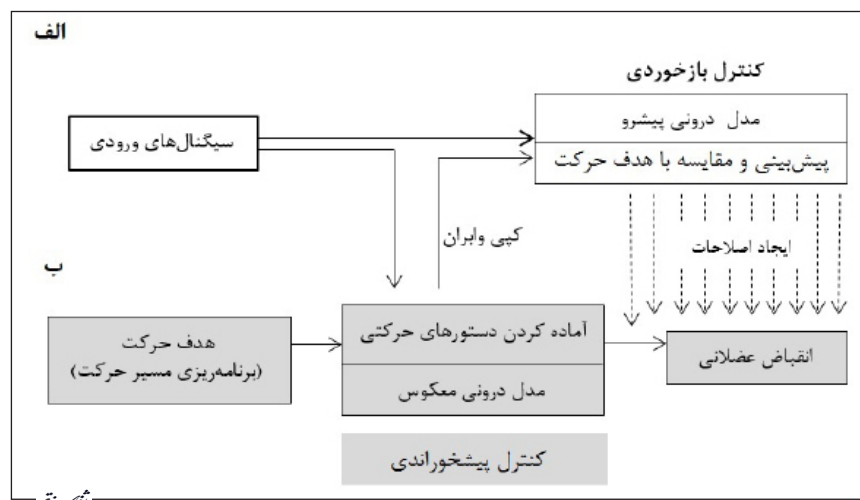
مدل درونی پیشرو

مدل پیشرو (تصویر ۲ ب) رابطه سببی بین اعمال و پیامدهای آن است و می‌تواند برای پیش‌بینی چگونگی تغییرات سیستم حرکتی در پاسخ به یک فرمان حرکتی ارائه شده استفاده شود (۲۱). مدل درونی پیشرو

می‌تواند دو بخش حرکت دسترسی را بر اساس فرایندهای کنترلی حلقه باز و بسته از هم جدا کرد. مرحله شتاب اولیه انعکاسی از پردازش حلقه باز است در حالی که مرحله کاهش شتاب بیشتر انعکاسی از پردازش حلقه بسته و بازخورد است (۱۲). تخصص عمل یافتگی نیمکره‌ای در زمینه کنترل حرکت دسترسی به این شکل می‌باشد که احتمالاً فرایندهای حلقه باز و برنامه‌ریزی حرکت در نیمکره چپ و فرایندهای حلقه بسته و اصلاح آنلاین پاسخ در نیمکره راست پردازش شوند (۱۲).

مدل‌های درونی

مدل‌های درونی پیشنهاد می‌کنند که اکتساب مهارت‌های حرکتی احتمالاً از طریق یادگیری یک مدل درونی از ویژگی‌های پویایی تکلیف در مغز به دست می‌آید (۱۳، ۱). مدل‌های درونی خود شامل دو نوع مدل‌های درونی معکوس و مدل‌های درونی پیشرو می‌باشد (۱). وجود مدل‌های درونی پیشرو و معکوس توسط مطالعات زیادی تأیید شده است (۱۴، ۱۵، ۱). به‌عنوان مثال، برای توضیح برخی از حرکات انسان مانند حرکات دسترسی یک چارچوب شامل دو نوع مدل درونی معکوس و پیشرو پیشنهاد شده است (تصویر ۲-۱۶) و احتمالاً مخچه در تشکیل این مدل‌های درونی



تصویر ۲- نشان‌دهنده مدل‌های درونی یکپارچه شده می‌باشد؛ قسمت الف: نشان‌دهنده یک مدل پیشرو می‌باشد که در آن یک کپی وایبران از دستورات حرکتی توسط مدل پیشرو دریافت می‌شود. سپس کپی وایبران (که نشان‌دهنده آن چیزی است که باید انجام شود) با اطلاعات آوران (که نشان‌دهنده آن چیزی است که در حال انجام شدن است) مقایسه می‌شود و سپس اختلاف موجود به‌عنوان خطا شناسایی می‌شود و منجر به اصلاح حرکت می‌شود؛ قسمت ب: نشان‌دهنده یک مدل معکوس می‌باشد که در آن برای دستیابی به یک تراکتوری مطلوب، دستورات حرکتی پیش‌خوراندی را آماده و سپس به اندام انتقال می‌دهد (۲۰).

نظر) استوار است (۳). بسته به نوع طرحواره، طرحواره فراخوانی (طرحواره عملکرد) یا طرحواره بازشناسی (شناسایی ادراکی)، سه منبع اطلاعاتی از چهار منبع فوق در تشکیل طرحواره نقش دارند (۲۴). بر این اساس، طرحواره اشمیت شامل دو طرحواره فراخوانی و بازشناسی می باشد (۳).

طرحواره فراخوانی: فراخوانی یک فرایند بازسازی تلقی می شود که در آن اطلاعات پس از یک زمان طولانی فراخوانی می شود که بارلت این فرایند را به وجود مدل های درونی نسبت داد (۲۵). طرحواره فراخوانی در هرتلاش رابطه بین شرایط اولیه، برنامه، پارامترها و نتایج به دست آمده از برنامه است (تصویر ۳ الف- (۲۶). در نتیجه برنامه حرکتی که شامل مجموعه ای از ویژگی های ثابت است، توسط طرحواره فراخوانی قبل از شروع حرکت فراخوانی می شود (۲۸، ۲۷) و حرکات سریع اندام را کنترل می کند (۳). بر این اساس، در یک حرکت دسترسی بخش اولیه حرکت در مرحله افزایش شتاب به وسیله حافظه فراخوانی و برنامه حرکتی قبل از اجرای حرکت کنترل می شود.

