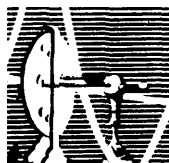


GHISLAIN JEAN ANDRÉ SAUNIER

“INTERAÇÃO PERCEPÇÃO-AÇÃO DURANTE O
PROCESSO DE INFERÊNCIA DO MOVIMENTO
HUMANO”

TESE SUBMETIDA À UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE
JANEIRO VISANDO A OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR EM
CIÊNCIAS



Universidade Federal do Rio de Janeiro
Centro de Ciências da Saúde
Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho
Rio de Janeiro - 2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Ghislain Jean André Saunier

**INTERAÇÃO PERCEPÇÃO-AÇÃO DURANTE O PROCESSO DE
INFERÊNCIA DO MOVIMENTO HUMANO**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Fisiologia), Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Fisiologia)

Orientadora: Cláudia Domingues Vargas

Rio de Janeiro
2009

Saunier, Ghislain Jean André
Interação percepção-ação durante o processo de
inferência do movimento humano / Ghislain Jean André
Saunier. Rio de Janeiro, 2009.
xiii, 123 f.: il.

Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Fisiologia) –
Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto
de Biofísica Carlos Chagas Filho, 2009.

Orientadora: Cláudia Domingues Vargas

1. Movimento biológico. 2. Processo de inferência.
3. Modelos internos da ação – Tese.
I. Vargas, Cláudia Domingues (Orient.). II.
Universidade Federal do Rio de Janeiro. Instituto
de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Fisiologia). III.
Interação percepção-ação durante o processo de inferência do
movimento humano.

Ghislain Jean André Saunier

**INTERAÇÃO PERCEPÇÃO-AÇÃO DURANTE O PROCESSO DE
INFERÊNCIA DO MOVIMENTO HUMANO**

Rio de Janeiro, 19 de novembro de 2009

Cláudia D. Vargas, Doutora, IBCCF/UFRJ (Orientadora)

Mário Fiorani Júnior, Doutor, IBCCF/UFRJ (Revisor)

Antonio Pereira Júnior, Doutor, IINN/UFRN

Eliane Volchan, Doutora, IBCCF/UFRJ

Mirtes Garcia Pereira Fortes, Doutora, UFF

AGRADECIMENTOS

Um agradecimento minha orientadora, Claudia, que aceitou de me receber no seu laboratório da UFRJ. Além disso, é por sua conta que eu posso hoje me manter no Brasil depois dos esforços para conseguir uma bolsa de doutorado e hoje de pós-doutorado que deve me permitir de ficar ainda cinco anos aqui.

Je remercie Thierry Pozzo pour m'avoir permis de bénéficier des moyens dont dispose le laboratoire qu'il dirige afin d'établir un des paradigmes présenté dans ce manuscrit. Merci également de m'avoir fait prendre conscience de la nécessité d'une approche transversale de nos thématiques de recherche.

Obrigado ao governo Brasileiro que através da concessão de uma bolsa da Capes me deu os meios de concluir de maneira confortável esse doutorado. Um agradecimento também ao governo francês, que através da concessão de uma bolsa em 2005, me permitiu de realizar no laboratório de Neurobiologia II meu primeiro período em condições ótimas.

Muito obrigado aos meus amigos e amigas do Brasil que me facilitaram a adaptação ao país deles, chegando a me fazer adotar o Brasil como segundo país. Um agradecimento particular ao pessoal do laboratório de Neurobiologia II que facilitaram bastante minha integração num ambiente novo.

Eu agradeço todas as pessoas que a um momento me ajudaram e me deram suporte durante a realização desse doutorado. Je remercie toutes les personnes qui à un moment donné m'ont soutenu et aidé durant la réalisation de ce doctorat.

Enfin, un merci du fond du cœur à mes parents qui m'ont toujours aidé, appuyé et soutenu. Je vous remercie encore de m'avoir encouragé à partir au Brésil, tout en sachant combien cela doit-vous être difficile de savoir que je vais rester ici encore pour au moins cinq années.

RESUMO

SAUNIER, Ghislain Jean André. **Interação percepção-ação durante o processo de inferência do movimento humano**. Rio de Janeiro, 2009. Tese (Doutorado em Ciência Biológica (Fisiologia))- Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2009

Essa tese de doutorado foi dedicada ao estudo das relações funcionais entre a percepção e a ação. O nosso objetivo principal foi investigar as contribuições respectivas da aferência visual e dos modelos internos da ação no processo de inferência do movimento humano. Para isso, utilizamos uma abordagem metodológica multimodal envolvendo um experimento psicofísico, um experimento neurofisiológico e um estudo de caso clínico. O estudo psicofísico consistiu em verificar se uma simulação implícita do movimento acompanhava a observação desse mesmo movimento quando a sua porção final era ocluída por meio de um anteparo. Avaliou-se ainda os efeitos de uma lesão do vermis cerebelar nessa tarefa de inferência. Finalmente, potenciais relacionados a eventos (ERP, do inglês event related potentials) foram registrados a fim de se identificar correlatos neurais relacionados ao fenômeno da permanência do movimento biológico. A análise dos nossos resultados experimentais indicou que a inferência do movimento biológico requer a utilização de modelos internos da ação baseados no emprego dos conhecimentos implícitos (cinemática e biomecânica). Verificamos que o cerebelo contribui ativamente para os mecanismos de inferência. Além disso, a análise dos ERPs revelou que o complexo temporo-parietal direito e a área frontal esquerda estão implicados na codificação da permanência do movimento biológico. O conjunto desses dados sugere que a percepção visual do movimento humano implica em uma simulação interna da ação que permite prever e antecipar as suas conseqüências. Através deste mecanismo preditivo seríamos capazes de ultrapassar a dificuldade ligada à descontinuidade espaço-temporal característica das situações de oclusão visual.

ABSTRACT

SAUNIER, Ghislain Jean André. **Interação percepção-ação durante o processo de inferência do movimento humano**. Rio de Janeiro, 2009. Tese (Doutorado em Ciência Biológica (Fisiologia))- Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2009

This thesis concerns the functional coupling between perception and action. The main objective was to investigate the contribution of the visual afferents and of the internal models of action during the process of inference of human movements. We employed a multimodal approach involving a psychophysical experiment as well as a neurophysiological investigation and a study of clinical case. The purpose of the psychophysical study was to ascertain whether an implicit movement simulation accompanied the observation of a movement whose final part was hidden. Patients with lesions of cerebellar vermis-paravermis were then evaluated employing the same task. Event related potentials (ERPs) were recorded to identify the neural correlates of the biological motion permanence. The analysis of our experimental results revealed that the inference process of biological motion requires the recall of internal models of action, which are based on the use of implicit knowledge (kinematic and biomechanical) of observed movement. We verified that the cerebellum seems to participate in the building of these simulation mechanisms. In addition, the ERP results put forward the role of the right temporo-parietal complex and a left frontal área in the codification of biological motion permanence. Taken together these data strongly suggests that the visual perception of human movement implies in an internal simulation of action which permits to predict and anticipate its consequences. Through the access of this predictive process one would overcome the spatio-temporal discontinuity characteristic of occlusion situations.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

- Figura 1. Exemplo da análise cinemática da locomoção.
- Figura 2. Ilustração da técnica de Johansson (1973).
- Figura 3. Média dos potenciais evocados durante a observação do movimento biológico.
- Figura 4. Atividade das áreas corticais durante a observação do movimento biológico.
- Figura 5. Relação entre a percepção e a ação por Prinz (1997).
- Figura 6. Representação esquemática do mecanismo de ressonância.
- Figura 7. Exemplo da resposta de um neurônio espelho da área F5.
- Figura 8. Exemplo da resposta de um neurônio espelho da área F5 em condição de visibilidade parcial.
- Figura 9. Exemplo de potenciais motores evocados durante a observação de um movimento de preensão.
- Figura 10. Cartografia EEG estatística da banda de frequência alfa 1 durante a observação do movimento.
- Figura 11. Registro da atividade da área de Broca a partir de uma grida subdural durante a observação de movimentos digitais.
- Figura 12. Somatotopia do córtex pre-motor e parietal revelada pela observação da ação.
- Figura 13. Treinamento motor e tarefa de discriminação visual.
- Figura 14. Representação esquemática das relações entre os modelos internos.
- Figura 15. Modelo da inferência dos estados mentais (MSI).
- Figura 16. Esquema do modelo de M. Arbib.
- Figura 17. Perfis de velocidade tangencial do ombro quando uma pessoa levanta-se ou senta-se.
- Figura 18. Parâmetros para a análise dos dados.
- Figura 19. Estimativa da posição final de um voluntário típico.
- Figura 20. Histograma da média dos erros constantes e variáveis para a estimativa da posição final.
- Figura 21. Estimativa da posição de desaparecimento de um voluntário típico.
- Figura 22. Histograma da média dos erros constantes e variáveis para a estimativa da posição de desaparecimento.
- Figura 23. Ilustração do paradigma do estudo eletrofisiológico de Baker et al. (2001) sobre a permanência do movimento em primata não humana.

Figura 24. Ilustração do paradigma experimental para o nosso experimento sobre a permanência do movimento biológico em humano.

Figura 25. Exemplo do posicionamento dos eletrodos segundo o referencial internacional 10-20.

Figura 26. *Statistical cluster plots* ilustrando nossos principais resultados no estudo sobre a permanência do movimento biológico em humano.

Figura 27. Grande média dos potenciais evocados dos 12 voluntários.

Figura 28. Especulação do papel do cerebelo dentro do conceito dos modelos internos da ação segundo Miall (2003).

Figura 29. Estimativa da posição final de um paciente cerebelar e um voluntário controle.

Figura 30. Histograma da média dos erros constantes e variáveis para a estimativa da posição final para os controles e os pacientes cerebelares.

Figura 31. Histograma da média dos erros constantes e variáveis para a estimativa da posição de desaparecimento para os controles e os pacientes cerebelares.

Tabela 1. Parâmetros cinemáticos dos movimentos exibidos.

Tabela 2. Características clínicas dos pacientes cerebelares.

LISTA DE SIGLAS

BM	Movimento Biológico (Biological Motion)
EEG	Eletroencefalografia
EMT	Estimulação Magnética Transcraniana (<i>Transcranial Magnetic Stimulation</i>)
ERP	Potenciais evocados relacionados a um estímulo externo (<i>Event Related Potential</i>)
F5	Área cortical localizada no córtex pré-motor ventral do macaco
IRMf	Imagem por Ressonância Magnética Funcional (<i>Functional Magnetic Resonance Imaging</i>)
MEG	Magnetoencefalografia
Movimento BTS	Movimento de sentar-se (<i>Back to Sit</i>)
Movimento STS	Movimento de levantar-se (<i>Sit to Stand</i>)
PET	Tomografia por Emissão de Póstron (<i>Positron Emission Tomography</i>)
SM	Movimento de pontos embaralhados ou movimento “ <i>scrambled</i> ”
SNC	Sistema Nervoso Central
STS	Sulco Temporal Superior
STSa	Sulco Temporal Superior anterior

SUMÁRIO

1. Introdução	1
1.1 Percepção do movimento biológico	4
1.1.1 Estudos comportamentais	6
1.1.2 Percepção do movimento biológico: inato ou resultante de uma aprendizagem?	7
1.1.3 Substrato neural e discriminação do movimento biológico	9
1.1.3.1 Eletrofisiologia	9
1.1.3.2 Medida de atividade cerebral no ser humano	10
1.1.4 Influência da motricidade sobre a percepção visual do movimento: exemplo da lei de potência 2/3	15
1.2 Ligação percepção-ação	19
1.2.1 A teoria ideomotora	19
1.2.2 A teoria da codificação comum	20
1.2.3 A teoria motora da simulação	21
1.2.4 O sistema de “ligação direta” ou mecanismo de ressonância	22
1.3 Sistema espelho	25
1.3.1 Descoberta eletrofisiológica dos neurônios espelho	26
1.3.2 O sistema espelho em humano	29
1.3.2.1 Estimulação magnética transcraniana	29
1.3.2.2 EEG e MEG	33
1.3.2.3 Imagética cerebral	36
1.3.2.4 Estudos comportamentais	40
1.4 Modelos internos da ação	44
1.4.1 As leis de Newton e Coriolis encontram-se no cérebro?	44
1.4.2 Modelo interno inverso	46
1.4.3 Modelo interno preditivo	47
1.4.4 Interação entre o modelo inverso e preditivo: o papel dos neurônios espelho	47
1.4.5 Modelagem da inferência	49
1.4.5.1 Modelo de Erlhagen	50
1.4.5.2 Modelo da inferência dos estados mentais (MSI)	50
1.4.5.3 Modelo de M. Arbib	53
2. Introdução à parte experimental	55
3. Contribuição experimental	57

3.1 A inferência de um movimento humano complexo requer a utilização de modelos internos: uma evidência comportamental	57
3.1.1 Metodologia	58
3.1.2 Resultados	65
3.1.3 Discussão	70
3.2 Correlatos eletrofisiológicos da permanência do movimento biológico em humanos	74
3.2.1 Metodologia	77
3.2.2 Resultados	80
3.2.3 Discussão	83
3.3 Predição do movimento biológico em pacientes cerebelares	85
3.3.1 Metodologia	86
3.3.2 Resultados	91
3.3.3 Discussão	94
4. Discussão geral	96
4.1 Inferência do movimento biológico e modelos internos	96
4.2 O cerebelo: um preditor do movimento biológico?	98
4.3 A rede fronto-parieto-temporal: um revelador neural do movimento ocluído	100
5. Conclusão e perspectivas	102
6. Referências	105
7. Anexos	124

1. Introdução

A evolução dos organismos multicelulares complexos caracterizou-se por um desenvolvimento do sistema nervoso que, correlacionado ao aumento das suas capacidades em realizar inferências sobre o mundo, moldou o cérebro em uma ferramenta mais preditiva do que reativa. Em particular, o cérebro humano construiu durante a sua evolução modelos internos do mundo e do corpo que são representações interiorizadas das leis físicas (Leis de Newton por exemplo) e dos conhecimentos implícitos sobre seu próprio corpo (cinemática e dinâmica), e que permite a ele agir sobre o mundo e organizar a sua sobrevivência. Assim, acredita-se que o cérebro realiza predições (A. Berthoz, *Le sens du mouvement*, 1997) que permitem ao ser humano antecipar o curso temporal das ações realizadas por outrem.

Esta tese dedicou-se a investigação dos mecanismos de inferência a fim de ampliar nossa compreensão da participação dos modelos internos e das estruturas neurais a eles associados durante a predição das ações. Acima de tudo, o que queremos dizer com o termo inferência? Tomemos o exemplo de uma pessoa desaparecendo atrás de um obstáculo. Podemos constatar que mesmo na ausência de informação visual somos capazes de estimar o momento de reaparecimento do mesmo. De fato, a descontinuidade espaço-temporal é um desafio a qual os seres humanos são diariamente confrontados e que é geralmente bem resolvido. Eles são em geral capazes de estimar corretamente a posição de objetos deslocando-se fora do campo visual. Chama-se inferência a capacidade de permanência dos movimentos mesmo quando esses são ocluídos. Em outras palavras, no presente contexto, o processo de inferência pode ser definido como a capacidade de se reconstruir a trajetória ocluída de um alvo se movendo, tornando visível o invisível.

Uma possível solução para explicar a capacidade de inferência é a utilização das informações sensoriais disponíveis para prever a futura localização de um objeto em movimento apesar de um contexto visual que pode estar perturbado por uma oclusão temporária. Contudo, a complexidade do movimento humano torna mais difícil a utilização única das aferências sensoriais durante o processo de inferência. Uma opção alternativa seria propor a participação de informações endógenas para resolver a dificuldade ligada à perda de informações sensoriais. De fato, vários estudos sugerem que o reconhecimento e a observação dos movimentos humanos

não sejam somente dependentes da informação visual, mas pode também ser influenciada pela própria experiência motora do observador (Rizzolatti e Craighero, 2004). Portanto, durante a observação de uma ação, o ser humano simularia implicitamente a ação observada implementando os programas motores necessários à sua realização (Jeannerod, 2004). Este mecanismo de simulação interiorizado (Jeannerod, 2001) permitiria também ao observador de acessar a compreensão das ações executadas por outrem na atribuição de um papel de ator. Assim, o reconhecimento e o entendimento de um movimento não seriam unicamente o resultado de um tratamento da informação aferente, mas poderiam ser também dependentes do conhecimento das regras de produção desses movimentos, como sugerido por Viviani e Stucchi (1992) na sua proposta de uma teoria motora da percepção. A descoberta dos neurônios espelho pelo grupo de Giacomo Rizzolatti (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a), reforçou significativamente esta hipótese, fornecendo um substrato neural capaz de descrever fisiologicamente a interação entre a percepção e a ação.

O objetivo geral do nosso trabalho foi de avaliar a contribuição respectiva da informação visual e dos repertórios motores num processo de inferência. Além disso, nos estávamos interessados em investigar e identificar os correlatos neurofisiológicos envolvidos nos processos preditivos gerados nos paradigmas experimentais propostos.

A primeira parte da tese dedicou-se ao estabelecimento de um quadro teórico descrevendo as principais teorias e os estudos, neurofisiológicos, comportamentais ou mesmo computacionais, apoiando a existência de uma interação contínua entre a percepção e a ação.

A segunda parte do nosso trabalho experimental apresenta três estudos. O primeiro experimento psicofísico consistiu em avaliar a contribuição respectiva da informação visual e dos modelos internos da ação durante a inferência de um movimento humano. Nós quisemos verificar se uma simulação motora implícita acompanhou o processo de inferência do movimento humano e quais foram os parâmetros utilizados pelo sistema durante o estabelecimento da predição do voluntário. O segundo estudo é um experimento de eletroencefalografia que consistiu em investigar as estruturas corticais responsáveis pela permanência espaço-temporal do movimento biológico quando a informação sensorial estava temporariamente indisponível. Enfim, nosso último experimento é um estudo de caso

clinico onde queríamos verificar a contribuição do cerebelo numa tarefa preditiva iniciada pela observação da ação.

A última parte desse manuscrito dedicou-se à discussão do conjunto dos nossos resultados experimentais, confrontando-os aos modelos e dados experimentais relatados no quadro teórico.