طرحواره بازشناسی: عمل این طرحواره مشابه رد ادراکی نظریه آدامز است، این طرحواره صحت عمل را با بازخورد حسی مقایسه می کند (۲۹). در واقع، ارزیابی حرکت و تشخیص خطا با طرحواره بازشناسی انجام می شود که این امر نیازمند آگاهی از پیامدهای حسی عمل و نتایج حرکت است (۳۰). طرحواره بازشناسی رابطه بین شرایط اولیه، پیامدهای حسی از قبل تولید شده توسط برنامه در حال اجرا و نتیجه حرکت است (۳۰) (تصویر ۳ ب). در حالی که حافظه فراخوانی و برنامه حرکتی قسمت سریع حرکت را کنترل می کند، حافظه بازشناسی مرحله دوم حرکت دسترسی را با استفاده از مقایسه بین پیامدهای حسی و بازخورد حاصل از حرکت برای رسیدن به نتیجه مطلوب کنترل می کند (۳۰).

روی هم رفته، نظریه طرحواره دو حالت از حافظه را عنوان می کند: حافظه فراخوانی که مسئول تولید حرکت می باشد و حافظه بازشناسی که مسئول ارزیابی حرکت می باشد. در حرکات سریع مانند حرکات دسترسی،

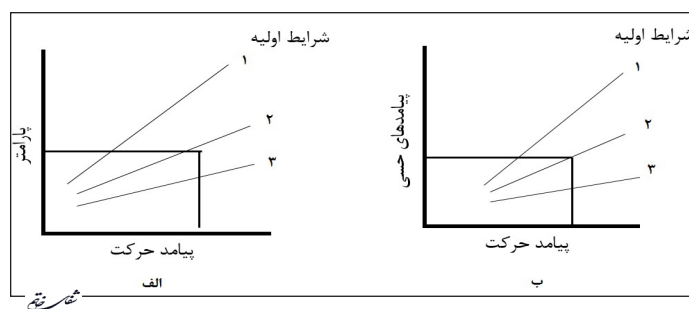
سیستم عصبی مرکزی را قادر می کند پیامدهای حسی دستورات حرکتی را پیش بینی کند (۱). در واقع مدل درونی پیشرو یک شبیه ساز عصبی است که پیامدهای حسی یک عمل را با توجه به حالت جاری و کپی و ابران از دستورات حرکتی، پیش بینی می کند (۲۲، ۱۵). توانایی قوی مدل های پیشرو در تنظیم آنلاین حرکات باعث می شود علایم خطای حرکتی به صورت پیوسته استخراج و سپس به مدل معکوس انتقال یابد.

یکپارچگی مدل های درونی معکوس و پیشرو

مدل معکوس دستورات حرکتی را برای دستیابی به یک وضعیت مطلوب قبل از آغاز حرکت آماده و به منظور اجرا شدن با حداقل توجه به تغییرات، به عضلات منتقل می کند. مدل پیشرو به موازات حرکت بر اساس یک علامت خطا که از مقایسه پیوسته اطلاعات حسی آوران از موقعیت اندام مانند دست و وضعیت هدف و کپی و ابران از دستورات حرکتی به وجود می آید، منجر به اصلاح حرکت می شود (۲۰). در واقع بازخورد درونی از طریق مدل پیشرو، قشر حرکتی را قادر می کند که پیامدهای حسی حرکتی اجرا شده را قبل از اجرای واقعی و در نتیجه پیشروی حرکات دست پیش بینی کند (۱۳). بر این اساس مدل معکوس دستورات حرکتی مناسب را صادر می کند و مدل پیشرو خطای ایجاد شده را به سرعت و قبل از تمام شدن حرکت بر اساس پیامدهای حسی ایجاد شده اصلاح می کند. به عبارت دیگر مدل معکوس پیشنهاد می کند دستورات حرکتی قبل از آغاز حرکت آماده شوند و سپس به درون عضلات به منظور اجرا شدن با حداقل توجه به تغییرات، انتقال یابند، در حالی که مدل پیشرو پیشنهاد می کند که دستورات حرکتی به موازات حرکت بر اساس یک علامت خطا که از مقایسه پیوسته اطلاعات حسی آوران از موقعیت اندام مانند دست و وضعیت هدف به وجود می آید، تولید شوند (۲۰).

نظریه طرحواره حرکتی

نظریه طرحواره حرکتی بر اساس چهار عنصر (شرایط اولیه، پارامترها، پیامدهای حسی گذشته، نتیجه مورد



تصویر ۳- اجزای نظریه طرحواره را نشان می دهد که الف: حافظه فراخوانی را نشان می دهد که با استفاده از پارامترهای حرکتی مانند نیروی اولیه و جهت اولیه، پیامد مورد انتظار مانند پاس به فاصله ۳۰ متر و همچنین شرایط اولیه مانند شیب زمین و نوع سطح زمین برنامه حرکتی مناسب را انتخاب و برنامه ریزی می کند. ب: حافظه بازشناسی را نشان می دهد که در آن بر اساس شرایط اولیه، پیامد حرکت مورد نظر و استفاده از اطلاعات حسی حرکت مورد نظر ارزیابی و اصلاح می کند (۲۹).

پیشگویانه به وجود آورده است (۳۹، ۳۸، ۳۳). روی هم رفته، نتایج مطالعاتی که به بررسی تخصص عمل یافتگی نیمکره‌های مغز در کنترل عملکردهای مختلف حرکتی پرداخته‌اند از برتری نیمکره چپ در استفاده از مکانیزم‌های پیشگویانه برای الگوهای هماهنگ و هماهنگی بین اجزای حرکت (۴۱، ۴۰، ۳۳)، کنترل توالی و زمانبندی حرکت (۴۲)، یادگیری مهارت‌هایی که نیاز به سازگاری با آشفتگی ندارند (۴۳) و کنترل اطلاعات دینامیکی (۴۴) حمایت می‌کنند که همگی بر برتری یافتگی نیمکره چپ در کنترل حرکت با استفاده از اطلاعات پیشخوراندی و مکانیسم‌های برنامه‌ریزی حرکتی تأکید می‌کنند.