1.1 Percepção do movimento biológico

O termo “movimento biológico” foi introduzido em psicofísica por Gunnar Johansson (1973) e refere-se à projeção de pontos luminosos em um fundo preto que descrevem a cinemática de movimentos realizados por outrem. A técnica utilizada por Johansson para a criação de um movimento biológico inspirou-se no trabalho do médico e fisiologista francês Étienne-Jules Marey (1884). E-J Marey, interessando-se muito cedo no estudo da cinemática, desenvolveu o método da cronofotografia, precursor dos sistemas contemporâneos de tratamento e captura do movimento, o que permitiu, por exemplo, a análise cinemática da locomoção humana (figura 1).



Figura 1. Exemplo da análise cinemática da locomoção. Fotografia de Georges Demeny vestido de uma combinação preta com marcadores posicionados nas diferentes articulações e linhas brancas representando os segmentos corporais (A). Resultado da análise cinemática da marcha onde apenas os marcadores e os segmentos corporais são apresentados (B). Segundo Marey (1884).

De maneira similar ao que realizou previamente E-J Marey, Johansson filmou atores produzindo diversas ações motoras como andar, correr, dançar ou andar de bicicleta. Os atores estavam vestidos de uma combinação preta, na qual pequenas luzes posicionavam-se ao nível das diferentes articulações. O avanço técnico de Johansson consistiu na criação de filmes de curta duração mostrando os movimentos em termos cinemáticos, projetando apenas os pontos luminosos em um fundo preto (figura 2).

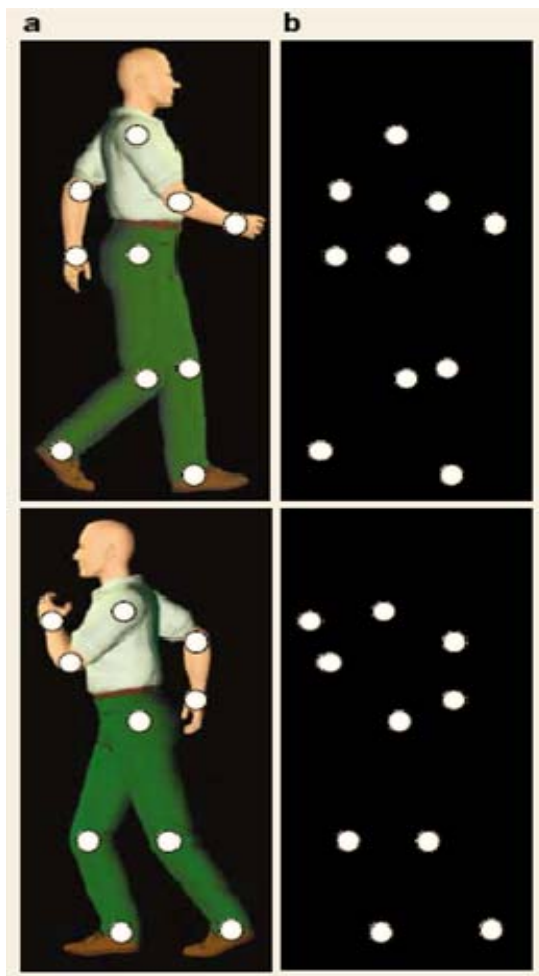


Figura 2. Ilustração da técnica de Johansson (1973). O pesquisador sueco fixava 10 lâmpadas às diferentes articulações do ator (a). Os atores eram filmados durante a realização de movimentos complexos como a marcha ou a corrida, por exemplo. A partir da projeção de vídeos mostrando o movimento dos pontos luminosos em um fundo preto (b), os sujeitos reconheciam imediatamente a ação. Extraído de Giese e Poggio (2003).

No entanto, porque essas animações de pontos luminosos receberam o nome de movimento biológico? Principalmente porque os filmes induziram nos observadores um reconhecimento rápido dessas nuvens de pontos como ações motoras facilmente identificáveis. O efeito produzido pela projeção dos filmes é descrito como « imediata e irresistível ». Portanto, a percepção unicamente da cinemática é suficiente para iniciar o reconhecimento de várias ações motoras e assim conferir um caráter biológico único a animação percebida. Posteriormente, a criação de um algoritmo (Cutting, 1978) permitiu desenvolver a técnica de apresentação dos movimentos biológicos com a ajuda da ferramenta informática.

1.1.1 Estudos comportamentais

Os trabalhos pioneiros de Johansson (1973, 1976) colocaram em evidência a facilidade com a qual o ser humano reconhece ações mesmo quando a informação visual esta reduzida a exibição do seu aspecto cinemático. Apresentando a crianças escolarizadas curtas sequências de animações biológicas, entre 100 e 500 ms, Johansson (1976) demonstrou que 200 ms são em média necessários a discriminação das diferentes ações biológicas apresentadas. Para o adulto, esse tempo pode ser mais curto chegando a 100 ms (Johansson et al., 1980) demonstrando que o reconhecimento dos movimentos biológicos requer latências muito curtas, geralmente entre 100 e 200 ms.

Os estudos do grupo de Cutting (Cutting e Kozlowski, 1977; Barclay et al., 1978) permitiram ampliar os resultados anteriores de Johansson (1973) demonstrando que o ser humano tem a capacidade de discriminar o gênero (feminino ou masculino) a partir da visualização desse estímulo (ver também Troje 2002). Além disso, a resposta dos sujeitos as animações biológicas é particularmente robusta já que a aplicação de uma máscara (gerando um ruído dinâmico aleatório composto de 100 vezes o número de pontos luminosos constituindo a animação) sobreposta ao movimento biológico não altera significativamente a capacidade do sujeito de discernir o estímulo biológico (Neri et al., 1998). Apenas a latência ligada ao reconhecimento da direção da animação aumenta em relação a situação controle sem ruído adicional.

Além disso, Loula e colegas (2005) demonstraram a capacidade dos indivíduos em identificar e reconhecer os amigos durante a realização de várias ações somente a partir da observação de curtas animações de pontos luminosos, confirmando a experiência precursora de Beardsworth e Buckner (1981). Estes resultados comportamentais (Beardsworth e Buckner, 1981; Loula et al., 2005) sugerem a que a experiência visual intervem durante o processo de discriminação. A originalidade do estudo de Loula et al. (2005) reside no fato que o reconhecimento do seu próprio movimento locomotor, para qual o indivíduo tem uma experiência visual extremamente limitada, é maior do que a discriminação do mesmo movimento realizado por um amigo ou um desconhecido. Este estudo psicofísico sugere a provável participação de mecanismos centrais, como o conhecimento motor do movimento observado, durante o reconhecimento visual do seu próprio movimento.

Posteriormente, foi demonstrado que uma alteração do estímulo, como a exibição de uma locomoção revertida, podia afetar significativamente o tempo de processamento ou até impedir o reconhecimento da ação. Esta observação apóia à hipótese que o reconhecimento do movimento biológico seja sensível ao fato que o estímulo respeita as leis físicas do mundo, como a lei da gravidade, por exemplo.

Assim, a partir da observação de uma animação biológica, o indivíduo tem a capacidade de deduzir certo número de informações como a identidade do « ator » (Loula et al. 2005), seu sexo (Barclay et al. 1978), sua orientação sexual (Ambady et al. 1999), sua habilidade em dança (Brown et al. 2006), seu estado afetivo (Pollick et al., 2001 e 2002 ; Chouchourelou et al, 2006) ou ainda o reconhecimento das diferentes expressões faciais (Bassili, 1978). Da mesma forma, Clarke et al. (2005) mostrou como a interação entre dois atores facilitava o reconhecimento das emoções (como a tristeza, a raiva, ou até mesmo repugnância) expressas pelas nuvens de pontos. Portanto, a sensibilidade ao movimento biológico é descrita como um fenômeno robusto, a partir do que é possível inferir até o estado emocional e a compreensão dos atos sociais.

A percepção do movimento biológico não se restringe apenas à observação das ações realizadas por outrem. De fato, experiências mostraram que o ser humano é capaz de reconhecer diferentes espécies animais como o camelo, a cabra, o babuíno, o cavalo e o elefante (Mather e West, 1993) ou mesmo estimar o tamanho de um cão (Jokisch et Troje, 2003) durante a projeção de animações de pontos luminosos. Além disso, a sensibilidade visual ao movimento biológico não é específico ao humano, mas é comum a várias espécies como o gato (Blake, 1993), o pombo (Dittrich et al. 1998) ou ainda o frango (Vallortigara et al. 2005).

1.1.2 Percepção do movimento biológico : inato ou resultante de aprendizagem ?

Na seqüência das investigações pioneiras de Johansson seguiu uma questão relativa à sensibilidade ao movimento biológico: é inato ou o resultado de um processo de aprendizagem?

Uma hipótese proposta é que se a preferência ao movimento biológico é inata, então ela deve estar presente no recém nascido. Fox e McDaniel (1982) se propuseram a investigar esta pergunta com recém nascidos de quatro meses de idade, medindo o tempo de fixação do olhar sobre animações biológicas ou não. Os

autores constatarem que o recém nascido demonstra claramente uma preferência pela observação dos movimentos biológicos. Além disso, as crianças não apresentam preferência pela observação do movimento biológico invertido (Fox e McDaniel 1982 ; Bertenthal et al., 1984). Hirai e Hiraki (2005) completaram esses primeiros estudos comportamentais com o registro dos potenciais evocados sensoriais em crianças de 8 meses em condições experimentais similares a essas anteriormente descritas. Os autores observam um aumento da amplitude dos potenciais evocados sensoriais no hemisfério cerebral direito durante a observação do movimento biológico, similar à amplitude registrada no adulto, e contrastando com a atividade evocada pela observação de um movimento embaralhado (“scrambled”), para o qual a cinemática dos diferentes pontos luminosos é idêntica ao movimento biológico, mas cuja relação espacial é alterada. Hirai e Hiraki (2005) deduzem desses resultados que os circuitos neurais envolvidos na percepção do movimento biológico estão maduros a partir da idade de 8 meses (ver também Reid et al., 2006). Para apoiar suas conclusões, eles fazem uso de um experimento preliminar realizado em crianças de 6 meses cuja análise dos potenciais evocados não revela nenhuma diferença entre os dois estímulos. No entanto, um estudo recente de Simion e colegas (2008) questiona os dados que pareceriam refletir a preferência à observação do movimento biológico em recém nascidos. Testando recém nascidos de dois dias de idade, os autores observam que eles exprimem espontaneamente uma preferência para a observação de animações biológicas. Seus dados suportam a hipótese de que a percepção do movimento biológico é uma capacidade intrínseca do sistema visual. Além disso, Pavlova et al. (2001) demonstraram que a percepção do movimento biológico varia ao longo da infância com uma capacidade para as crianças de 5 anos em distinguir as formas humanas das não humanas (animais quadrúpedes ou aves, por exemplo), semelhante ao que foi medido numa população adulta e melhor do que em crianças de 3 anos de idade.

O conjunto desses dados experimentais sugere que a preferência perceptiva ao movimento biológico é como o Johansson (1975) hipotizou, um processo extremamente precoce. A capacidade de discriminar o movimento biológico poderia ser consequência de uma rede neural especializada, cujo tempo de maturação explicaria a ausência de preferência ao estímulo biológico na criança de menos de 3 meses. No entanto, esta interpretação requer investigações mais amplas.

1.1.3 Substrato neural e discriminação do movimento biológico

Durante a última década, a identificação do lócus neural envolvido na percepção do movimento biológico tem sido o alvo de intensas investigações em seres humanos.

1.1.3.1 Eletrofisiologia

Os trabalhos precursores sobre as estruturas neurais participando da percepção do movimento provém de experimentos eletrofisiológicos realizados em primatas não humanos. Eles evidenciaram a existência de uma população de células corticais localizadas no sulco temporal superior (STS) que tem por particularidade, entre outras, de responder a observação de rostos, dos membros ou ainda movimento do corpo inteiro (Puce e Perrett, 2003). Além disso, uma pequena proporção das células (20%) responde seletivamente aos movimentos do corpo materializado pela exibição de uma animação de pontos luminosos definido previamente como movimento biológico (ver Puce e Perrett, 2003). O grupo de Perrett (Jellema et al., 2000 ; ver também Jellema et al., 2002) colocou em evidência a participação do STS durante a observação de ações manuais descrevendo, por exemplo, a manipulação ou o alcance de um objeto, mas que fica inibido quando o objeto é manipulado com uma ferramenta. Esses neurônios parecem, portanto codificar as interações espaço-temporais entre o efetor biológico e o objeto propriamente dito.

Além disso, durante a observação de um ser humano desaparecendo atrás de um anteparo, uma pequena percentagem da população de células do STS anterior do macaco responde maximamente (Baker et al., 2001). Uma interpretação desta resposta neural seria a codificação da permanência espaço-temporal do movimento na ausência de informação sensorial, codificando a presença e a localização do movimento recém ocluído.

No entanto, uma questão permanece recorrente quanto ao papel do STS: sua especificidade a observação dos movimentos biológicos é apenas a consequência do seu envolvimento no tratamento da informação visual? Dados experimentais mostram que esse não parece ser o caso, já que informações provenientes do córtex motor podem modular a atividade do STS em primatas (Hietanen e Perrett 1996) e humanos (Iacoboni et al. 2001 ; Nishitani e Hari 2002). A questão relativa à

contribuição respectiva das diferentes áreas corticais envolvidas na percepção visual do movimento biológico será discutida no parágrafo seguinte.

1.1.3.2 Medida da atividade cerebral no ser humano

As técnicas neurofisiológicas modernas (imagética por ressonância magnética funcional: IRMf, estimulação magnética transcraniana: EMT, eletroencefalografia: EEG, magnetoencefalografia : MEG) permitiram a identificação de numerosas áreas cerebrais envolvidas na percepção do movimento. Apresentaremos os experimentos neurofisiológicos recentes cujo tema de estudo foi à percepção do movimento biológico.

O principal paradigma experimental utilizado pelos diferentes grupos de pesquisa consiste na observação passiva de uma dezena de pontos luminosos descrevendo mais freqüentemente a cinemática da locomoção humana. Geralmente a condição controle consista na observação de um movimento de pontos embaralhados ou « scrambled » e em alguns estudos de um movimento invertido.

Bonda et al. (1996) identificaram, com a ajuda da tomografia por emissão de positrão (PET), a região do STS posterior como respondendo especificamente no movimento biológico. Esses primeiros resultados foram em seguida replicados durante estudos de IRMf realizados por Grossman e Blake (2001, 2002) confirmando a especificidade da região temporal superior ao movimento biológico. Grossman e Blake (2001) quantificaram uma ativação maior do STS durante a observação do movimento biológico invertido que durante a observação do movimento scrambledmas que, no entanto, manteve-se inferior a ativação registrada durante a percepção do movimento biológico. Além disso, paradigmas de imagética mental utilizando um movimento biológico, mostraram-se suficientes para recrutar o STS, no entanto, em proporções inferiores do que a observação do estímulo (Grossman e Blake, 2001). Uma hipótese plausível para explicar este resultado é que o STS armazenaria uma representação visual dos movimentos observados diariamente que seria utilizada durante a evocação forçada deste mesmo movimento.

Diversas investigações revelaram também a participação das áreas MT/V5 durante a observação de animações de pontos luminosos ou ainda durante a visualização de fotografias evocando um movimento implícito (Kourtzi e Kanwisher, 2000) independentemente da natureza (biológica ou não) do estímulo exibido (Bonda et al., 1996 ; Grossman e Blake, 2002 ; Peuskens et al., 2005). Esses dados

experimentais confirmam a importância da área MT/V5 durante a detecção dos movimentos implícitos e reforçam ainda um pouco mais a especificidade da área STS ao processamento do movimento biológico. Um experimento recente de Gorssman et al. (2005) confirma essa hipótese. Os autores utilizaram a EMT para criar uma « lesão virtual » e transitória de regiões cerebrais alvo: o STS posterior do hemisfério cerebral direito e MT/V5 do hemisfério cerebral esquerdo, como sítio controle porque é altamente sensível a detecção de todos os tipos de movimentos. A tarefa experimental consistiu em discriminar movimento biológico (invertido ou não) de movimento « scrambled » num ambiente ruidoso pela aplicação de uma máscara de pontos dinâmicos. Os autores verificaram uma queda no desempenho dos indivíduos em discriminar os movimentos biológicos imediatamente após a inibição transitória do STS. Mais interessante é o fato que a performance do sujeito fica idêntica a situação controle durante a observação do movimento biológico invertido após inibição do STS, reforçando a hipótese da especificidade desta área cortical ao tratamento do movimento biológico.

Estudos de EEG completaram os experimentos previamente descritos acima, proporcionando conhecimentos sobre as latências das respostas corticais a observação das animações biológicas. Hirai et al. (2003) mostraram, por exemplo, que os potenciais evocados ao nível do eletrodo T6 (que a literatura reconhece como correspondendo a área do STS do hemisfério cerebral direito) caracterizam-se pela existência de dois picos negativos aparecendo 200 ms e 240 ms após o aparecimento do estímulo biológico. O primeiro pico é interpretado como sendo uma resposta ao tratamento do estímulo do movimento independentemente da natureza biológica ou não dele. O segundo pico, de uma latência média de 240 ms, refletiria o tratamento específico do STS pela natureza biológica da animação percebida. Além dessas informações temporais, a amplitude desses dois picos negativos é significativamente mais pronunciada durante a observação de um movimento biológico que um movimento não biológico (figura 3).

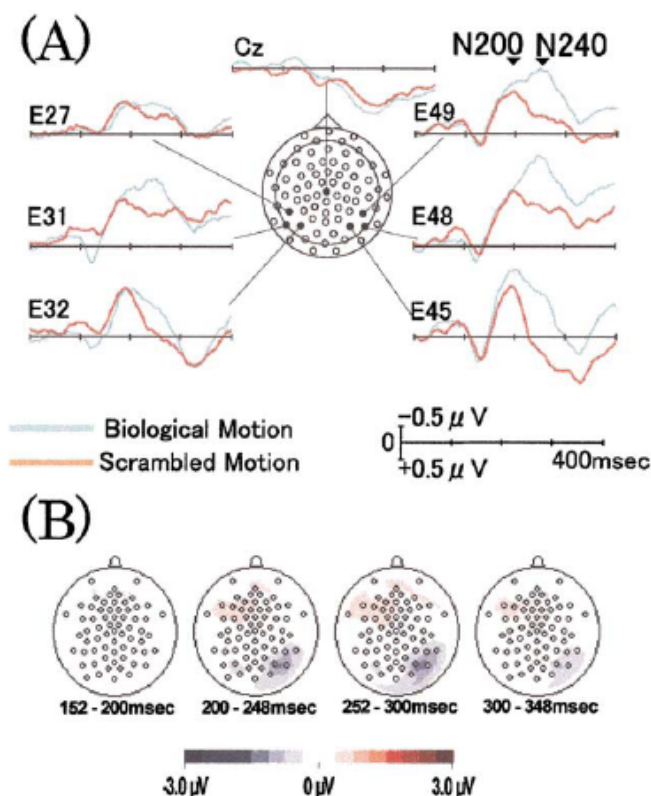


Figura 3. (A) Média dos potenciais evocados ($n=12$) suscitada pela observação dos movimentos biológicos (azul) e « scrambled » (vermelha). (B) Distribuição na superfície do escalpo das diferentes amplitudes entre as diferentes condições (biológica – « scrambled »). Depois de uma latência de 200 ms constataram uma diferença clara entre a observação do movimento biológico e do movimento « scrambled » na região occipito-temporal direita. Os círculos indicam o posicionamento de cada um dos eletrodos. Segundo Hirai et al. (2003).

Mais recentemente, Jokisch et al. (2005) completaram os resultados anteriores, observando a correlação entre a amplitude dos potenciais evocados da região STS do hemisfério direito e a orientação do movimento biológico: a amplitude era menor durante a observação dos movimentos de locomoção invertidos.

Grossman et al. (2004) investigaram também o efeito do treinamento sobre a região STS. Os autores ensinaram os indivíduos a discriminar os movimentos biológicos dos movimentos « scrambled » num ambiente fortemente ruidoso pela aplicação de uma máscara de pontos dinâmicos. Após o treinamento, os voluntários foram mais eficientes para discriminar os movimentos biológicos. Este resultado acompanhava-se de uma correlação positiva entre a performance perceptiva e o nível de ativação na área STS. Essa aprendizagem expandiu-se também a percepção de animações biológicas para a percepção de animações biológicas as quais o voluntário ainda não havia sido submetido. Este resultado indica que o

sujeito não memoriza somente os exemplos específicos utilizados durante o treinamento, mas que existe uma transferência da capacidade de discriminar o movimento biológico mesmo quando o voluntário é desprovido de uma primeira experiência visual das ações observadas. Os resultados da IRMf mostram um aumento da atividade do STS após o aprendizado durante a observação de novas animações. O grau de aprendizagem parece então positivamente correlacionado ao aumento da ativação da região STS.

O conjunto destes estudos de neuroimagem e de EMT sugere que existe dentro do STS um tratamento específico das cinemáticas biológicas. No entanto, uma das limitações dessas técnicas é o trabalho por região de interesse, negligenciando, por exemplo, a análise das regiões corticais motoras. Assim, Saygin e cols (2004) propuseram-se a investigar a participação das regiões motoras durante a percepção do movimento biológico. Os sujeitos foram convidados a observar animações biológicas e « scrambled » e os autores constataram que uma atividade da área pre-motora acompanhava a do STS durante a percepção do movimento biológico. Este estudo de neuroimagem é o primeiro, ao nosso conhecimento, a demonstrar a participação do sistema motor durante a percepção de animações biológicas tais como Gunnar Johansson as definiu. Este resultado sugere que a observação passiva dos movimentos biológicos é suficiente para iniciar o recrutamento do sistema motor (figura 4).

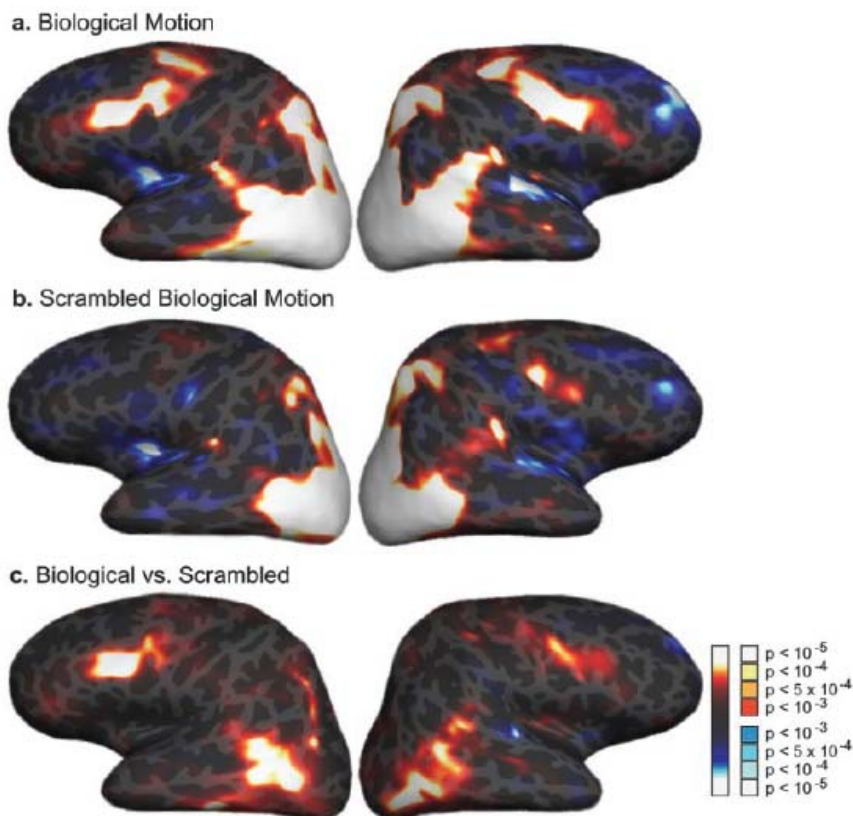


Figura 4. Resultados estatísticos das diferenças de ativação das áreas corticais exibidas numa vista lateral dos hemisférios cerebrais de um único participante para a condição (a) movimento biológico (vs controle), (b) movimento « scrambled » (vs controle) e (c) o contraste entre o movimento biológico vs movimentos « scrambled ». A barra de cores é utilizada para descrever os resultados de ativação em relação à situação controle (a e b) e as diferenças de ativação entre os dois estímulos em movimento (c). Extraído de Saygin et al. (2004).

Recentemente, Saygin (2007) ampliou seus resultados anteriores com dados clínicos. Ela verificou a capacidade de reconhecer os movimentos biológicos em dois grupos de pacientes distintos, os primeiros apresentando uma lesão do STS e os últimos com uma lesão no córtex pré-motor (áreas de Brodmann 44 e 45 expandido a área 6), e observou nos dois grupos um déficit da capacidade de discriminar as animações biológicas. Saygin (2007) concluiu que as áreas STS e pré-motora são indispensáveis à percepção do movimento biológico. No entanto, como reconhece o próprio autor, uma das limitações do seu estudo de IRMf permanece na incapacidade de identificar com precisão o papel funcional de cada uma destas regiões corticais nesse processo.

Esta interrogação é hoje central no campo de investigação sobre a percepção do movimento biológico. Uma especulação plausível e atraente para explicar a participação do córtex pré-motor durante a tarefa de reconhecimento do movimento

biológico é que iria fornecer a informação necessária à categorização da entrada visual como biológica. As conexões cortico-corticais, tanto diretas como indiretas (via córtex parietal inferior), ligando a área pré-motora ao STS apóiam esta hipótese (Keysers e Perrett, 2004; Catani et al., 2005). Portanto, a assimilação das informações motoras por uma área de integração multissensorial como o STS conferiria a animação de pontos luminosos sua natureza biológica. Novas experimentações neurofisiológicas precisam ser realizadas, combinando a EEG com IRMf ou EMT, para melhorar nosso conhecimento da contribuição respectiva do córtex pré-motor e da área STS na percepção do movimento biológico. Além disso, foi mostrado também o envolvimento do cerebelo durante a percepção do movimento biológico (Vaina et al., 2001; Sokolov et al., 2009) mesmo ainda existindo resultados na literatura que não corroboram tal participação (Jokisch et al., 2005).

A próxima parte visa demonstrar como uma lei motora, como a lei de potência $2/3$, pode restringir a percepção de um movimento biológico cuja denominação aqui se refere ao emprego de um único ponto luminoso.

1.1.4 Influência da motricidade sobre a percepção visual do movimento: exemplo da lei de potência $2/3$

Os trabalhos do grupo de Paolo Viviani descreveram a lei de potência $2/3$ (ver Viviani, 2002). Eles demonstraram que a produção de gestos gráficos ou de escrita, por exemplo, caracterizam-se pelo respeito a constantes motoras, os quais refletem as restrições exercidas durante a realização do movimento. Portanto, a existência de constantes, tais como certas regularidades cinemáticas comuns, fornecem ao movimento o seu caráter biológico. Assim, Viviani e Terzuolo (1982) colocaram em evidência a existência de uma relação entre a velocidade da ponta da caneta e a curvatura das trajetórias durante a realização de movimentos de tracejar. A geometria da trajetória e a cinemática parecem ligadas e restringidas por uma lei de potência: a lei de potência $2/3$ para qual a velocidade tangencial é diretamente dependente da curvatura. Em outras palavras, quanto maior a geometria da curva, menor a velocidade tangencial do movimento, e o inverso é verdade para as porções retas do movimento. Esta relação está formalizada pela equação seguinte: $V(t) = K [R(t)/(1+\alpha R(t))]^{1-\beta}$ (Lacquaniti et al., 1983). $V(t)$ representa a velocidade instantânea e $R(t)$ o raio da curvatura ao momento t . K é o ganho de velocidade α esta entre 0 e

0,1 e, finalmente, o expoente β é uma constante cujo o valor é próximo de $2/3$. A existência desses invariantes cinemáticos foi interpretada em termos de conhecimento implícito das restrições motoras, refletindo os mecanismos de planejamento motor, e generalizável à produção de movimentos de escrita, de desenho ou ainda de seguimento ocular (ver Viviani, 2002).

Surgiu então a questão de saber se esse conhecimento motor implícito poderia influir sobre a percepção visual do movimento observado e qual seria essa influência? Viviani e Stucchi (1992) desenvolveram um paradigma original para buscar uma primeira resposta a esta interrogação. Os voluntários deviam observar o deslocamento de um ponto luminoso sobre uma tela de computador descrevendo uma trajetória elíptica ou pseudo-aleatória. Através do uso do teclado do computador, os participantes ajustavam a valor do expoente β até obter um deslocamento do ponto que o parecessem o mais uniforme possível. Os resultados mostram que a valor β escolhido pelos voluntários é o que caracteriza a lei de potência $2/3$. Portanto, a velocidade de deslocamento do ponto luminoso que parece uniforme ao olhar do sujeito é uma velocidade respeitando uma lei de potência $2/3$, para qual a velocidade varia de acordo com os princípios que regem a produção do movimento. Além disso, é interessante constatar que quando a velocidade do ponto é constante ($\beta=0$) o movimento é percebido com acelerando nas partes planas e desacelerando nas partes curvas. Os autores concluem que a percepção de uma velocidade uniforme corresponde à percepção da velocidade respeitando as leis biológicas de produção desse movimento como a co-variação velocidade-curvatura. Um segundo exemplo da influência do conhecimento implícito das regras de produção motoras sobre o sistema perceptivo é fornecido por Viviani e Stucchi (1989). Utilizando um paradigma visual semelhante ao estudo previamente descrito, os autores apresentaram aos voluntários um ponto luminoso descrevendo uma trajetória elíptica cujo perfil de velocidade respeitava a lei de potência $2/3$. Somente, quando esta trajetória tendia gradualmente a descrever a geometria de um círculo e não mais de uma elipse, mas cujo perfil de velocidade continuasse a respeitar um perfil de velocidade elíptica, os participantes continuavam a perceber uma elipse e não um círculo. Estes resultados confirmam a hipótese de que o conhecimento motor implícito pode influenciar diretamente os mecanismos visuais de discriminação e de reconhecimento do movimento. Em outras palavras, os mecanismos de planejamento e de programação do movimento parecem pelo menos interferir senão

restringir o tratamento perceptivo dos movimentos. Esta conclusão é o corpo da teoria motora da percepção proposta em psicologia por Viviani e Stucchi (1992) na qual a percepção visual dos movimentos humanos é dependente do conhecimento motor que o sujeito tem do mesmos.

Muito recentemente, um estudo de IRMf (Dayan et al., 2008) propôs-se a identificar os correlatos neurais da lei de potência $2/3$ a partir do uso do paradigma da elipse. Os experimentadores manipularam a relação entre a velocidade do ponto luminoso e a curvatura da elipse para gerar três padrões distintos do movimento do alvo: um movimento respeitando a lei de potência $2/3$, um movimento com a velocidade constante e um movimento para o qual estava aplicado o inverso da potência $2/3$ (onde a velocidade do ponto desacelera nas partes planas e acelera nas partes curvas). Os resultados mostram uma ativação maior nas áreas corticais dedicadas à produção motora durante a observação dos movimentos respeitando a lei de potência $2/3$. Os autores afirmam que as representações motoras são sensíveis a cinemática e aos invariantes geométricos caracterizando as ações biológicas. Isso seria possível pela existência de um código neural comum entre a produção motora e a percepção do movimento como defendido pelo grupo de Wolfgang Prinz (Prinz, 1997; Hommel et al., 2001).

Jean Pierre Orliaguet e colegas (1997) demonstraram que a influência da lei de potência $2/3$ não podia restringir-se unicamente a percepção do movimento, podendo também afetar as capacidades antecipatórias do ser humano. Por exemplo, durante experimentos onde eles usaram a escritura cursiva como paradigma, os voluntários deviam antecipar a letra que seguia o aparecimento de um *l* se escrevendo na tela do computador e que pertencia ao diagrama *ll*, *ln* ou *le*. Os resultados demonstram que os voluntários têm a capacidade de escolher entre um *l*, um *n* ou um *e*, e de corretamente identificar a letra que segue a produção motora do primeiro *l* (Kandel et al., 2000a ; Orliaguet et al., 1997). Este resultado explica-se pelo fato que a cinemática do primeiro *l* é a consequência da letra seguinte e difere em função dele (*l*, *e* ou *n*). O participante teria a capacidade de usar este conhecimento motor implícito para elaborar uma antecipação perceptiva permitindo a ele de prever corretamente a identidade da letra por vir. Um experimento complementar de Kandel et al. (2000b) propôs-se identificar o componente cinemático usado pelo sujeito durante o processo de antecipação perceptiva. A metodologia utilizada foi semelhante a do seu estudo anterior à diferença notável de

que a duração dos movimentos do primeiro / foi idêntica em todas as condições e somente os perfis de velocidade mantiveram as suas diferenças. Os resultados psicofísicos indicam que nesta condição experimental a antecipação perceptiva dos participantes é sempre corretamente realizada, sugerindo que o estabelecimento da predição baseia-se nos índices motores (diferença entre os perfis de velocidade) ao invés de uma inferência temporal (duração do movimento). Chaminade et al. (2001) estudaram a atividade das áreas cerebrais durante estas tarefas de antecipação perceptiva do movimento de escrita. Os autores identificaram a ativação do opérculo frontal esquerdo (área de Broca), do lóbulo parietal posterior além dos circuitos fronto-parietais classicamente envolvidos no planejamento e no controle dos movimentos humanos, demonstrando um recrutamento das estruturas cerebrais motoras durante uma tarefa de antecipação perceptiva.

O conjunto destes estudos sobre a percepção visual do deslocamento de um único ponto luminoso mostra a sensibilidade do sistema visual às regras cinemáticas do movimento e como essas regras de produção motora podem diretamente influenciar a capacidade de reconhecimento ou de antecipação do movimento. Estes estudos psicofísicos sugerem então uma interação entre o sistema visual e o sistema motor, no lugar da clássica dicotomia que tem sido proposto, para explicar o funcionamento desses dois mecanismos

A seção seguinte destina-se a expor algumas das teorias promovendo a existência de uma ligação funcional entre os processos de percepção e os mecanismos de ação.

1.2 Ligação percepção-ação

A idéia que a ação e a percepção estejam intimamente ligadas não é nova. Por exemplo, William James propõe nos *Princípios de Psicologia* (1890) que « cada representação mental de um movimento desperta numa certa medida o movimento real que é o alvo dessa representação» (traduzido do inglês). No entanto, a tese de que as representações da ação possam ser recrutadas tanto durante a observação quanto durante a imaginação do movimento foi só recentemente aceita (Jeannerod 1994 et 1999 ; Prinz 1997). A descoberta pelo grupo de Giacomo Rizzolatti, dos neurônios espelho no início da década 1990 (ver o próximo capítulo dedicado a essa descoberta) fez muito para a recente aceitação científica de tal visão.

A hipótese da existência de estruturas neurais comuns à percepção de um movimento e a realização desse mesmo movimento permitiu o desenvolvimento de diferentes correntes teóricas cujos detalhes são apresentados abaixo.

1.2.1 A teoria ideomotora

A idéia fundadora do conceito ideomotor, desenvolvido durante o século 19 (Herbart, 1825; Lotze, 1852), apóia-se sobre a hipótese que a observação de um movimento induz o observador a realizar a mesma ação. A corrente de pensamento Alemã interessou-se ao desenvolvimento de uma teoria ideomotora do controle da ação para propor uma solução que permite ultrapassar a diferença entre o corpo e o « espírito », um dos principais problemas filosóficos desde Descartes (1596-1650). Em 1825, Herbart descreveu as ementas fundadoras do controle ideomotor da ação que ele subdivide em duas partes. Numa primeira fase « o espírito » constata que a produção de um movimento corporal acompanha-se de retroalimentação sensorial. Numa segunda fase, «o espírito» teria a capacidade de imitar as ações de outrem antecipando as conseqüências sensoriais do movimento a reproduzir. Em conseqüência, a relação entre o movimento e suas conseqüências sensoriais pode ser utilizada inversamente a fim de iniciar o movimento a imitar. A teoria ideomotora postula que a realização do movimento e a percepção das suas conseqüências conduzem a uma codificação do padrão motor e das conseqüências perceptivas associadas a ele. Quando o sujeito toma consciência das codificações motoras e perceptuais correspondentes a um dado padrão motor, então ele tem capacidade de iniciar uma ação intencional.