تخصص عمل یافتگی سیستم نیمکره راست - دست چپ در کنترل مقاومتی

ممکن است سیستم نیمکره چپ - دست راست دقت وضعیت نهایی را با بهبود تراکتوری مؤثرتر بهبود دهد، اما سیستم نیمکره راست - دست چپ به صورت برجسته‌تری در کنترل موقعیت نهایی نقش دارد (تصویر ۴) - (۲۰، ۱۱). موافق با نتایج فوق، نتایج تحقیق اسنف و ویگلت بر برتری سیستم نیمکره راست - دست چپ در تکالیف هدف‌گزینی که نیاز به دقت فضایی بالایی دارد تأکید می‌کند (۴۵). همچنین نتایج برخی مطالعات (۲۰، ۱۱) بر برتری سیستم نیمکره چپ - دست راست برای ایجاد پاسخ‌های جبرانی در آشفتگی‌های ناگهانی که به علت افزایش ناگهانی بار ایجاد می‌شود، تأکید می‌کنند. علاوه بر این از توانایی نیمکره راست در اصلاح ناهمخوانی‌های حرکتی (۴۶) و به پایان رساندن دقیق حرکت (۴۰، ۳۸، ۳۳) حمایت شده است. به نظر می‌رسد به هنگام ایجاد اختلالات و آشفتگی‌های حرکتی و نیاز به سازگاری نیمکره راست می‌تواند راهبردهای کنترلی خود را برای رسیدن به وضعیت هدف (۴۳) و سازگاری با نیروهای جدید (۴۸، ۴۷) بهبود دهد. با توجه به برتری نیمکره راست در کنترل اطلاعات فضایی (۴۴) و استفاده از اطلاعات بازخوردی حس عمقی (۴۹) و بینایی (۴۴) احتمالاً نیمکره راست با استفاده از سیستم کنترل حلقه بسته

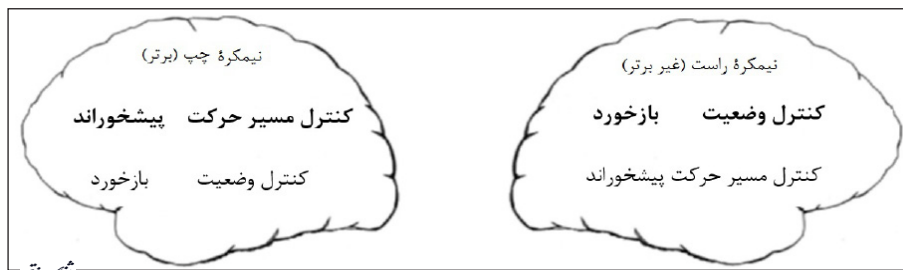
حافظه فراخوانی برنامه حرکتی و پارامترها را قبل از شروع حرکت تولید می‌کند تا حرکت مورد نظر بدون هیچگونه دخالت بازخورد محیطی شروع شود. سپس حافظه بازشناسی که وابسته به سیستم حسی است با استفاده از بازخورد ناشی از حرکت خطاهای حرکت را شناسایی و دستورات حرکتی اصلاحی برای کنترل مرحله دوم حرکت را پیش‌بینی می‌کند (۳۱).

تخصص عمل یافتگی سیستم برتر (نیمکره چپ - دست راست) در کنترل پیشگویانه و سیستم غیر برتر (نیمکره راست - دست چپ) در کنترل مقاومتی حرکت

بسیاری از مطالعات تلاش کرده‌اند تا کنترل برتر (دست/نیمکره برتر) و غیر برتر (دست/نیمکره غیر برتر) را مطابق با فرایندهای حلقه بسته یا باز از طریق کنترل شرایط بازخورد، تفکیک کنند (۱۱). هر یک از دو سیستم برتر و غیر برتر برای کارکردهای متفاوت اما مکمل تخصص عمل یافتگی دارند: سیستم برتر یعنی نیمکره چپ - دست راست^۲ برای کنترل ویژگی‌های دینامیکی مانند تراکتوری اولیه، جهت اولیه و نیروی اولیه حرکت تخصص عمل یافتگی بیشتری دارد، در حالی که سیستم غیر برتر یعنی نیمکره راست - دست چپ^۳ برای کنترل موقعیت اندام مانند رسیدن دست به هدف در نقطه پایانی حرکت تخصص عمل یافتگی بیشتری دارد (۳۲، ۲۰، ۱۱) - (تصویر ۴).

تخصص عمل یافتگی سیستم نیمکره چپ - دست راست در کنترل پیشگویانه

شواهد زیادی نشان می‌دهد که نواحی آهیانه‌ای نیمکره چپ نقش کلیدی در کنترل پیشگویانه و در نتیجه تخصص عمل یافتگی بیشتری در مکانیسم‌های پیشخوراندی و برنامه‌ریزی حرکتی دارد (۳۴، ۳۳). مطالعات قبلی ما نیز با استفاده از تحریک الکتریکی این موضوع را تأیید کرد (۳۷-۳۵). یافته‌های اخیر در افراد مبتلا به آپراکسی اندام که معمولاً به دنبال آسیب آهیانه چپ رخ می‌دهد، حمایت بیشتری از ایده میانجی‌گری آهیانه چپ در برنامه‌ریزی حرکتی و مکانیسم‌های



تصویر ۴- سیستم‌های اندام/نیمکره برتر و غیر برتر را در کنترل ویژگی‌های مختلف حرکت نشان می‌دهد. کنترل کننده موقعیت اندام در نیمکره غیر برتر و کنترل کننده تراکتوری در نیمکره برتر توسعه یافته است. همچنین کنترل کننده تراکتوری به مکانیزم‌های پیشخوراندی و کنترل کننده موقعیت اندام به مکانیزم‌های بازخوردی متکی است (۵۰).