Esta hipótese é ainda hoje considerada como correta (Hommel, 1996 et 1998 ; Prinz, 1990 et 1997) e tem influenciado particularmente a corrente alemã fundadora da teoria da codificação dos eventos (do inglês Theory of Event Coding) ou da codificação comum (do inglês Common Coding) proposta por Wolfgang Prinz e o seu grupo de pesquisa (Prinz, 1997; Hommel, 2001).

1.2.2 A teoria da codificação comum

A teoria da codificação comum ou teoria da codificação de eventos (Prinz, 1997 ; Hommel et al., 2001) propõe-se a caracterizar os *links* entre percepção e ação. Para isso, esse modelo postula que os eventos percebidos e as ações planejadas compartilham um domínio representacional comum. A arquitetura do modelo compõe-se de dois níveis: o nível superior dentro do qual as codificações sensoriais e motoras compartilham certas características comuns, e o nível inferior onde as codificações sensoriais e motoras diferem em relação aos seus respectivos formatos fisiológicos (figura 5). A proposta de Prinz (1997) envolve, em consequência, a existência de um isomorfismo parcial entre os códigos aferentes e eferentes. Quando um movimento se realiza, uma associação cria-se entre o padrão motor gerado e os efeitos sensoriais associados a ele. Mais interessante é o fato de que esta associação pode ser utilizada de maneira inversa de tal maneira que o movimento é induzido pela antecipação ou pela percepção dos seus efeitos sensoriais (Hommel et al., 2001).

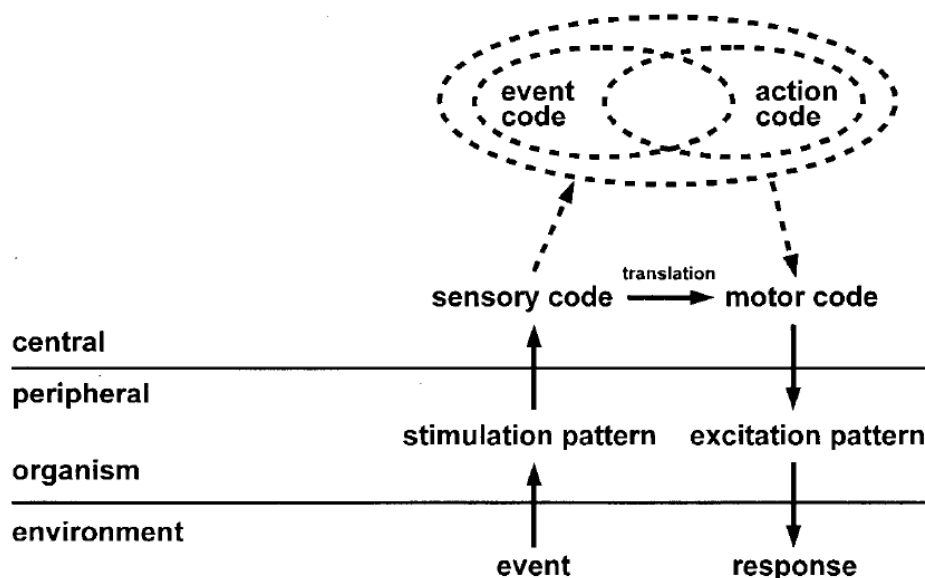


Figura 5. *Relações entre a percepção e a ação por Prinz (1997). Parte inferior: separação das codificações (códigos sensoriais, códigos motores, e tradução de um para outro). Parte superior: codificação comum (códigos dos eventos, códigos da ação, e indução dos dois).*

Os neurônios espelho, com características visuo-motoras particulares (ver o próximo capítulo), são considerados como o substrato biológico desta teoria.

1.2.3 A teoria motora da simulação

O quadro teórico da simulação constrói-se a partir dos dados experimentais acumulados durante os vinte últimos anos no domínio das ciências cognitivas. Um dos conceitos fundamentais dessa proposta tem por alvo a percepção das ações realizadas por outrem. Alvin Goldman (1989, ver também Goldman, 2008) propõe que a simulação da ação consiste em combinar a nossa perspectiva com a do outro produzindo as respostas que nós criaríamos estando em situação semelhante. O argumento importante que condiciona a teoria da simulação defendida por Goldman (1989) reside no conceito de primeira pessoa, significando que a atribuição das intenções a outrem opera através da introspecção. Na mesma linha, Marc Jeannerod (2001 et 2004) propõe a teoria motora da simulação cujo conceito apóia-se sobre a existência de representações endógenas da ação (Jeannerod, 1999), as quais são recrutadas tanto durante tarefas executivas (ação) quanto não executivas (imagética e observação da ação). Muitos estudos de neuroimagem cerebral confirmam essa idéia do princípio de equivalência funcional entre a realização de

uma ação, a sua imaginação ou até mesmo a sua observação (para uma revisão ver Grèzes e Decety, 2001). Foi, por exemplo, demonstrado um aumento da resposta hemodinâmica no giro frontal inferior, no lóbulo parietal inferior e no sulco temporal superior quando o sujeito observa passivamente e com atenção um movimento de preensão (Grafton et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996b). Uma interpretação desse resultado sugere que a percepção visual do movimento acompanha-se de uma simulação motora implícita baseada sobre os próprios repertórios motores do sujeito (Jeannerod, 2001). De fato, enquanto o processo de imagética motora (Decety et al., 1994 ; Grèzes e Decety, 2001) é consequência de um processo de simulação consciente, os estudos relativos à ativação do sistema motor durante a simples observação de movimentos ou de ações revelam uma simulação motora implícita da cena visual observada (Rizzolatti et al., 1996b ; Saygin et al., 2004 ; Calvo-Merino et al., 2005 ; Calvo-Merino et al., 2006). Assim, o sistema motor não é apenas dedicado à realização de ação, mas participa de um processo mais geral de simulação explícita (imagética) ou implícita (observação) incluindo as áreas corticais dedicadas ao planejamento e a preparação motora (Jeannerod, 2005). Em outras palavras, a percepção visual do movimento biológico é uma ação implicitamente simulada (Jeannerod, 2001).

Apresentado desta maneira, o processo de simulação fornece um quadro teórico da cognição motora dentro do qual é possível de compreender a capacidade de um sujeito de inferir as intenções e os estados mentais do outro, a partir da observação de ação realizada por ele (Gallese e Goldman, 1998).

1.2.4 O Sistema de « ligação direta » ou mecanismo de ressonância

Rizzolatti e seus colaboradores (2001a, 2002) sugerem a existência de uma correspondência direta entre a percepção e a ação, sugerindo que « a ação é compreendida quando a observação provoca a ressonância do sistema motor do observador » (Rizzolatti et al., 2001a, p. 661). Esta teoria postula que a observação das ações é diretamente ligada às representações motoras dessas. Esse mecanismo de ressonância é automático e serve ao reconhecimento imediato das ações realizadas por outrem. Assim, « sempre que um indivíduo percebe uma ação realizada por outro indivíduo os neurônios que representam essa ação são ativados no córtex motor. Isso induz automaticamente uma representação motora da ação observada que corresponde a que é gerada durante a realização da ação. Assim, o

sistema espelho transforma a informação visual em conhecimento » (Rizzolatti e Craighero, 2004, p. 172). Em outras palavras, compreendemos uma ação observada graças a nossa capacidade de deduzir as suas conseqüências a partir de um mecanismo de ressonância direto entre a informação perceptiva e o conhecimento motor (figura 6).

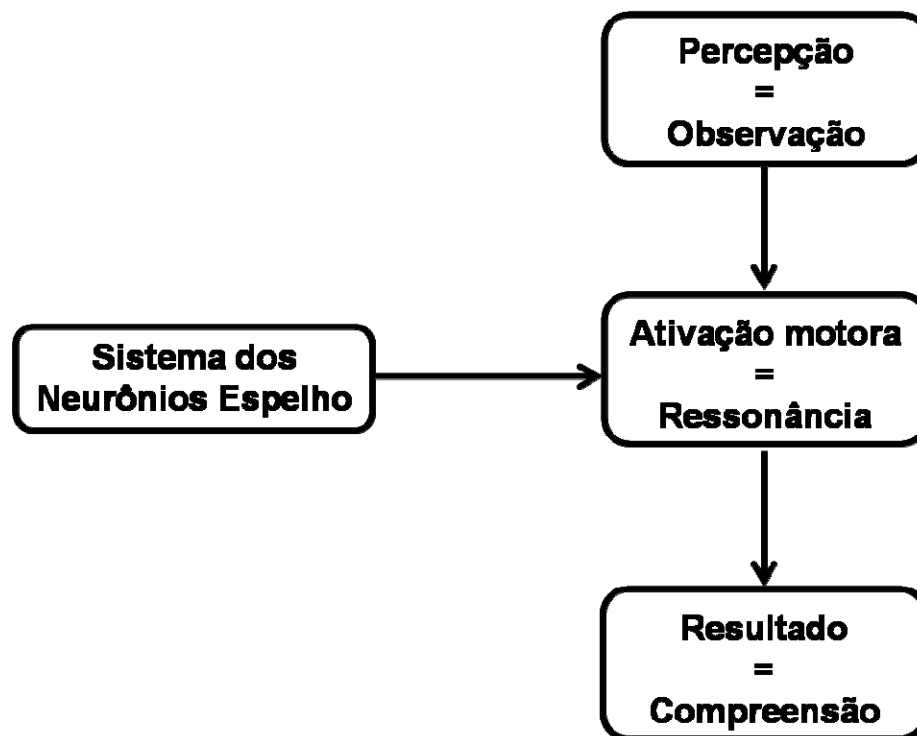


Figura 6. Representação esquemática do mecanismo de ressonância. Adaptada de Csibra (2004).

Esse mecanismo de ressonância não necessariamente produz um movimento ou uma ação. É uma representação do movimento observado, a qual pode ser utilizada para diferentes funções, como por exemplo, a imitação (Rizzolatti et al., 2002).

O conjunto das teorias expostas acima compartilha da idéia da existência de representações motoras internas do movimento. Elas fornecem um quadro unificador da cognição motora em que as representações endógenas da ação são ativamente envolvidas nos processos tanto perceptivos, como a observação do movimento e sua imaginação, quanto motoras durante a sua execução. Esse trabalho de doutorado pretende incluir-se nesse quadro, propondo uma

quantificação da contribuição respectiva dos conhecimentos motores e da informação visual durante a inferência do movimento humano.

O próximo capítulo dedica-se a descoberta dos neurônios espelho, que, juntamente com o STS, formaria o substrato neurofisiológico para a existência de um acoplamento funcional entre a percepção e a ação.

1.3 Sistema espelho

Durante muitos anos a visão predominante dentro dos campos filosóficos e cognitivistas considerou a percepção e a ação como processos funcionais distintos onde a realização de uma ação estava esquematizada da maneira seguinte:



Esse esquema foi convincente quando nosso entendimento do sistema motor estava limitado. Somente, nosso conhecimento atual, neuroanatômico e funcional, do córtex motor (Rizzolatti et al., 1998; Rizzolatti e Luppino, 2001) desafia a dicotomia entre a ação e a percepção, sugerindo a existência de uma forte interação entre elas (ver Giorello e Sinigaglia, 2007).

Foi só recentemente, em consequência da descoberta pela equipe de Giacomo Rizzolatti dos neurônios espelho (por uma revisão completa ver Rizzolatti e Craighero, 2004; Rizzolatti, 2005; Fabbri-Destro e Rizzolatti, 2008), que as neurociências fizeram-se eco das correntes filosóficas defendendo a idéia de um acoplamento percepção-ação. De fato, esse substrato neural particular, localizado no córtex pré-motor ventral do macaco (área F5) (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Kohler et al., 2002; Rizzolatti et al., 1996) e no lóbulo parietal (áreas PF e IPL conectadas reciprocamente com a área F5) (Rizzolatti et al., 2001a; Gallese et al., 2002), ativa-se tanto quando o macaco interage com um objeto que quando ele observa um outro macaco ou um experimentador realizar uma ação similar.

Posteriormente, foi atribuída a essa descoberta um papel importante na compreensão de mecanismos tão diversos como a imitação (Iacoboni et al., 1999), a compreensão da intenção de outrem (Rizzolatti e Sinigaglia, 2007), a interação social (Gallese et al., 2004 ; Iacoboni e Dapretto, 2006), a evolução da linguagem (Fadiga e Craighero, 2006) ou mesmo a aprendizagem pela observação (Buccino et al., 2004). No presente capítulo nós limitaremos voluntariamente nossa análise ao papel dos neurônios espelho na percepção da ação e dos movimentos humanos.

Uma primeira pergunta, ao meu olhar essencial, é porque a percepção visual de uma ação necessitaria da participação do sistema motor? Uma explicação proposta por Giacomo Rizzolatti é que a observação visual do movimento limita-se a uma descrição visível dos seus aspectos, mas é insuficiente para alcançar o

significado da ação observada. Assim, o recrutamento do sistema motor, através da ativação dos neurônios espelho, permitiria se traduzir a entrada sensorial em vocabulário motor a partir do qual o observador teria acesso ao entendimento da ação observada.

Esse capítulo se propõe a rever os principais estudos eletrofisiológicos e neurofisiológicos apoiando a existência de um sistema espelho em primatas não humano e em humanos. Além disso, relataremos exemplos de estudos neuropsicológicos apoiando a existência de uma ligação funcional entre a ação e a percepção e para as quais se especula a participação do sistema espelho.

1.3.1 Descoberta eletrofisiológica dos neurônios espelho

Para entender porque a descoberta dessa rede neural é percebida como uma revolução começaremos detalhando as propriedades dessas células inicialmente descobertas no macaco. Rizzolatti e seus colaboradores identificaram, no início da década de 1990 (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996a), uma classe particular de células visuo-motoras dentro da área F5 (córtex pré-motor ventral) ativadas tanto durante a execução de certas ações manuais « transitivas » (dirigidas a um objeto inanimado) quanto durante a observação dessas mesmas ações realizadas por um outro macaco ou experimentador (ver a figura 7). Esses neurônios foram denominados de « espelho », primeiramente por causa da atividade que eles apresentam tanto durante a observação de uma ação quanto durante a sua execução, mas também porque uma mesma estrutura pre-motora esta ativada no mesmo instante no cérebro de dois indivíduos aonde um executa a ação e ou outro a observa. Os neurônios espelho têm a capacidade de codificar tanto uma classe de ações quanto a maneira pela qual esta ação é realizada. Em outras palavras, existem neurônios espelho que respondem a observação da preensão de um objeto por diferentes efetores e, neurônios espelho estritamente congruentes, ativados unicamente quando o movimento de preensão está sendo realizado pelo polegar e indicador, por exemplo. Além disso, essas células visuo-motoras respondem unicamente a observação de uma ação envolvendo uma interação entre um efector biológico e um objeto. A observação da preensão manual com a ajuda de uma ferramenta não inicia uma resposta neural

assim como a observação da imitação de uma ação de preensão (Gallese et al., 1996).

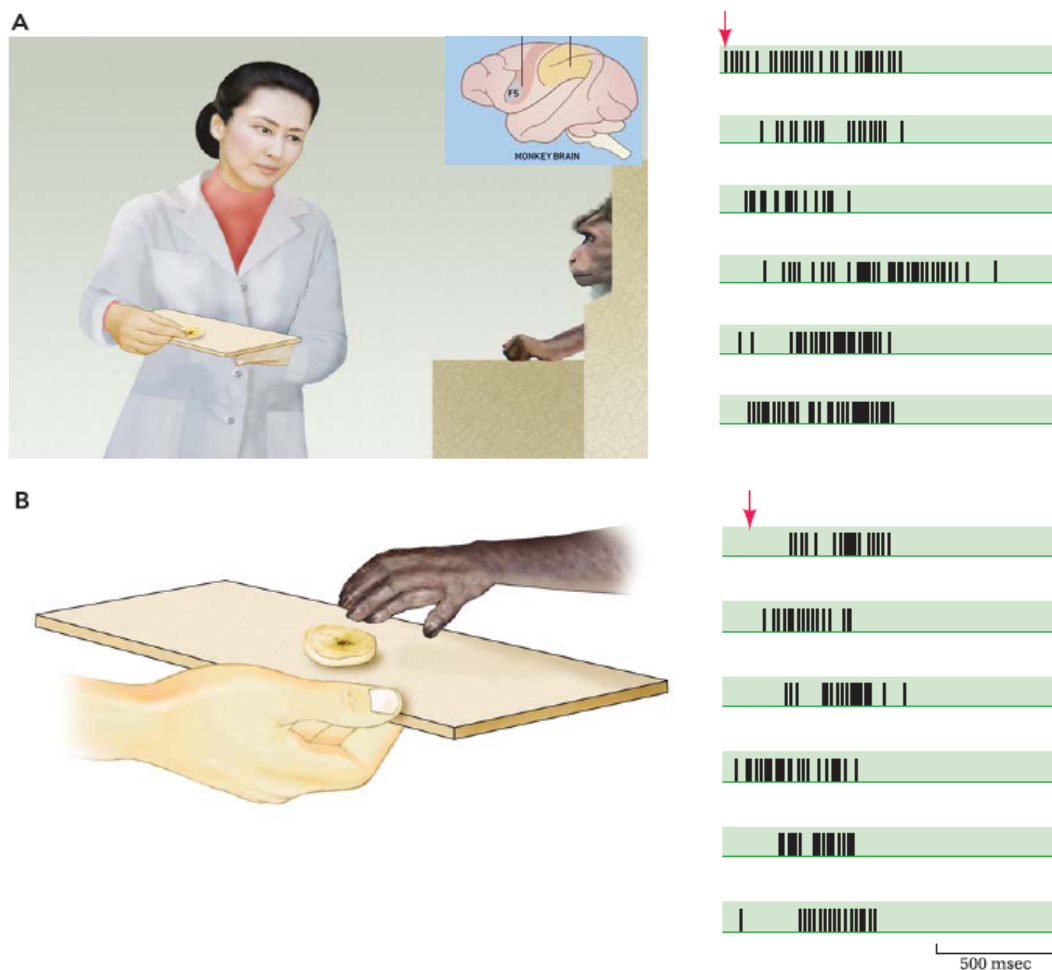


Figura 7. Exemplo da resposta de um neurônio espelho da área F5. Os neurônios localizados dentro da área F5 do macaco disparam tanto durante a observação de um movimento de preensão realizado pelo experimentador (A) quanto durante a execução desta mesma ação executada pelo macaco (B). Segundo Fabbri-Destro e Rizzolatti (2008).

Posteriormente, encontrou-se no córtex parietal uma população de células com características semelhantes as dos neurônios espelho da área F5 (Gallese et al., 2002; Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). Esta observação postula a existência de um sistema espelho, incluindo o córtex pré-motor e o lóbulo parietal inferior, que permitiria a ligação da informação visual aos repertórios motores necessários para sua execução (« direct matching system », Rizzolatti et al., 2001a). A atividade do sistema espelho permitiria selecionar, dentro dos repertórios motores,

o vocabulário do ato congruente a ação percebida. Foi sugerido que essa rede neural seja à base de uma forma direta da compreensão da ação (Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a ; Gallese, 2000 et 2001 ; Rizzolatti et al., 2001 ; Gallese, 2003). Essa interpretação do significado funcional da atividade dos neurônios espelho apóia-se principalmente sobre os resultados experimentais de um estudo de Maria Alessandra Umiltà e dos seus colaboradores (2001). A hipótese de trabalho dos autores foi a seguinte: se for exato que a atividade dos neurônios espelho reflete a compreensão da ação, então eles devem estar ativos mesmo se a informação visual da ação observada estiver incompleta. Para testar essa hipótese, Umiltà et al. (2001) registraram a atividade dos neurônios de F5 em quatro condições experimentais diferentes: a observação da ação de preensão de um objeto em total visibilidade (A), a observação unicamente da fase inicial do movimento de preensão mas a interação mão-objeto era ocluída (B), a observação do movimento de preensão imitado na ausência do objeto em condições de visibilidade total (C) ou ocluída (D) (figura 8).

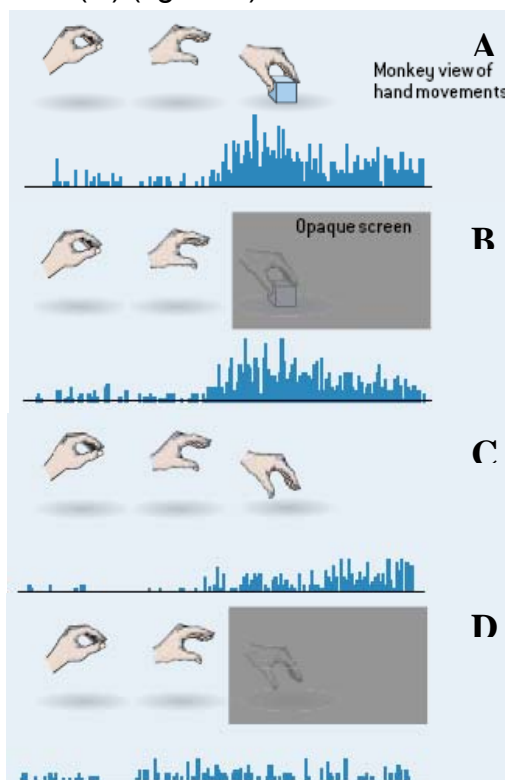


Figura 8. Exemplo da resposta de um neurônio espelho da área F5 que responde a observação de uma ação de preensão de um objeto em condição de visibilidade total (A) e parcial (B). O neurônio responde pouco a observação de um movimento de preensão imitado nas condições de visibilidade total (C) e parcial (D). Extraído de Rizzolatti et al. (2006).

Seguindo a predição dos autores, as respostas neurais não estão afetadas pela ausência de visão da porção final do movimento de preensão quando o macaco teve conhecimento prévio da presença do objeto antes da sua oclusão. Este estudo sugere que os neurônios espelho da área F5 codificam o objetivo da ação e que conseqüentemente participam da sua compreensão.

Posteriormente, o grupo de Rizzolatti interessou-se em investigar a provável presença de um sistema espelho em humanos. Os parágrafos seguintes relatam os principais estudos efetuados por diferentes grupos de pesquisa que sugerem a presença nos seres humanos de um sistema semelhante ao descrito em primata não humano.

1.3.2 O sistema espelho humano

Contrariamente aos estudos neurofisiológicos descritos acima, não existe prova direta da existência de neurônios espelho em humanos. No entanto, as recentes evidências neurofisiológicas indiretas resultantes de estudos de EMT, de EEG, de MEG ou então de neuroimagem (PET, IRMf) sugerem fortemente a existência de um sistema espelho humano. Além disso, numerosos estudos comportamentais, demonstrando a intervenção da motricidade num processo perceptivo, indicam o sistema espelho como sendo a interface responsável pela interação biológica entre a percepção visual de um movimento humano e seu repertório motor.

1.3.2.1 Estimulação magnética transcraniana

Fadiga e colaboradores (1995) foram os primeiros a fornecer uma evidência indireta da presença de neurônios espelho no ser humano. Para isso, eles utilizaram uma técnica não invasiva, a estimulação magnética transcraniana (EMT). A aplicação de um campo magnético sobre uma porção precisa de escalpo (por exemplo o córtex motor primário - M1) produz a modificação da excitabilidade intracortical da região alvo (para uma revisão recente ver Kobayashi e Pascual-Leone, 2003; Wagner et al., 2007). Fadiga et al. (1995) registraram os potenciais evocados motores (PEM: resposta periférica em conseqüência da aplicação da EMT e coletada com a eletromiografia (EMG) dos músculos) durante a observação de movimentos transitivos e intransitivos. A hipótese dos autores era a seguinte: se a observação de um movimento realizado por outrem ativa o sistema motor, então a

facilitação deve manifestar-se por um aumento da amplitude dos PEMs induzido por uma excitabilidade maior da representação dos músculos da mão dentro de M1. Corroborando a sua hipótese, os autores encontram um aumento da amplitude dos PEM durante a observação de ações de preensão. Verificou-se também um efeito da observação passiva de movimentos intransitivos (que se caracterizam por uma ausência de interação entre um efetor biológico e um objeto) do braço. Além disso, o aumento da amplitude dos PEM foi unicamente verificado para os músculos solicitados durante a realização da ação observada. Em outras palavras, o padrão motor de facilitação revelado pelo emprego da EMT durante a observação de um movimento é similar ao padrão registrado durante a execução desse mesmo movimento (para uma revisão ver Fadiga et al., 2005). Esses resultados evocam a existência no ser humano de um sistema neural similar ao sistema previamente descrito no primata não humano. Assim, essas células com propriedade tanto motoras quanto sensoriais sugerem que o sistema motor não seja somente recrutado pela realização de ações motoras, mas participa também da construção das suas representações (Fadiga et al., 2000 ; Jeannerod, 2005).

No entanto, diferente do macaco, o sistema espelho humano parece possuir especificidades, como sugerido pelo aumento da excitabilidade durante a observação de movimento intransitivo (Fadiga et al., 1995; Strafella e Paus, 2000; Maeda et al., 2002; Clark et al., 2003 ; Patuzzo et al., 2003; Borroni et al., 2005). Maeda et al. (2002) registraram os PEM dos músculos da mão de voluntários durante a observação de vídeos descrevendo movimentos digitais como a abdução e adução do polegar. Os autores demonstraram que o nível de excitabilidade cortico-espinhal durante a observação de um movimento humano é independente da natureza transitiva ou intransitiva desse. Além disso, Clark et al. (2003) evidenciaram que os PEM do músculo primeiro interosseo dorsal, acompanhando a observação de uma ação manual, não diferem significativamente em função das instruções seguintes: a observação passiva, imaginar-se realizar o movimento ou então observar o mesmo movimento com o objetivo de imitar. O conjunto desses dados confirma que o sistema espelho humano não se limita à única codificação do objetivo da ação.

Além disso, Gangitano et al. (2001 e 2004) demonstraram que a excitabilidade do sistema motor do observador é sensível à observação da cinemática do movimento de preensão do objeto. A tarefa consistiu na observação passiva de movimentos de preensão. Eles coletaram os PME dos observadores em diferentes intervalos temporais no mesmo momento que eles aplicaram a EMT. Os autores estabeleceram que a excitabilidade cortico-espinal acompanhava de maneira muito fiel as diferentes fases do movimento de preensão do movimento observado. Eles deduziram desse resultado que o sistema espelho humano está envolvido na codificação dos aspectos espaço-temporais da realização do movimento (Gangitano et al. 2001). Uma hipótese reforçada pela diminuição da excitabilidade do córtex motor na presença de um movimento alcance-preensão anormalmente executado (Gangitano et al. 2004 ; figura 9).

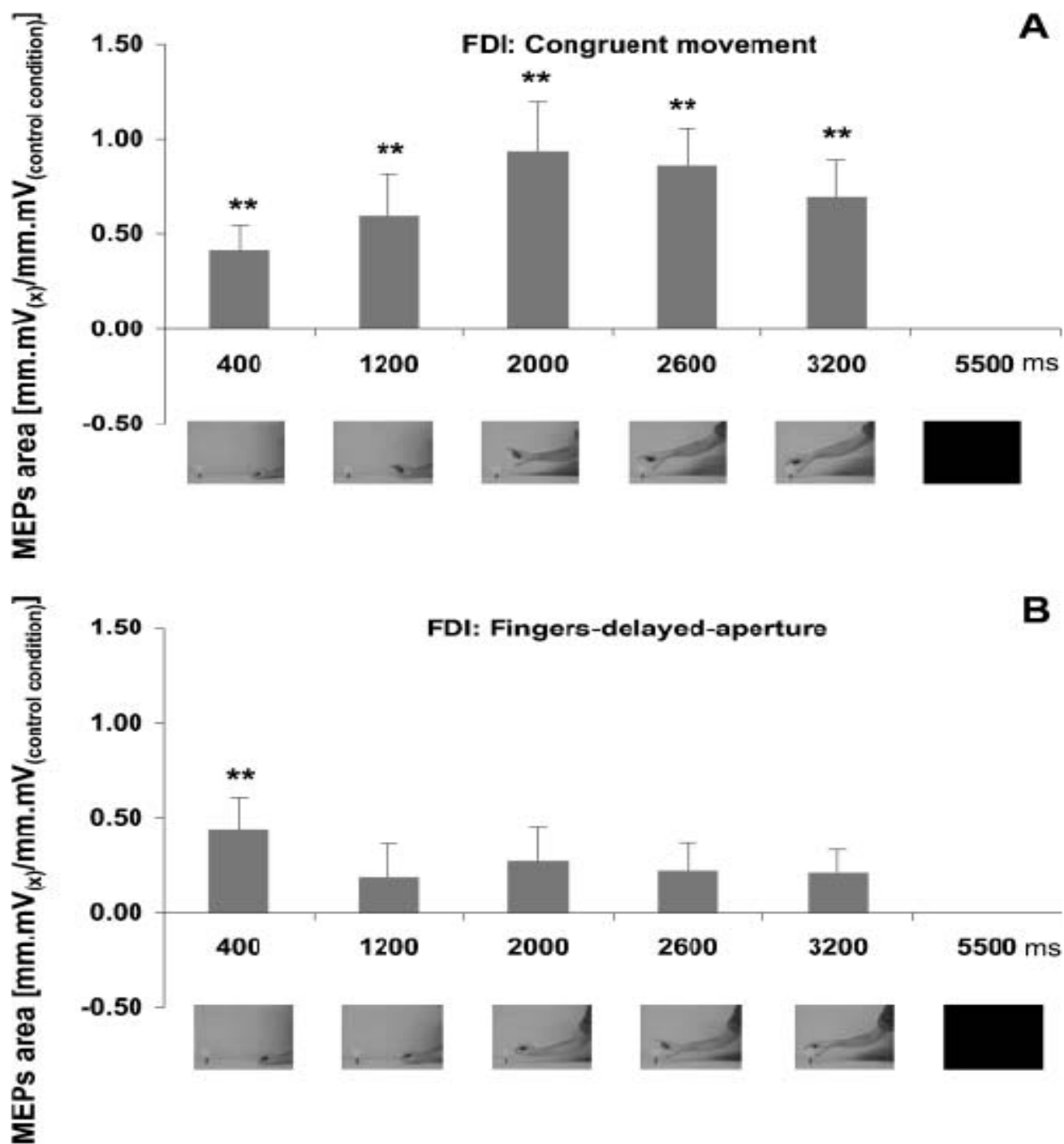


Figura 9. Média dos PEM do músculo FDI (primeiro interósseo dorsal, do inglês first dorsal interosseus) dos voluntários durante a observação de um movimento e apreensão em diferentes intervalos temporais. Os PEM foram coletados durante a observação de movimentos congruentes (A) ou incongruentes (B) durante os quais a abertura dos dedos ocorria com retardo. As estrelas indicam as variações estatísticas significativas ($p < 0,05$) em comparação aos valores basais. Extraído de Gangitano et al. (2004).

Os dados experimentais de Gangitano e seus colaboradores (2001 et 2004) apóiam a hipótese da implicação dos neurônios espelho num processo de simulação « online » do movimento observado como sugerido pelos teóricos da simulação como Jeannerod (2001) e Goldman (2008), por exemplo.

Em resumo, esses estudos de EMT propõem:

- A existência de um sistema espelho em humanos.
- Que os sistemas espelho humanos, contrastando com as propriedades dos neurônios espelho do macaco, ativam-se também durante a observação dos movimentos intransitivos.
- O envolvimento do sistema espelho humano num processo de simulação motora « online » do movimento observado codificando a seqüência cinemática.
- Que essa rede neural é sensível à observação de ações biológicas.

1.3.2.2 EEG e MEG

Outra evidência da implicação de áreas motoras durante a observação dos movimentos vem de estudos de eletroencefalografia (EEG) e de magnetoencefalografia (MEG). Com EEG, a participação do córtex motor durante a observação de ação caracteriza-se pela dessincronização do ritmo mu que corresponde a uma banda de frequência de 8 Hz até 13 Hz (ver Pineda, 2005). A mesma dessincronização ocorre durante a realização de uma ação. Os experimentos pioneiros de Gastaut et Bert (1954) ou de Cohen-Seat et al. (1954) já demonstravam que a observação da ação acompanha-se de uma dessincronização do ritmo mu. Por exemplo, Cohen-Seat et al. (1954) estudaram as modificações do sinal EEG de 80 adultos durante a projeção de filmes. Os autores constataram que a observação de várias atividades motoras executadas por um ator e projetadas num telão acompanhava-se de uma supressão do ritmo mu dos espectadores. Cohen-Seat et al. (1954) concluíram que o observador identificava-se no ator através de um mecanismo « de indução posturo-motora ». Mais recentemente, o grupo de Stéphanie Cohin (1998, 1999), propôs-se de reexaminar os resultados desses estudos pioneiros na luz da descoberta dos neurônios espelho, utilizando metodologias mais refinadas. Os autores mediram a atividade eletroencefalográfica de voluntários durante a observação de movimentos digitais. Uma dessincronização do ritmo mu é observada ao nível do córtex précentral nas duas condições

experimentais (figura 10), confirmando os primeiros resultados do grupo de Henri Gastaut (Cohen-Seat et al., 1954 ; Gastaut et Bert, 1954). Os autores atribuíram aos neurônios espelho a responsabilidade desta dessincronização na condição de observação.

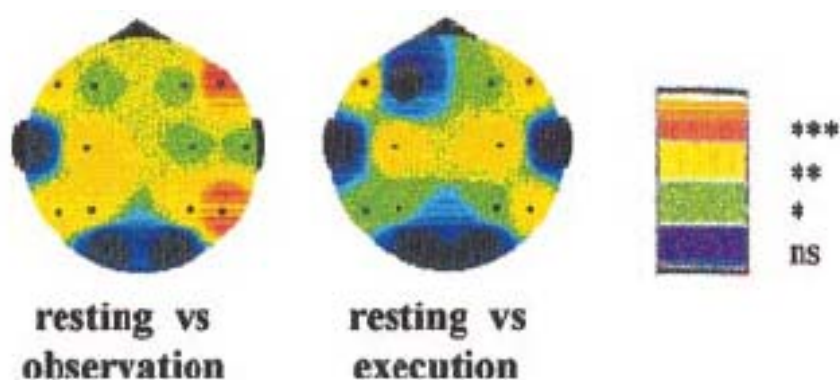


Figura 10. Cartografia estatística da banda de frequência Alfa 1. Os eletrodos aos quais são atribuídos diferenças significativas para as condições de observação e de execução, em comparação à situação de repouso, estão representados pelo código de cores a direita da figura; o vermelho indica um valor de $p < 0,001$, o amarelo um valor de $p < 0,01$, o verde um valor de $p < 0,05$ e o azul significa a ausência de valores estatisticamente significativos. Extraído de Cochin et al. (1999).

Esse resultado confirma um primeiro experimento (Cochin et al., 1998) onde uma redução significativa da banda de frequência alfa (ritmo mu) havia sido verificada durante a observação de vídeos de movimentos humanos. Resultados similares aos do grupo de Cochin (1998, 1999) foram observados por Altschuler et al. (1997 e 2000). Mais recentemente, Ulloa e Pineda (2007) mostraram, pela primeira vez com a técnica da EEG, uma redução das oscilações do ritmo mu durante a observação de movimentos biológicos (Johansson, 1973), o que não acontece durante a observação de uma animação « scrambled ».

Hari et al. (1998) durante um estudo de MEG, mediram a variação dos campos magnéticos na superfície do escalpo em resposta a uma estimulação sensorial ligada a observação do movimento, obtendo resultados similares aos previamente descritos em EEG. O paradigma experimental consistiu em uma tarefa de repouso, uma tarefa de manipulação de objetos e, enfim em uma observação da manipulação desses objetos por outrem. Eles constataram uma dessincronização de uma banda de frequência 15-25 Hz durante a condição observação e a manipulação

de objetos. Esse resultado é particularmente interessante porque ele confirma a participação do córtex motor primário (giro précentral) durante a observação de uma ação na ausência mesma de execução do movimento.