² Left hemisphere/right hand system

³ Right hemisphere/left hand system

(۱۲). در تأیید این موضوع نشان داده شده است که آسیب به نیمکرهٔ چپ مرحلهٔ اول یک حرکت دسترسی را مختل می‌کند (۵۶). محققان استدلال می‌کنند دست راست دسترسی مستقیم به برنامهٔ حرکتی مربوط به مهارت‌ها دارد، در حالی که دست چپ تنها دسترسی غیر مستقیمی از طریق تسهیل جسم پنهان دارد (۵۷). اتصالات گسترده‌تر MI نیمکرهٔ چپ با سیستم قشری نخاعی و وجود تحریک‌پذیری بیشتر سیستم قشری نخاعی نیمکرهٔ چپ نسبت به نیمکرهٔ راست در افراد راست دست (۵۸) می‌تواند مدرکی دال بر ارتباط بین اجرا شدن برنامهٔ حرکتی از نیمکرهٔ چپ و انتقال آن از طریق مسیرهای قشری نخاعی به نخاع و اندام‌ها برای اجرا شدن باشد. در تأیید این موضوع مشخص شده است نیمکرهٔ چپ در فراخوانی و اجرای حرکات هدفمند یاد گرفته شدهٔ قبلی تخصص عمل یافتگی بیشتری دارد (۵۹، ۶۰) و آسیب به نواحی حرکتی نیمکرهٔ چپ معمولاً منجر به کنش پریشی بیشتری نسبت به آسیب نیمکرهٔ راست می‌شود (۳۹).

بنابراین بخش اول یک مهارت با استفاده از اطلاعات پیشخوانندی و به صورت سیستم کنترل حلقه باز با توجه به رابطهٔ بین وضعیت جاری اندام، پیامد مطلوب و پارامتر لازم برای رسیدن به آن پیامد مطلوب توسط نیمکرهٔ چپ برنامه‌ریزی و توسط دستورات حرکتی به نخاع و اندام‌ها برای اجرا شدن انتقال می‌یابد. در واقع مدل معکوس در نظریهٔ مدل‌های درونی، فرایندهای حلقه باز در سیستم‌های کنترلی بازخوردی، طرحوارهٔ فراخوانی در نظریهٔ طرحواره و کنترل پیشگویانه در نظریهٔ تخصص عمل یافتگی نیمکره‌ای، چگونگی کنترل بخش اول حرکت را بر اساس مکانیسم‌های یکسانی توضیح می‌دهند که نیمکرهٔ چپ در این فرایند تخصص عمل یافتگی بیشتری دارد (تصویر ۵ الف).

و استفاده از بازخورد حسی در رسیدن دست به هدف نقش برجسته‌تری دارد.

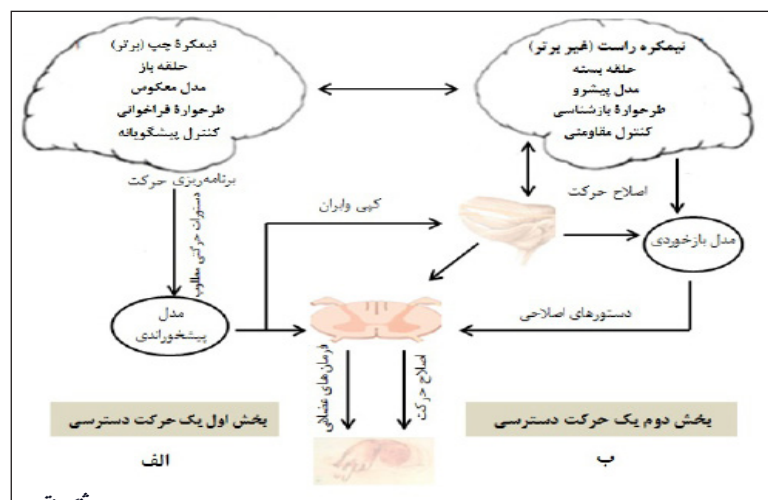
این یافته‌ها همسو با نظریهٔ یادا و ساینبورگ در زمینهٔ تخصص عمل یافتگی مغز در کنترل حرکت می‌باشد که مشتمل بر دو بخش است؛ A) کنترل پیشگویانه^۴ که مسئول کنترل مسیر و جهت حرکت از طریق برنامه‌ریزی حرکت با استفاده از اطلاعات پیشخوانندی است که با استفاده از فرایندهای حلقه باز کنترل می‌شود B) کنترل مقاومتی^۵ که مسئول کنترل دقت پایانی حرکت از طریق استفاده از بازخورد حسی- حرکتی است که با استفاده از فرایندهای حلقه بسته قابل کنترل است (۲). باید توجه داشت که کنترل پیشگویانه به بخش اول یک مهارت دسترسی و کنترل مقاومتی به بخش دوم مهارت دسترسی اشاره دارد.

نتیجه‌گیری

چگونگی کنترل بخش اول حرکت دسترسی

اکثر مهارت‌های حرکتی مانند مهارت‌های دسترسی شامل دو بخش افزایش شتاب و کاهش شتاب هستند (۵۱، ۵۲) که اولی به وسیلهٔ تغییر در اوج شتاب مشخص می‌شود و با مکانیزم‌های از پیش برنامه‌ریزی شده در ارتباط است و دومی بعد از اوج شتاب اتفاق می‌افتد و نشان داده شده است که به بازخورد حسی محیطی وابسته است (۵۳).

حرکات به وسیلهٔ کنترل پیش‌نگر آغاز می‌شوند (۲) و احتمالاً مکانیسم‌های پیشخوانندی در نواحی آهیانه‌ای و پیش حرکتی نیمکرهٔ چپ نقش مهمی را در برنامه‌ریزی و شروع اجرای حرکتی (۴، ۳۳، ۳۴، ۳۸، ۵۴، ۵۵) برای دستیابی به تراکتوری حرکت مورد نظر بر عهده دارد



تصویر ۵ - مدل یکپارچه مفهومی؛ بخش اول حرکت به وسیلهٔ فرایندهای پیشخوانندی با تخصص عمل یافتگی نیمکرهٔ چپ برنامه‌ریزی و اجرا می‌شود. بخش دوم حرکت به وسیلهٔ فرایندهای بازخوردی با تخصص عمل یافتگی نیمکرهٔ راست و مخچه به صورت آنلاین کنترل می‌شود.

⁴ Predictive control
⁵ Impedance control

چگونگی کنترل بخش دوم حرکت دسترسی

تجزیه و تحلیل کینماتیکی حرکات دسترسی نشان می‌دهد که بعد از اینکه مرحله اول حرکت به وسیله مکانیسم‌های پیشخوراندی برنامه‌ریزی و آغاز شد، در مرحله بعد یعنی مرحله کاهش شتاب، حرکت در حال اجرا نیاز دارد که با استفاده از مکانیسم‌های بازخوردی تا لحظه رسیدن به هدف کنترل شود.

نتایج مطالعات اسکيفر و همکاران (۲۰۱۲)، اسکيفر و همکاران (۲۰۰۹)، ماتا و همکاران (۲۰۱۱) نشان داد که مکانیزم‌های کنترلی نیمکره راست به صورت عمده‌ای بر فرایندهای در حال اجرا متکی است و آسیب به نیمکره راست منجر به عدم توانایی در به پایان رساندن دقیق حرکت می‌شود (۳۳، ۳۸، ۴۰). بنابراین به نظر می‌رسد که نیمکره راست در فرایندهای کنترلی حلقه بسته تخصص عمل یافتگی بیشتری داشته باشد (۵۷، ۱۱).

با توجه به توانایی قدرتمند مدل‌های پیشرو برای تنظیم آنلاین حرکت، ممکن است تعجب کنیم که چرا حرکات قبل از اجرا نیاز به برنامه‌ریزی دارند (۲۳، ۴). آزمایش‌های رفتاری نشان داده‌اند که حداقل تأخیر مورد نیاز برای یک سیگنال بینایی و یا حس عمقی به‌منظور اثر گذاشتن بر حرکات در حال انجام، ۱۰۰-۸۰ میلی‌ثانیه است در حالی که مدت زمانی حرکات دسترسی هدایت شده توسط بینایی معمولاً بین ۷۰۰-۳۰۰ میلی‌ثانیه است (۶۲، ۶۱، ۴). بر این اساس نیاز است که حرکات دسترسی تحت کنترل مکانیسم‌های از قبل برنامه‌ریزی شده شروع شوند و حلقه‌های بازخوردی حسی در پایان مسیر حرکت کنترل حرکت را به دست گیرند (۴). در تأیید این موضوع نشان داده شده است که آسیب نیمکره راست، مرحله کاهش شتاب را به شدت دچار اختلال می‌کند (۵۶).

در ارتباط با چگونگی این فرایند به نظر می‌رسد قشر آهیانه خلفی در محاسبه خطاهای حرکتی، توسط مقایسه محل هدف واقعی با وضعیت دست نقش مهمی دارد. یک فرضیه این است که قشر آهیانه خلفی یک مدل پیشرو از وضعیت دست تولید می‌کند (۴). مدارک قوی در این زمینه وجود دارد که سیگنال‌های حسی (مانند بصری، حس عمقی، شنوایی و دهلیزی)، همانند سیگنال‌های کپی و ابران از سازه‌های حرکتی، در قشر آهیانه خلفی یکپارچه می‌شوند. این مطابق با این ایده است که یکپارچه‌سازی حسی حرکتی یک ویژگی بسیار مهم از مدل‌های پیشرو است (۴) و از آن جایی که نیمکره راست در استفاده از اطلاعات بازخوردی حس عمقی (۴۹) و بینایی (۴۴) برتری یافتگی دارد، احتمالاً قشر آهیانه خلفی نیمکره راست در تشکیل این مدل پیشرو نقش برجسته‌تری خواهد داشت. علاوه بر تأخیر بین جزء اول و دوم حرکات در افراد با آسیب نیمکره راست،

این افراد همچنین خطاهای موقعیت نهایی بیشتری نشان می‌دهند. این اختلال در کنترل آنلاین سریع در افراد با آسیب نیمکره راست همسو با مطالعاتی است که بر نقش برجسته نیمکره راست در کنترل آنلاین اعمال تأکید می‌کنند (۳۳). بنابراین، علاوه بر نقش مهم مخچه (۶۴، ۶۳، ۱)، احتمالاً نیمکره راست نیز در تشکیل مدل‌های پیشرو نقش مهمی بر عهده دارد. چرا که، نتایج مطالعات از برتری نیمکره راست در اصلاح ناهمخوانی‌هایی که در طول حرکت ایجاد می‌شود (۴۶) و همچنین توانایی آن در به پایان رساندن دقیق حرکت با استفاده از اطلاعات حسی (۴۰، ۳۸، ۳۳) حمایت می‌کنند. هم راستا با این، چندین مطالعه تصویربرداری از نیمکره‌های مغز در افرادی که دچار لکنت زبان هستند، کاهش فعالیت نیمکره چپ و افزایش فعالسازی نیمکره راست را نشان می‌دهند (۱۲) که این موضوع بر نقش نیمکره راست در اصلاح آنلاین حرکت تأکید می‌کند. داف و ساینبورگ نیز عنوان می‌کنند که سازگاری با محیط‌هایی با نیروهای جدید توسط نیمکره راست، نسبت به نیمکره چپ، بهتر اتفاق می‌افتد (۴۷).

بنابراین بخش دوم یک مهارت با استفاده از اطلاعات حسی و به صورت سیستم کنترل حلقه بسته با توجه به رابطه بین وضعیت جاری اندام، پیامد مطلوب و پیامدهای حسی لازم برای رسیدن به آن پیامد مطلوب (حافظه بازشناسی) توسط نیمکره راست و مخچه برای اصلاح حرکت و رسیدن دقیق دست به هدف صورت می‌گیرد. در واقع مدل پیشرو در نظریه مدل‌های درونی، فرایندهای حلقه بسته در سیستم‌های کنترلی بازخوردی، طرحواره بازشناسی در نظریه طرحواره و کنترل مقاومتی در نظریه تخصص عمل یافتگی نیمکره‌ای چگونگی کنترل بخش دوم حرکت را بر اساس مکانیسم‌های یکسانی توضیح می‌دهند که احتمالاً نیمکره راست و مخچه در این فرایند تخصص عمل یافتگی بیشتری دارند (تصویر ۵ ب).