Tremblay et al. (2004) forneceram uma evidência mais direta da existência de um sistema espelho humano. Um conjunto subdural de 64 eletrodos foi cirurgicamente implantado em um paciente epilético antes da sua operação. Esta estrutura estava posicionada na superfície da área de Broca, da área motora primária responsável pelos movimentos digitais, e de uma região controle que não respondeu nem a observação nem a execução de movimentos dos dedos. O grupo de Théoret (Tremblay et al., 2004) observou uma ativação da área motora primária e de região de Broca tanto durante a condição de execução quanto da observação dos movimentos (figura 11), reforçando ainda um pouco mais a hipótese da existência de um acoplamento ação-percepção no ser humano mediado pela existência dos neurônios espelho.

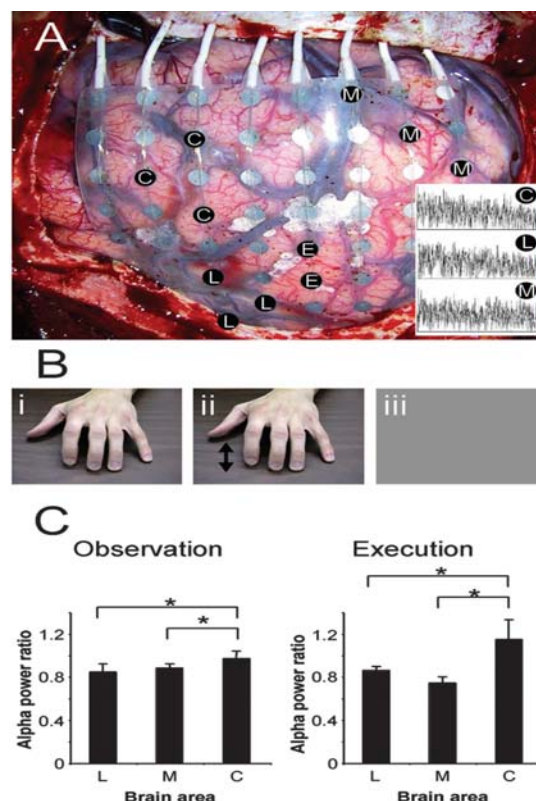


Figura 11. (A) Fotografia dos eletrodos subdurais posicionados na superfície do cérebro. C= sítio controle; L= área da linguagem (área de Broca); M= área motora responsável dos movimentos manuais; E= sítio epileptogênico. No inserto, o espectro dos três sítios para a condição observação. (B) as condições experimentais: i) a mão estática; ii) os movimentos digitais; iii) o repouso. (C) A razão da banda de frequência alfa (movimento / estático) para as condições de observação e de execução. As estrelas indicam as diferenças estatisticamente significativas. Extraído de Tremblay et al. (2004).

O mesmo grupo de pesquisa apresentou resultados similares aos previamente relatados, mas numa criança jovem (36 meses), sugerindo a existência precoce de um sistema espelho (Fecteau et al., 2004).

1.3.2.3 Imagética cerebral

Os estudos neurofisiológicos previamente descritos (EMT, EEG et MEG), embora fundamentais no estabelecimento de um postulado defendendo que a observação da ação elícita a ativação do sistema motor, não permitem estabelecer com precisão a localização neuroanatômica das áreas corticais constituindo o sistema espelho, em consequência da limitação da sua resolução espacial.

Os métodos podendo responder precisamente a pergunta da localização neuroanatômica do sistema espelho vem das técnicas de imageamento hemodinâmico como o PET ou a IRMf. Assim, os primeiros estudos utilizaram um paradigma experimental clássico, consistindo na observação de um movimento de preensão. Os resultados desses primeiros experimentos demonstraram a participação do córtex pré-motor ventral incluindo a área de Broca, o córtex parietal inferior e também o sulco temporal superior durante a observação do movimento (Rizzolatti et al., 1996b ; Grafton et al., 1996 ; Grèzes et al., 1999 ; Iacoboni et al., 1999). Hoje é admitido que essas áreas corticais constituem o corpo do sistema espelho humano e são anatomicamente similares as regiões cerebrais previamente descritas no macaco (para uma revisão completa ver Rizzolatti e Craighero, 2004). É importante chamar atenção de que embora o STS seja apontado como fazendo parte do sistema espelho, diferentemente dos neurônios espelho, as células desta região, tem propriedades exclusivamente perceptivas e não motoras.

A ativação da área de Broca (área de Brodmann 44) durante a observação de um movimento de preensão acompanhou-se de várias hipóteses e especulações sobre a interpretação desta atividade neural. De fato, tradicionalmente a área de Broca é uma região cortical que participa na produção da fala. Somente um estudo citoarquitetônico (ver Petrides e Pandya, 1994) demonstrou que esta região anatômica é homóloga a área F5 descrita no macaco. Assim, número importante de estudos recentes demonstrou que além do papel tradicional atribuído à área de Broca, esta contém uma representação motora dos movimentos manuais (Krams et al., 1998 ; Binkofski et al., 1999 ; Iacoboni et al., 1999 ; Gerardin et al., 2000). Uma interpretação alternativa postulou que a atividade da área de Broca durante a

observação de uma ação reflita a verbalização dessa mesma ação (Grezes e Decety, 2001 ; Heyes, 2001) como consequência de um mecanismo de ressonância ligado à atividade dos neurônios espelho. Esta hipótese foi rejeitada por um estudo de ressonância de Giovanni Buccino e seus colaboradores (2001), no qual os autores pediram a estudantes para olhar vídeos de um ator executando ações transitivas (pegar uma xícara de café, dar um pontapé numa bola, ou morder numa fruta) ou então imitava essas mesmas ações. Buccino et al. (2001) constataram uma ativação da área pré-motora e da parte rostral e posterior do lóbulo parietal inferior para a condição de observação dos movimentos transitivos enquanto a observação dos movimentos intransitivos ativa unicamente o córtex pré-motor. No entanto, apesar de um grau de superposição notável, o sistema espelho apresenta uma organização somatotópica ligada ao efetor observado. Se a hipótese de uma verbalização é correta, esperaria-se por uma ativação da área de Broca independentemente do tipo de ação observada e do efeito utilizado. Isso não é o caso, como mostrou a ativação do córtex pré-motor dorsal durante a observação de movimentos realizados com o pé (figura 12). Consequentemente, a atividade da área de Broca durante a observação dos movimentos manuais reflete o comportamento característico dos neurônios espelho (ver também Fadiga et al., 2006).

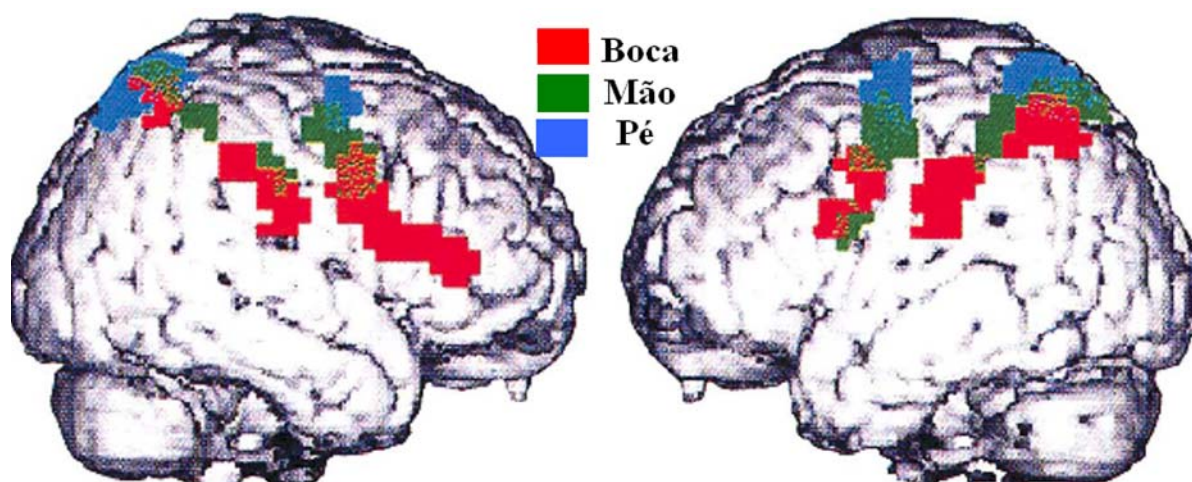


Figura 12. Somatotopia do córtex pre-motor e parietal revelada pela observação da ação. A observação de ações intransitivas. B observação de ações transitivas. O azul corresponde à observação de movimentos dos pés; o verde corresponde à observação de movimentos da mão; o vermelho corresponde à observação de movimentos da boca. A superposição das cores indica que a observação dos diferentes efetores ativa áreas cerebrais similares. Extraído de Buccino et al. (2001).

Esses estudos de neuroimagem permitiram uma localização precisa das regiões corticais que constituem o sistema espelho humano, ativado pela observação de ações transitivas e intransitivas. Além disso, um estudo recente de Saygin et al. (2004) teve por objetivo verificar se a percepção do movimento intransitivo visualmente empobrecido, como o movimento de locomoção biológico (Johansson, 1973), era suficiente para desencadear uma participação das áreas frontais do córtex. Até agora, os diferentes estudos de imagética cerebral (Grèzes et al., 2001 ; Grossman e Blake, 2001 e 2002) mostraram a robustez da resposta do STS a uma estimulação visual biológica. Este experimento (Saygin et al., 2004) foi o primeiro a colocar em evidência a participação do sistema motor durante a percepção do movimento biológico, cuja resposta parece extremamente seletiva. De fato, a observação do movimento « scrambled » não induz uma atividade dentro do córtex pre-motor. Esse resultado permite propor que o sistema espelho humano é sensível à observação de representações visuais abstratas desde que estejam de acordo com as leis cinemáticas dessas. Esta última afirmação confirma os resultados experimentais de um estudo realizado por Tai et al. (2004) onde os voluntários observaram movimentos de preensão realizados por uma mão humana ou robotizada. Os pesquisadores mostram que a ativação do córtex pré-motor é dependente da observação do movimento humano unicamente. Uma interpretação lançada para explicar tal especificidade dos neurônios espelho consiste na natureza biológica do movimento e na diferença em termos de conteúdo cinemático entre o movimento da mão e da pinça robotizada. Os resultados deles sugerem que o « link » percepção-ação está rompido quando a entrada visual é muito diferente de uma cinemática da ação armazenada no córtex do observador. As conclusões do estudo de Tai et al. (2004) foram recentemente questionados por Valeria Gazzola e seus colaboradores (2007). Utilizando um paradigma experimental idêntico a do Tai e colaboradores (2004), Gazzola et al. (2007) mediram as variações hemodinâmicas dos voluntários observando os movimentos de preensão de objetos quais podiam ser feitos por um ser humano ou um braço robotizado. Os autores constataram, contrariamente a Tai e colaboradores (2004), que a observação de um movimento robotizado ativa o sistema espelho em proporções similares a observação de um movimento realizado pelo ser humano. A familiaridade dos observadores com o objetivo da ação seria suficiente para induzir uma ativação do sistema espelho apesar das diferenças cinemáticas entre as duas situações (humano vs robô). No

entanto, nas situações pelas quais o observador é estranho ao objetivo da ação, os autores registram uma dependência da resposta do sistema espelho a cinemática percebida. O respeito ao parâmetro cinemático seria então um dos elementos que iniciaria a participação do sistema espelho humano durante a percepção dos movimentos intransitivos.

Recentemente, Calvo-Merino et al. (2005) interessaram-se na questão da plasticidade do sistema espelho, comparando a atividade cerebral de dois grupos de dançarinos profissionais (balé clássico e capoeira) durante a observação de uma seqüência de vídeo da própria dança deles ou da dança do outro grupo. Eles observaram uma ativação bilateral maior do sistema espelho (córtex pré-motor, sulco intraparietal, STS) quando a observação do movimento correspondia aos movimentos treinados por cada um dos dois grupos de “*experts*”.

Esses resultados levam os autores a estabelecer duas conclusões:

- Em primeiro lugar, a observação de ações realizadas por outro se apóia sobre o próprio repertório motor do observador, sugerindo que a compreensão das ações realiza-se através de um processo de simulação motora.

- O grau de atividade do sistema espelho é dependente da expertise motora que o sujeito possui do movimento observado.

No entanto, uma das limitações desse trabalho (Calvo-Merino et al., 2005) fica na sua incapacidade de descartar a hipótese que é a experiência visual e não o conhecimento motor que modula a atividade do sistema motor. Para verificar a influência respectiva do conhecimento motor e da experiência visual sobre a atividade do sistema espelho, Calvo-Merino et al. (2006) utilizaram uma população masculina e feminina de dançarinos profissionais de balé. A diferenciação do gênero permitiu a eles controlar as experiências visuais, idênticas para os dois grupos porque treinavam diariamente juntos. Somente a existência de movimentos próprios a um gênero (homem ou mulher) permitiu aos autores de diferenciar os grupos em termo de experiência motora. Assim, se a resposta dos neurônios espelho é motora então os autores esperariam que houvesse um aumento da atividade do sistema espelho somente durante a observação dos movimentos próprios a cada um dos gêneros. Conforme a hipótese deles, Calvo-Merino et al. (2006) observaram uma atividade maior do córtex pré-motor, do lóbulo parietal e do cerebelo quando os dançarinos viam um filme de acordo com os seus próprios repertórios motores. Os autores propõem que a resposta do sistema espelho seja puramente motora,

afirmação recentemente complementada por Bonino et al. (2008) que demonstraram que a experiência visual não é um pré-requisito necessário ao desenvolvimento do sistema espelho.

1.3.2.4 Estudos comportamentais

Como já descrito previamente no capítulo sobre a percepção do movimento biológico, várias evidências comportamentais sugerem uma influência da motricidade sobre a percepção visual. Vários estudos psicofísicos demonstraram que a percepção visual dos movimentos humanos podia ser restringida pelo conhecimento próprio desses movimentos e dos seus limites (Viviani e Stucchi, 1989 e 1992).

Mais recentemente, um estudo psicofísico de Pozzo et al. (2006) propôs-se a quantificar a contribuição respectiva da informação visual e das informações endógenas, como os modelos internos da ação, durante uma tarefa de inferência do movimento. Os voluntários foram orientados a estimar a posição final de um movimento vertical do braço cuja parte final da trajetória (40%) estava ocluída. Esse movimento foi representado pelo deslocamento de um único ponto luminoso, numa tela do computador, descrevendo a trajetória do dedo indicador e cujo perfil de velocidade podia ser biológico ou não biológico. Seus resultados mostram um aumento da variabilidade e uma diminuição da precisão dos voluntários durante a inferência de um movimento que viola as leis biológicas. Esse resultado persiste mesmo quando a informação visual disponível é menor para o movimento biológico. Os autores emitiram então a hipótese que a inferência do movimento não estava somente ligada aos mecanismos de extrapolação visual (ver Nijhawan, 2008), mas implicaria na participação de modelos internos da ação que conteriam os detalhes cinemáticos específicos aos movimentos verticais do braço. Um segundo estudo foi conduzido para verificar se a dependência da inferência as cinemáticas biológicas podia ser generalizada aos movimentos humanos complexos e intransitivos como o movimento de se levantar (do inglês sit to stand, movimento STS) ou de se sentar (do inglês back to sit, movimento BTS) (Saunier et al., 2008). O protocolo experimental foi similar ao do estudo anterior, ou seja, a estimativa por voluntários da posição final da trajetória do ombro para os movimentos STS e BTS. Somente 65% do movimento era visível na tela do computador. O deslocamento do ponto luminoso podia respeitar um perfil de velocidade biológico ou não biológico. Os

autores constataram, como no estudo anterior, um aumento da precisão e uma diminuição da variabilidade durante a inferência da posição final respeitando um perfil de velocidade biológico. Eles especulam sobre o possível recrutamento do sistema espelho no processo de inferência.

Um estudo comportamental de Gunther Knoblich e Rudiger Flach (2001) interessou-se também pela contribuição do sistema de ação na elaboração de uma predição perceptiva. A tarefa dos voluntários consistiu em adivinhar a posição de uma seta lançada na direção de um alvo depois de ter visto o início do movimento, o qual podia ser executado pelo próprio participante ou outrem. Seus resultados demonstraram que as predições são mais precisas durante a avaliação pelos voluntários das conseqüências do seu próprio movimento. Os autores sugerem o recrutamento do sistema motor que permitiria ao voluntário de prever as conseqüências sensoriais da ação observada, explicando que o sujeito seja mais preciso para o estabelecimento de uma predição em relação ao seu próprio movimento.

Recentemente, Casile e Giese (2006) mostraram como uma aprendizagem motora podia influir diretamente no reconhecimento visual do movimento (ver também o comentário de Thornton e Knoblich, 2006). Os voluntários foram convidados a discriminar visualmente três movimentos biológicos cujos padrões locomotores eram diferentes. O paradigma experimental compôs-se de três fases: um pré-teste visual, um treinamento motor sem « feedback » visual, e um pós-teste visual. Eles observaram uma correlação positiva entre a aprendizagem de um novo padrão motor e o aumento da performance perceptiva do sujeito ao reconhecimento visual do movimento aprendido (figura 13). De fato, os sujeitos reconhecem com maior exatidão os movimentos biológicos correspondendo ao novo padrão aprendido.