باید توجه داشت که مدل‌های کنترلی حلقه بسته، پیشرو، طرحواره بازشناسی و کنترل مقاومتی در واقع فرایندهای آنلاین کنترل حرکت می‌باشند که برای بازشناسی، اصلاح و کنترل حرکت بر اساس اطلاعات بازخورد حسی عمل می‌کنند، اما مدل‌های کنترلی پیشخوراندی، حلقه باز، مدل معکوس، طرحواره فراخوانی و کنترل پیشگویانه برای برنامه‌ریزی حرکت قبل از اجرا بر اساس اطلاعات پیشخوراندی عمل می‌کنند.

بر اساس نتایج تحقیقات به نظر می‌رسد که نیمکره چپ در مکانیسم‌های پیشخوراندی و بازنمایی اعمال آموخته شده درگیر است (۳۹، ۳۸، ۳۴، ۳۳) و برنامه حرکتی را قبل از شروع حرکت مونتاز و اجرا می‌کند (۶۰، ۵۹). اما باید توجه داشت که این طرح اولیه بدون تغییر نیست و مدام توسط حلقه‌های بازخوردی

بود. همانطور که در بالا ذکر شد، اکثر نظریه‌های کنترل حرکتی دارای دو بعد برنامه‌ریزی و یا فراخوانی حرکت در مرحله اول و سپس اصلاح آنلاین آن در مرحله بعد می‌باشند. به‌عنوان مثال برای یک حرکت مانند حرکت دسترسی که شامل دو بخش افزایش شتاب و کاهش شتاب می‌باشد، مکانیسم‌های برنامه‌ریزی (فرایندهای پیش‌خواندی، کنترل حلقه باز، مدل معکوس، حافظه فراخوانی، و کنترل پیش‌نگر) در مرحله اولیه حرکت درگیر می‌باشند و به نظر می‌رسد این مکانیسم‌ها در نیمکره چپ از تخصص عمل یافتگی بیشتری برخوردارند و این مرحله از حرکت را از قبل شروع حرکت برنامه‌ریزی می‌کنند. بعد از آن در مرحله کاهش شتاب که باز خورد حسی حاصل از حرکت در دسترس می‌باشد مکانیسم‌های بازخوردی آنلاین (فرایندهای بازخوردی، کنترل حلقه بسته، مدل پیشرو، حافظه بازشناسی و کنترل مقاومتی) توسط مخچه و نیمکره راست حرکت را کنترل می‌کنند. ما در چندین مطالعه با استفاده از تحریک الکتریکی و استفاده از روش‌شناسی خاصی که هر یک از مکانیسم‌های حلقه باز و بسته را در قسمت اول و دوم یک حرکت دسترسی ایجاد می‌کرد فرض تخصص عمل یافتگی نیمکره چپ در کنترل مکانیسم‌های حلقه باز در بخش اول و تخصص عمل یافتگی نیمکره راست در مکانیسم‌های حلقه بسته رسیدن به هدف در نیمه دوم حرکت دسترسی را تأیید کردیم. در نهایت هنگام نیاز به سازگاری با تغییرات ایجاد شده در حرکت نیمکره راست با کشف محرک‌های جدید در به روزرسانی بازنمایی‌های درونی که به نظر می‌رسد بیشتر در نیمکره چپ ذخیره شده باشند کمک می‌کند.

درونی به روزرسانی می‌شود (۴). بنابراین به هنگام یادگیری یک مهارت نیاز است که در پاسخ به محرک‌ها و شرایط جدید سازگاری اتفاق افتد و برنامه حرکتی در هر بار به روزرسانی شود. شواهد از این فرض حمایت می‌کند که این نیمکره راست است که در تغییر مدل‌های ذهنی ما درگیر است و این کار را با کشف محرک‌های جدیدی انجام می‌دهد که برای اصلاح حرکت مهم می‌باشند (۶۵). در تأیید این موضوع، بسیاری از مطالعات پیشنهاد می‌کنند که یک نقص عمومی در توانایی به روزرسانی بازنمایی‌های ذهنی همراه با آسیب نیمکره راست به وجود می‌آید (۶۶-۶۸). کات و همکاران بیماران با ادراک پریشی فلج نیمی از بدن را که بعد از آسیب نیمکره راست اتفاق می‌افتد بررسی کردند و نشان دادند که این بیماران در گزارش باورهای اولیه‌شان حتی زمانی که با نشانه‌های نامتجانس جدید و بزرگ مواجه می‌شوند، مقاومت می‌کنند. این به این معنی است که نیمکره راست در به روزرسانی الگوهای انتزاعی که در نیمکره چپ ذخیره شده‌اند، درگیر است (۶۹).

بنابراین، بر اساس نتایج مطالعات احتمالاً برنامه حرکتی و سیستم کنترل پیشگویانه توسط فرایندهای کنترلی آنلاین در نیمکره راست و مخچه به روزرسانی می‌شود (تصویر ۵).