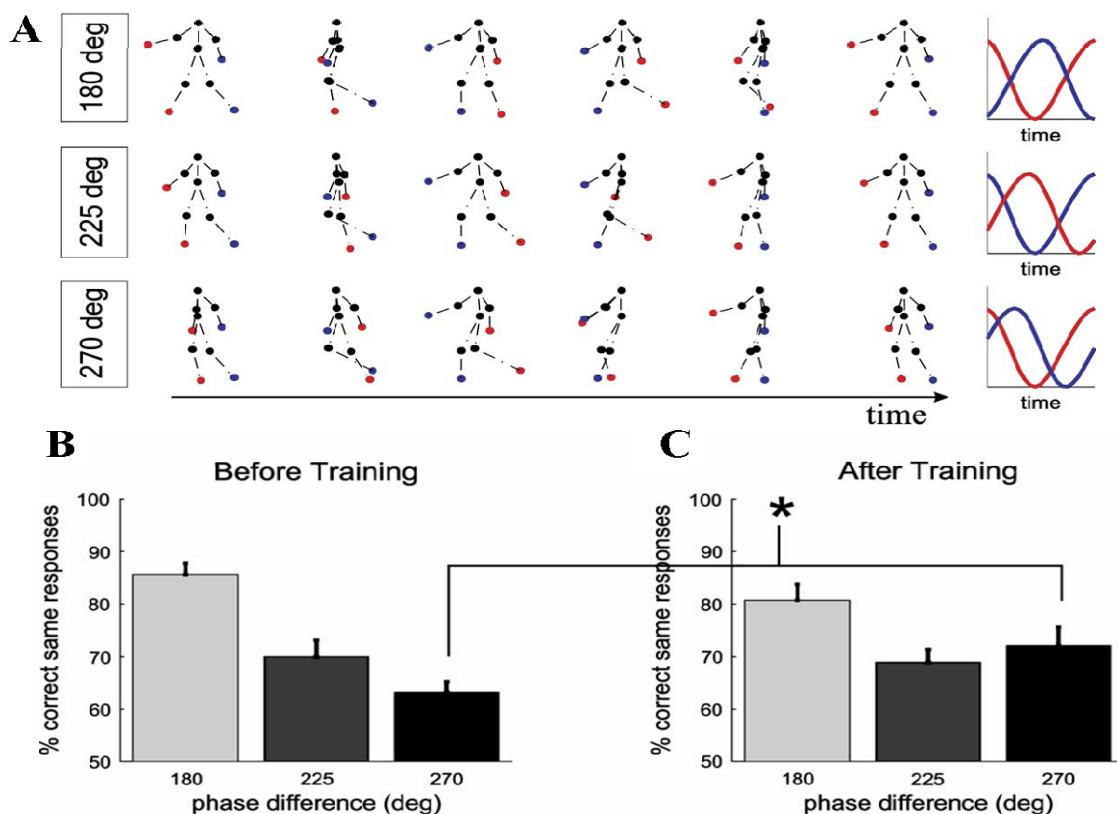


Figura 13. Os estímulos utilizados para a tarefa de discriminação visual. A primeira linha corresponde às imagens de animações dos pontos luminosos descrevendo um movimento de locomoção respeitando uma diferença de fase de 180° entre os dois braços e as duas pernas, o que corresponde ao padrão normal da marcha. As duas outras linhas apresentam os protótipos dos estímulos gerados após manipulação das diferenças de fase entre os membros contralaterais (linha do meio, 225° ; linha inferior, 270°). O painel da direita representa as cinemáticas das mãos nas diferentes condições experimentais. B e C ilustram a performance dos sujeitos na tarefa de reconhecimento visual antes e depois do treinamento motor não visual. Os dois painéis mostram a percentagem de respostas idênticas para as repetições no quais os estímulos tiveram as mesmas diferenças de fases para os três protótipos (180° , 225° e 270°). B mostra as performances dos sujeitos antes do treinamento motor, e C ilustra as respostas dos sujeitos depois do treinamento motor. Os resultados mostram um aumento estatisticamente significativo da performance do sujeito durante o reconhecimento visual do movimento correspondente ao padrão motor treinado. Extraído de Casile e Giese (2006).

Para concluir, Casile e Giese (2006) argumentam que a aprendizagem de um ato motor influi no reconhecimento visual dos mesmos ou, em outras palavras, um processo puramente perceptivo pode estar dependente de repertórios motores próprios a cada um.

Recentemente, Craighero et al. (2008) solicitaram a voluntários de prever o contato entre a mão de um ator e um objeto colocado sobre a mesa. Os autores constataram que a estimativa temporal do contato entre a mão e o objeto era inferior

a uma tarefa simples de tempo de reação. Esse dado sugere que a predição do contato dedo-objeto apóia-se sobre o uso de informações endógenas. Craighero et al. (2008) interpretam esse resultado como uma prova indireta da participação do sistema espelho no estabelecimento de uma predição.

O próximo capítulo é dedicado à apresentação dos modelos internos do movimento a partir dos quais o ser humano tem a capacidade de prever as conseqüências sensoriais das suas próprias ações. Nós veremos como os modelos internos, inicialmente restritos a compreensão dos mecanismos de controle motor do movimento, foram posteriormente propostos na compreensão dos mecanismos ligada a observação da ação, incorporando-os a descoberta dos neurônios espelho.

1.4 Modelos internos da ação

Os modelos internos foram inicialmente propostos no contexto de controle motor como um mecanismo capaz de prever as conseqüências dos nossos próprios movimentos, e cujo objetivo é manter a estabilidade do sistema apesar das latências inerentes as retroalimentações sensoriais (para uma revisão ver Wolpert, 1997).

Várias definições da noção de modelo interno foram propostas pelas neurociências computacionais. De acordo com Jordan (1996), « um modelo interno é uma estrutura ou processo do sistema nervoso central (SNC) simulando o comportamento de alguns outros processos naturais. O organismo pode ter um modelo interno de alguns aspectos do mundo externo, um modelo interno da sua própria dinâmica muscular, ou um modelo interno de algumas outras transformações mentais ». Uma definição complementar à anterior caracteriza o modelo interno como o conjunto dos conhecimentos implícitos que um homem possui do seu próprio corpo (cinemáticas e dinâmicas), do mundo físico ao seu redor e das suas interações (Kawato et al., 1987 ; Wolpert e Ghahramani, 2000). Essas duas definições enfatizam a semântica do termo « modelo » como sendo uma modelização da interação dos sistemas sensóri-motores com o mundo físico iniciada pelo cérebro.

1.4.1 As leis de Newton e Coriolis encontram-se no cérebro?

Evidências experimentais recentes sugerem uma internalização de alguns aspectos do mundo exterior como as restrições externas exercendo-se sobre o próprio sistema. Por exemplo, o grupo de Francesco Lacquaniti (McIntyre et al., 2001; Zago e Lacquaniti, 2005a; Zago et al., 2005b; Zago et al., 2008) defende a idéia de uma internalização da lei de Newton pelo cérebro. De fato, existe dentro da literatura um intenso debate sobre a questão de saber se o campo gravitacional é uma força perturbadora compensada pelo sistema ou se ele é integrado no planejamento do movimento. A esse debate, Lacquaniti e seus colaboradores trazem numerosas evidências comportamentais e neurofisiológicas da integração da lei de Newton no processo de planejamento motor de um movimento de intercepção de um alvo, por exemplo. Os autores levantaram a seguinte pergunta: como o sistema nervoso sincroniza o movimento necessário à captura da bola? Sua hipótese é que o conhecimento implícito das leis físicas tem um papel importante na

elaboração do planejamento do movimento de intercepção. Para testar esta hipótese, McIntyre et al. (2001) pediram a astronautas para capturar uma bola caindo dentro de um campo anti-gravitacional. Os resultados deles mostram que o movimento de captura em meio anti-gravitacional (0g) é fortemente antecipado em relação à mesma tarefa realizada na Terra e para qual a resposta motora da captura do objeto esta perfeitamente sincronizada com a chegada da bola (ver também Lacquaniti e Maioli, 1989). Os autores concluíram a existência de um modelo interno da gravidade, o qual participa do planejamento do movimento para a intercepção do objeto. Um estudo realizado no ambiente terrestre por Zago et al. (2004) completou os resultados anteriores. Os voluntários deviam interceptar a caída de uma bola projetada num telão. Foi aplicada a projeção da bola uma velocidade de acordo com a lei da gravidade (1g) ou uma velocidade constante (0g). Os autores demonstraram que em 85% dos casos os sujeitos interceptaram corretamente o alvo quando esta respeitava a lei gravitacional contra 14% quando a cinemática violou a lei de Newton. Este resultado reforça a idéia da aplicação de um modelo de gravidade terrestre durante o planejamento motor do movimento (ver também Papaxanthis et al., 1998 ; Pozzo et al., 1998).

Mais recentemente, Indovina et al. (2005) interessaram-se na localização do lócus da integração da força gravitacional usando um paradigma visual juntamente com a IRMf. Os autores supuseram a existência de um modelo interno, calculando os efeitos da gravidade, armazenado no córtex vestibular e que seria ativado durante a percepção visual do movimento de acordo com a lei da gravidade. Os voluntários foram convidados a observar numa tela de computador o deslocamento de uma bola durante um trajeto acendente-descendente cuja cinemática do alvo podia respeitar a lei de Newton (1g, o que significa uma aceleração pela força gravitacional durante a caída) ou violar a esta (-1g, o alvo acelerando durante a ascensão e desacelerando durante a caída). Indovina et al. (2005) constataram, que de acordo com a hipótese de um modelo interno da gravidade, o sistema vestibular responde seletivamente na percepção visual de um movimento 1g. Este resultado apóia a hipótese de que as leis físicas universais podem ser internalizadas pelo cérebro humano.

Os trabalhos experimentais de Dizio e Lackner (1998, 2001) forneceram o exemplo da integração da força de Coriolis (força centrífuga). Eles pediram aos voluntários para realizar uma tarefa de apontamento dirigido a um alvo enquanto a

sala na qual estavam podia girar. Os autores (Lackner e Dizio, 1998) mostraram que os sujeitos compensaram rapidamente a força de Coriolis exercida sobre o seu membro, permitindo-lhes assim de reencontrar uma precisão comparável a que existia antes da aplicação da força. Este estudo foi realizado a seguir com um grupo de pessoas cegas e um grupo controle (Dizio e Lackner, 2001). Além de replicar os resultados anteriores (Lackner e Dizio, 1998), nenhuma diferença entre os grupos foi observada. Assim, parece que na ausência de experiência visual a adaptação à força de Coriolis é desenvolvida com base nas informações proprioceptivas, somatossensoriais e motoras. Os autores concluíram que o SNC modela a força de Coriolis permitindo a sua compensação gradual, tomando-a em conta no planejamento do movimento de apontamento, por exemplo.

Os modelos internos criariam um modelo da interação dos sistemas sensori-motores com o mundo físico para agir sobre ele. No domínio do controle motor, a literatura geralmente menciona a existência de dois tipos de modelos internos: o modelo interno inverso (ou controlador) e um modelo interno preditivo também denominado modelo interno direto.

1.4.2 O modelo interno inverso

Em função da abundância dos contextos em que os seres humanos agem, eles pode recorrer a múltiplos controladores, usando todas as informações contextuais disponíveis, afim de produzir o comando motor apropriado ao contexto presente (Wolpert e Kawato, 1998). Em consequência, o papel de um modelo interno inverso é de fornecer o comando motor adaptado a produção de um determinado movimento, conhecendo o estado atual do sistema e o movimento desejado. Este cálculo é extremamente complexo, pois é um problema matematicamente mal-colocado. O termo « inverso » indica aqui que a relação casual entre o comando motor e o movimento é invertido. Tomemos o exemplo da vontade de pegar um objeto colocado sobre a mesa. O modelo inverso deve transformar a representação sensorial das posições relativas do braço e do objeto em comandos motores para alcançar a ação adequada. Por exemplo, para manter o braço na posição horizontal, o comando motor deve levar em conta os efeitos da gravidade, ou seja, deve ativar os músculos de modo a aplicar exatamente o momento oposto ao da gravidade que esta exercendo sobre o braço. Este comando

é fornecido pelo modelo inverso. Assim, este modelo traduz a retroalimentação sensorial em termos motores. Um dos exemplos do recurso a um modelo interno inverso é ilustrado pelos estudos acima de Dizio e Lackner (1998, 2001).

1.4.3 O modelo interno preditivo

O segundo tipo de modelo interno chama-se modelo preditivo. Segundo Wolpert e Miall (1996), os modelos internos preditivos podem representar o comportamento do ambiente externo ou do sistema biomecânico. Um exemplo ilustrativo do primeiro caso seria a possibilidade de prever com precisão a trajetória de uma bola de tênis que queremos alcançar (Lacquaniti e Maioli 1989). Em contrapartida, no segundo caso, o conteúdo do modelo interno preditivo representaria o sistema sensório-motor que o SNC deve controlar. Nessa perspectiva, o modelo interno direto é utilizado diretamente como um preditor, ou seja, uma estrutura capaz de prever o estado do sistema a partir das entradas e saídas do sistema sensório-motor.

O modelo interno preditivo permite assim prever as conseqüências sensoriais da ação planejada (Wolpert e Gharamani, 2000) apoiando-se sobre o conhecimento do estado inicial do sistema, juntamente com o uso de uma cópia do comando motor ou cópia de eferência (Von Holst 1954 ; Kelso 1977). Esta predição é facilitada pelo fato que este comando é processado internamente.

1.4.4 Interação entre o modelo inverso e preditivo: papel dos neurônios espelho

Como desenvolvido acima, o SNC usaria dois tipos de modelos internos, inversos e preditivos (Wolpert e Ghahramani, 2000), durante o controle de um movimento. O modelo inverso transformaria a entrada sensorial em saída motora (Wolpert e Kawato, 1998), e o modelo preditivo que, a partir do uso da cópia de eferência do comando motor, preveria as conseqüências sensoriais (Wolpert e Miall, 1996). Mais recentemente, foi sugerido que os modelos internos podiam participar da interpretação das ações de outrem (Wolpert et al., 2003). A descoberta dos neurônios espelho, pela especificidade dessas células visuo-motoras (para uma revisão recente ver Rizzolatti e Caighero, 2004 ; Rizzolatti, 2005 ; Rizzolatti e Sinigaglia, 2007), apóia a hipótese de uma participação dos modelos internos do movimento durante a observação de uma ação.

No entanto, como o sistema espelho integra-se ao conceito de modelo interno?

Marco Iacoboni e seus colaboradores (2001) sugerem que as células espelho do córtex pré-motor sejam uma interface crítica que permitiria a passagem de um modelo inverso a um modelo preditivo, os quais seriam instanciados por uma rede neural composta pelo córtex pré-motor, o lóbulo parietal inferior e o sulco temporal superior (STS). Assim, o fluxo da informação necessária para a gênese de um modelo inverso incluiria a área STS, cujo córtex parietal receberia as aferências antes de atingir a área pré-motora. As evidências anatômicas de ligações córtico-corticais diretas e indiretas que o STS mantém com o córtex parietal inferior e a área pré-motora (Keysers e Perrett, 2004; Catani et al., 2005; Nelissen et al., 2006; Borra et al., 2008) apóiam tal hipótese. Neste esquema, o STS forneceria uma descrição visual de alta ordem da ação observada (Puce e Perrett, 2003), e o circuito espelho fronto-parietal converteria a informação visual em informação motora (figura 14). As conexões recíprocas que essas áreas mantêm entre si permitiriam a gênese de um modelo interno preditivo que deduziria as conseqüências sensoriais da ação percebida usando a cópia de eferência gerada e ligada ao movimento observado (Miall, 2003; Kilner et al., 2007).

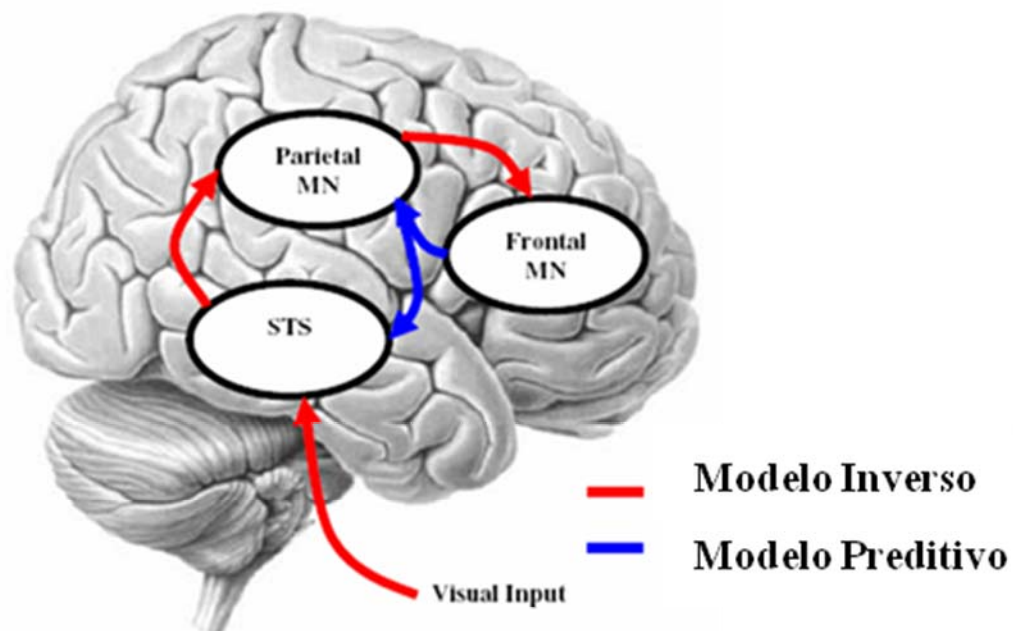


Figura 14. Representação esquemática das relações mantidas pelos modelos internos (inverso e preditivo) e o sistema espelho incluindo o córtex pré-motor, o lóbulo parietal inferior e o sulco temporal superior. Extraído de Kilner et al. (2007).

No entanto, Wolpert e seus colaboradores (1998) exprimem um ponto de vista diferente do de Iacoboni et al. (2001) relativos à identificação da área cortical responsável da elaboração da predição. Enquanto Iacoboni et al. (2001) designam o córtex pré-motor como o sítio neuroanatômico da elaboração da predição, Wolpert et al. (1998) sugerem que esse papel seja exercido pelo lóbulo parietal posterior. Recentemente, Iacoboni e Wilson (2006) ampliaram nosso conhecimento os modelos internos e as áreas corticais que os subjazem definindo o papel que poderia ser atribuído ao STS: uma região anatômica aonde poderia ocorrer a integração da descrição visual da ação observada com a cópia de eferência do movimento percebido. Miall (2003) também propôs incorporar o córtex cerebelar dentro da rede cortical previamente descrita. No entanto, o autor continua a ser extremamente especulativo quanto ao papel do cerebelo durante a observação da ação. A literatura sugere que o cerebelo seja um sítio anatômico que contém os modelos internos utilizados no controle motor do movimento voluntário (para uma revisão recente ver Bastian, 2006; Ito, 2008).