هدف از مطالعه حاضر بررسی برخی از مدل‌های کنترل و یادگیری حرکتی و یکپارچه کردن آن‌ها در قالب یک مدل مفهومی جهت درک بهتر چگونگی کنترل و یادگیری حرکتی

منابع

1. Yavari F, Towhidkhan F, Ahmadi-Pajouh MA. Are fast/slow process in motor adaptation and forward/inverse internal model two sides of the same coin? *Med Hypotheses*. 2013; 81(4): 592-600.
2. Yadav V, Sainburg RL. Handedness can be explained by a serial hybrid control scheme. *Neuroscience*. 2014; 278: 385-96.
3. Todorov E. Optimality principles in sensorimotor control. *Nat Neurosci*. 2004; 7(9): 907-15.
4. Desmurget M, Grafton S. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci*. 2000; 4(11): 423-31.
5. Milner TE. A model for the generation of movements requiring endpoint precision. *Neuroscience*. 1992; 49(2): 487-96.
6. Jeannerod M. The neural and behavioural organization of goal-directed movements: Oxford University Press. 1988. p. 296.
7. Carlton LG. Processing visual feedback information for movement control. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1981; 7(5): 1019-30.
8. Beaubaton D, Hay L. Contribution of visual information to feedforward and feedback processes in rapid pointing movements. *Hum Mov Sci*. 1986; 5(1): 19-34.
9. Stroeve S. A learning feedback and feedforward neuromuscular control model for two degrees of freedom human arm movements. *Hum Mov Sci*. 1997; 16(5): 621-51.
10. Rosa M. Co-contraction role on human motor control. a neural basis. *Journal of Novel Physiotherapies*. 2015; 2015.
11. Bagesteiro LB, Sainburg RL. Nondominant arm advantages in load compensation during rapid elbow joint movements. *J Neurophysiol*. 2003; 90(3): 1503-13.
12. Haaland KY, Prestopnik JL, Knight RT, Lee RR. Hemispheric asymmetries for kinematic and positional aspects of reaching. *Brain*. 2004; 127(5): 1145-58.

13. Jordan MI, Rumelhart DE. Forward models: Supervised learning with a distal teacher. *Cogn Sci*. 1992; 16(3): 307-54.
14. Mehta B, Schaal S. Forward models in visuomotor control. *J Neurophysiol*. 2002; 88(2): 942-53.
15. Kawato M. Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol*. 1999; 9(6): 718-27.
16. Tseng Y-w, Diedrichsen J, Krakauer JW, Shadmehr R, Bastian AJ. Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation of reaching. *J Neurophysiol*. 2007; 98(1): 54-62.
17. Porrill J, Dean P, Anderson SR. Adaptive filters and internal models: multilevel description of cerebellar function. *Neural Netw*. 2013; 47: 134-49.
18. Bastian AJ. Moving, sensing and learning with cerebellar damage. *Curr Opin Neurobiol*. 2011; 21(4): 596-601.
19. Cheng K-H. Adaptive fuzzy CMAC-based nonlinear control with dynamic memory architecture. *J Franklin Inst*. 2011; 348(9): 2480-502.
20. Max L, Guenther FH, Gracco VL, Ghosh SS, Wallace ME. Unstable or insufficiently activated internal models and feedback-biased motor control as sources of dysfluency: a theoretical model of stuttering. *Contemp Issues Commun Sci Disord*. 2004; 31: 105-22.
21. Dindo H, Zambuto D, Pezzulo G. Motor simulation via coupled internal models using sequential monte carlo. *IJCAI Proceedings-International Joint Conference on Artificial Intelligence*; 2011. 2113-9.
22. Wolpert DM, Diedrichsen J, Flanagan JR. Principles of sensorimotor learning. *Nat Rev Neurosci*. 2011; 12(12): 739-51.
23. Feys P, Helsen W, Nuttin B, Lavrysen A, Ketelaer P, Swinnen S, et al. Unsteady gaze fixation enhances the severity of MS intention tremor. *Neurology*. 2008; 70(2): 106-13.
24. Salmoni AW, Schmidt RA, Walter CB. Knowledge of results and motor learning: a review and critical reappraisal. *Psychol Bull*. 1984; 95(3): 355.
25. Schmidt RA, Lee TD. *Motor learning and control*. 1988.
26. Schmidt RA, White L. Evidence for an error detection mechanism in motor skills: a test of Adams' closed-loop theory. *J Mot Behav*. 1972; 4(3): 143-53.
27. Newell KM. Schema theory (1975): retrospectives and prospectives. *Res Q Exerc Sport*. 2003; 74(4): 383-8.
28. Sherwood D, Lee T. Cognitive effort and schema theory: Implications for a new theory of motor learning. *Res Q Exerc Sport*. 2003; 74: 376-82.
29. Schmidt RA. *Motor control and learning*. human kinetics Publishers. Inc. Champaign, Illinois. 1988: p. 105-16.
30. Schmidt RA, White JL. Evidence for an error detection mechanism in motor skills: a test of Adams' closed-loop theory. *J Mot Behav*. 1972; 4(3): 143-53.
31. Nicholson DE, Schmidt RA. Timing-task duration determines post-response error-detection capabilities. *North American society for psychology of sport and physical activity annual meeting, Monterey, CA*; 1991.
32. Coelho CJ, Przybyla A, Yadav V, Sainburg RL. Hemispheric differences in the control of limb dynamics: a link between arm performance asymmetries and arm selection patterns. *J Neurophysiol*. 2013; 109(3): 825-38.
33. Schaefer SY, Mutha PK, Haaland KY, Sainburg RL. Hemispheric specialization for movement control produces dissociable differences in online corrections after stroke. *Cereb Cortex*. 2012; 22(6): 1407-19.
34. Oliveira FT, Diedrichsen J, Verstynen T, Duque J, Ivry RB. Transcranial magnetic stimulation of posterior parietal cortex affects decisions of hand choice. *PNAS*. 2010; 107(41): 17751-6.
35. Teymuri M, Saberi Kakhki A, Taheri HR, Ghanaei CHamanabad A, Darainy M. The effect of brain hemisphere stimulation and how to specialize motor task programming: a transcranial direct current stimulation study. *Journal of Neurological Sciences*. 2017; 34(3).
36. Kheravi MT, Kakhki AS, Taheri H, Chamanabad AG, Darainy M. Researching hemispheric specialization in the control of final position accuracy using the transcranial direct current stimulation. *Glob J Health Sci*. 2017; 9(7): 138-49.
37. Teymuri M, Saberi Kakhki A, Taheri HR, Ghanaei CHamanabad A, Darainy M. The use of direct current stimulation to investigate the role of each hemisphere in motor learning of reaching task. *Shefayekhatam*. 2017; 5(4): 65-75.
38. Mutha PK, Sainburg RL, Haaland KY. Left parietal regions are critical for adaptive visuomotor control. *J Neurosci*. 2011; 31(19): 6972-81.
39. Zwinkels A, Geusgens C, Van de Sande P,

- Van Heugten C. Assessment of apraxia: inter-rater reliability of a new apraxia test, association between apraxia and other cognitive deficits and prevalence of apraxia in a rehabilitation setting. *Clin Rehabil.* 2004; 18(7): 819-27.
40. Schaefer SY, Haaland KY, Sainburg RL. Dissociation of initial trajectory and final position errors during visuomotor adaptation following unilateral stroke. *Brain Res.* 2009; 1298: 78-91.
41. Mutha PK, Haaland KY, Sainburg RL. The effects of brain lateralization on motor control and adaptation. *J Mot Behav.* 2012; 44(6): 455-69.
42. Stöckel T, Weigelt M. Brain lateralisation and motor learning: selective effects of dominant and non-dominant hand practice on the early acquisition of throwing skills. *Laterality.* 2012; 17(1): 18-37.
43. Schambra HM, Abe M, Luckenbaugh DA, Reis J, Krakauer JW, Cohen LG. Probing for hemispheric specialization for motor skill learning: a transcranial direct current stimulation study. *J Neurophysiol.* 2011; 106(2): 652-61.
44. Stöckel T, Wang J. Transfer of short-term motor learning across the lower limbs as a function of task conception and practice order. *Brain Cogn.* 2011; 77(2): 271-9.
45. Senff O, Weigelt M. Sequential effects after practice with the dominant and non-dominant hand on the acquisition of a sliding task in schoolchildren. *Laterality.* 2011; 16(2): 227-39.
46. Mutha PK, Sainburg RL, Haaland KY. Critical neural substrates for correcting unexpected trajectory errors and learning from them. *Brain.* 2011; 134(12): 3647-61.
47. Duff SV, Sainburg RL. Lateralization of motor adaptation reveals independence in control of trajectory and steady-state position. *Exp Brain Res.* 2007; 179(4): 551-61.
48. Schabowsky CN, Hidler JM, Lum PS. Greater reliance on impedance control in the nondominant arm compared with the dominant arm when adapting to a novel dynamic environment. *Exp Brain Res.* 2007; 182(4): 567-77.
49. Goble DJ, Brown SH. Upper limb asymmetries in the matching of proprioceptive versus visual targets. *J Neurophysiol.* 2008; 99(6): 3063-74.
50. Sainburg RL. Handedness: differential specializations for control of trajectory and position. *Exerc Sport Sci Rev.* 2005; 33(4): 206-13.
51. Rosenbaum DA. *Human motor control.* 2nd ed. Academic press. 2009. p. 528.
52. Schmidt R, Lee T. *Motor Learning and performance,* 5th ed with web study guide. *Human Kinetics.* 2014; 336.
53. Sainburg RL, Schaefer SY. Interlimb differences in control of movement extent. *J Neurophysiol.* 2004; 92(3): 1374-83.
54. Grafton ST, Desmurget M, Alexander G. Functional anatomy of error correction during pointing without vision of the hand. *Ann Neurol* 1999; 46(3): 447.
55. Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Koyama M, et al. PET study of pointing with visual feedback of moving hands. *J Neurophysiol.* 1998; 79(1): 117-25.
56. Schaefer SY, Haaland KY, Sainburg RL. Ipsilesional motor deficits following stroke reflect hemispheric specializations for movement control. *Brain.* 2007; 130(8): 2146-58.
57. Anguera JA, Russell CA, Noll DC, Seidler RD. Neural correlates associated with intermanual transfer of sensorimotor adaptation. *Brain Res.* 2007; 1185: 136-51.
58. Serrien DJ, Ivry RB, Swinnen SP. Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat Rev Neurosci.* 2006; 7(2): 160-6.
59. Goldenberg G. *Apraxia and beyond: life and work of Hugo Liepmann.* *Cortex.* 2003; 39(3): 509-24.
60. Pearce J. Hugo Karl Liepmann and apraxia. *Clin Med (Lond).* 2009; 9(5): 466-70.
61. Hollerbach JM. Computers, brains, and the control of movement. *Trends Neurosci.* 1982; 5: 1-474.
62. Gerdes V, Happee R. The use of an internal representation in fast goal-directed movements: a modelling approach. *Biol Cybern.* 1994; 70(6): 513-24.
63. Diedrichsen J, White O, Newman D, Lally N. Use-dependent and error-based learning of motor behaviors. *J Neurosci.* 2010; 30(15): 5159-66.
64. Verstynen T, Sabes PN. How each movement changes the next: an experimental and theoretical study of fast adaptive priors in reaching. *J Neurosci.* 2011; 31(27): 10050-9.
65. Bonato M. Neglect and extinction depend greatly on task demands: a review. *Front Hum Neurosci.* 2012; 6:

195. doi: 10.3389/fnhum.2012.00195.

66. Stöttinger E, Filipowicz A, Marandi E, Quehl N, Danckert J, Anderson B. Statistical and perceptual updating: correlated impairments in right brain injury. *Exp Brain Res*. 2014; 232(6): 1971-87.

67. Shaqiri A, Anderson B. Priming and statistical learning in right brain damaged patients. *Neuropsychologia*. 2013;

51(13):2526-33.

68. Shaqiri A, Anderson B, Danckert J. Statistical learning as a tool for rehabilitation in spatial neglect. *Front Hum Neurosci*. 2013; 7: 224.

69. Vocat R, Saj A, Vuilleumier P. The riddle of anosognosia: does unawareness of hemiplegia involve a failure to update beliefs? *Cortex*. 2013; 49(7): 1771-81.