Em resumo, o esquema incluindo as áreas fronto-parietais espelho acrescentadas pelo STS é hoje recorrente (Miall, 2003 ; Rizzolatti e Craighero, 2004 ; Iacoboni, 2005 ; Iacoboni e Wilson, 2006 ; Oztop, 2006 ; Kilner et al., 2007). Muitos autores concordam sobre a existência de modelos internos nos quais o sistema espelho (para uma revisão recente ver Fabbri-Destro e Rizzolatti, 2008) seria um substrato neurofisiológico fundamental. O exemplo da imitação ilustra a importância desse circuito cortical nos modelos internos, uma vez que a imitação é um mecanismo que requer a transformação das informações sensoriais em comando motores (modelo inverso) para reproduzir (modelo preditivo) da ação observada. As células espelho permitiriam tais transformações sensório-motoras (Iacoboni et al., 1999). As divergências de opinião estão atualmente no entendimento da contribuição respectiva das áreas corticais que compõem o sistema espelho no estabelecimento de uma predição.

1.4.5 Modelagem da inferência

Embora os seres humanos tenham a capacidade de inferir as ações ou até mesmo os estados mentais de outrem a partir da observação de suas ações, há poucos modelos computacionais descrevendo esta habilidade notável. Nos parágrafos seguintes, apresentamos três modelos computacionais da inferência.

1.4.5.1 Modelo de Erlhagen

Em 2003, Wolfram Erlhagen propõe a modelagem dos mecanismos envolvidos na extrapolação da futura posição de um alvo em movimento a partir do uso da entrada visual. Ele apóia-se sobre uma rede de neurônios artificiais, que envolve a interação de duas populações de células excitatórias e inibitórias, o que permitiria a codificação da posição de um estímulo em movimento constantemente visível. Para isso, o autor utiliza um paradigma de oclusão para observar os benefícios funcionais do uso de um modelo interno do estímulo em deslocamento. O modelo apresentado sugere que a percepção da posição de um objeto em movimento é o resultado da interação entre a entrada sensorial e um processo de modelagem interno desse movimento. Erlhagen (2003) especula sobre a existência de um mecanismo de ressonância entre os fluxos ascendentes e descendentes que seriam possíveis unicamente se as velocidades das duas entradas, ascendentes e descendentes, fossem suficientemente semelhantes. Esse mecanismo de ressonância permitiria a exploração simultânea de vários modelos internos distintos com varias gamas de perfis de velocidade. O uso de tal modelo interno, armazenado numa área visual de alta ordem, conduziria a uma interpretação mais veloz e mais confiável da entrada visual (« bottom-up input ») e participaria da codificação espaço-temporal da permanência do objeto durante a oclusão visual do mesmo.

1.4.5.2 Modelo da inferência dos estados mentais (modelo MSI)

Oztop e colegas (2005) propuseram um modelo computacional cujo objetivo foi demonstrar que o modelo interno preditivo, classicamente envolvido no controle motor do movimento, podia também ser recrutado para inferir as intenções de outrem apoiando-se sobre a observação do movimento. Seu segundo objetivo era de obter uma melhor compreensão do envolvimento respectivo dos córtices pré-motor e parietal nesses processos de inferência. Assim, a arquitetura do modelo MSI apóia-se sobre um « loop » de simulação mental construído em torno de um modelo interno preditivo (Blakemore e Decety, 2001; Wolpert e Kawato, 1998) o mesmo utilizando dentro de um « loop » de inferência dos estados mentais servindo a estimativa das intenções de outrem (ver também Oztop, 2006).

O modelo é baseado sobre a observação da cinemática do movimento durante uma tarefa de preensão de um objeto, a qual difere em função da utilização que se pretende fazê-lo. Em outras palavras, um voluntário observava um ator

agarrar um objeto e devia inferir as intenções do ator quanto ao uso dessa ferramenta. A observação do movimento de preensão acompanhava-se de um sinal motor apropriado de F5 (ver o capítulo anterior sobre os neurônios espelho), que era incorporado a um modelo preditivo. A partir das previsões sensoriais estabelecidas pelos neurônios espelho, o movimento podia ser simulado no observador como se ele o executasse. Assim, a inferência das intenções do ator resumiria-se a estabelecer uma comparação das sensações do movimento simulado com a percepção atual do movimento observado. A figura 15 apresenta uma esquematização do modelo MSI.

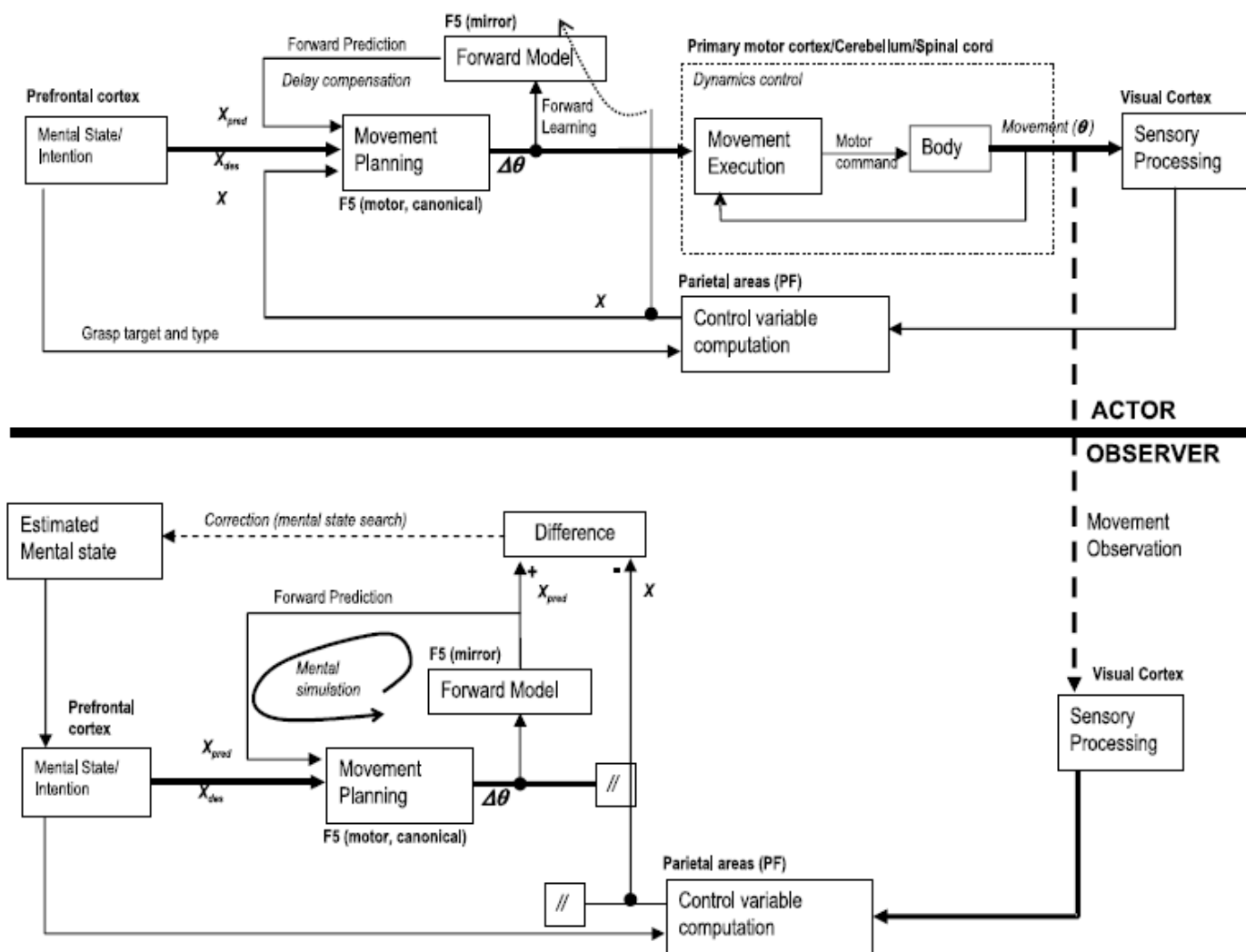


Figura 15. O painel superior : o modelo MSI baseou-se sobre a realimentação visual como ilustrado. O painel inferior : apresentação do mecanismo de inferência no observador. A simulação mental do movimento é mediada pelo uso das previsões sensoriais fornecidas pelos modelos internos preditivos e pela inibição da saída motora. O módulo calcula a diferença entre os parâmetros do controle visual do movimento simulado e do movimento observado. A estimativa do estado mental indica a previsão do observador sobre os estados mentais do ator. A diferença é usada para atualizar a estimativa ou selecionar o melhor estado mental. Extraído de Oztop et al. (2006).

É importante notar o espaço reservado aos parâmetros cinemáticos dentro desse modelo. É, de fato, a partir da detecção da cinemática do movimento de preensão, consequência das intenções do ator, que a simulação da ação observada é construída.

1.4.5.3 Modelo de M. Arbib

O modelo recentemente desenvolvido pelo grupo de Michael Arbib (Bonaiuto et al., 2007) é uma atualização do seu modelo anterior do reconhecimento da ação (Oztop e Arbib, 2002) baseado na descoberta dos neurônios espelho (para uma revisão recente ver Rizzolatti e Sinigaglia, 2008). O presente modelo apóia-se agora sobre uma arquitetura biologicamente mais plausível do que o inicialmente proposto.

Um de seus objetivos era de fazer um modelo da capacidade de reconhecer os movimentos de preensão, e, isto mesmo quando a parte final da cena visual (contato entre a mão e o objeto) era ocluída e exige um processo de inferência. O estabelecimento do modelo apóia-se sobre o paradigma e os resultados experimentais do estudo de Umiltà et al. (2001) (ver o capítulo anterior sobre os neurônios espelho). Os autores partem do postulado de que o cérebro possui duas memórias de trabalho, a primeira destinada a codificação espacial da posição da mão enquanto a segunda codifica as predisposições motoras (do inglês “afordance”) em relação ao objeto e a localização espacial desse último. Bonaiuto et al. (2007) utilizam um processo de reorganização dinâmica dos mapas (do inglês *dynamic remapping*) que permite inferir a trajetória do movimento de alcance quando a mão desaparece por trás do oclusor. A nova dinâmica do mapeamento é um mecanismo pelo qual as representações perceptuais são atualizadas a partir da informação sensorial ou dos comandos motores gerados. No modelo proposto, a memória de trabalho armazena a representação da trajetória da mão que é atualizada a partir do uso da representação visível do antebraço, disponível no STS. Em outras palavras, a detecção pelo STS do movimento do braço é utilizada para atualizar a representação da mão na memória de trabalho. Quando a informação visual da mão não é disponível, um traço da representação dela esta correlacionada aos esquemas de análise da relação espacial mão-objeto, da configuração postural da mão determinada pelas predisposições associadas ao objeto e do traço do objeto dentro da memória de trabalho para inferir a posição da mão (ver a figura 16 por uma representação geral do corpo do modelo de M. Arbib).

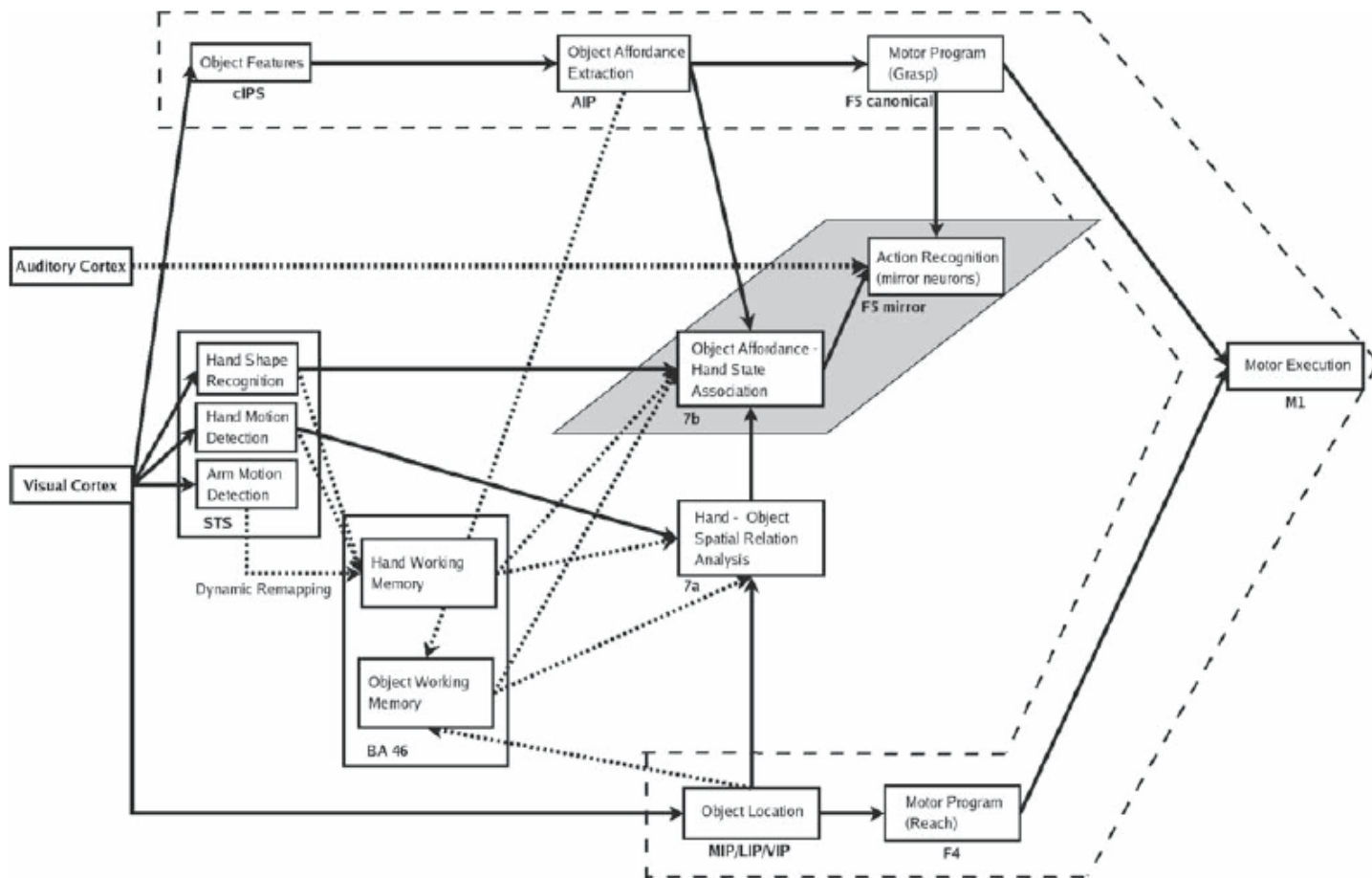


Figura 16. Esquema do modelo de M. Arbib (atualizado do modelo anterior de Oztop e Arbib, 2002). A rede principal modeliza as áreas espelho F5 e 7b (exibidas dentro do retângulo cinza). As setas pontilhadas representam as conexões específicas ao modelo de M. Arbib. As linhas pontilhadas referem-se aos esquemas relativos a uma porção do modelo FARS (ver Fagg e Arbib, 1998) sobre os movimentos de alcance visualmente guiados. Isso inclui os neurônios canônicos de F5, que fornecem no modelo de M. Arbib um padrão de atividade aos neurônios espelho de F5. Segundo Bonaiuto et al. (2007).

Os resultados das simulações do modelo de M. Arbib demonstram que a adição de uma memória de trabalho acompanhada de uma recalibração dinâmica das representações que a constituem é suficiente para inferir o resultado de uma ação cuja parte distal é ocluída.

2. INTRODUÇÃO A PARTE EXPERIMENTAL

A introdução apresentada previamente evidenciou a sensibilidade do sistema nervoso central ao tratamento do movimento biológico, permitindo ao ser humano reconhecer, por exemplo, às ações visualmente empobrecidas (Johansson, 1973), entender as ações realizadas por outrem (Rizzolatti e Craighero, 2004), ou ainda inferir as intenções de congêneres (Rizzolatti e Sinigaglia, 2007). Isso explica a participação de regiões corticais extravisuais como as que compõem o sistema motor (para uma revisão recente ver Fabbri-Destro e Rizzolatti, 2008) durante a percepção dos movimentos humanos. Numerosas teorias (Prinz, 1997; Jeannerod, 2001; Rizzolatti et al., 2001), quebrando a visão dominante durante décadas em neurociências, que propõe uma estrita dicotomia entre a percepção visual e a realização de uma ação, defendem a idéia de uma interação contínua entre a percepção e a ação (ver Giorello e Sinigaglia, 2007). Por falta de um substrato neurofisiológico legitimando essas teorias, a idéia da existência de uma ligação funcional entre a percepção e a ação enfrentava grandes relutâncias e desconfiança. A descoberta dos neurônios espelho, em primeiro lugar no macaco (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a) e depois no ser humano (Fadiga et al., 1995 ; Buccino et al., 2001), mudou radicalmente o olhar sobre estas teorias, propondo um substrato neural capaz de explicar a codificação visual de um movimento em termos motores. O fato de que estruturas envolvidas na produção do movimento encontram-se também ativadas durante a sua percepção visual desses permite explicar como a cena visual de uma pessoa se locomovendo pode entrar em ressonância, em termos motores, no observador (Saygin et al., 2004). A percepção visual dos movimentos humanos seria então dependente do conhecimento que o observador tem dos mesmos e das suas limitações, como enunciado por Viviani e Stucchi (1992) em sua proposta de uma teoria motora da percepção.

A maioria dos estudos descritos no presente contexto teórico concentrou-se na atividade motora evocada durante a observação do movimento. No entanto, até aonde sabemos, poucos estudos interessaram-se à contribuição respectiva da informação visual e dos modelos internos da ação durante um processo de inferência do movimento humano. Em outras palavras, qual é a *natureza do diálogo* que a motricidade (não executiva) tem com a informação visual durante a

reconstrução de uma trajetória relativa a um movimento biológico parcialmente privado de informações sensoriais? Além disso, quais são os loci neurais responsáveis pela *produção desse diálogo*? Desejamos também ampliar nosso conhecimento dos recursos utilizados pelo sistema para manter « vivo » o movimento do outrem quando a informação sensorial associada é temporariamente ausente. Nosso trabalho de pesquisa encontra-se então dentro da discussão teórica sobre a ligação percepção-ação e, visa dar uma contribuição a esse debate na forma de um esboço de respostas as perguntas previamente abordadas.

Para atingir os objetivos descritos acima, privilegiamos a escolha de uma abordagem multimodal apoiando-se sobre um experimento psicofísico, um estudo neurofisiológico de eletroencefalografia (EEG) e, enfim, um estudo de caso clínico com pacientes cerebelares. O estudo psicofísico tem por objetivo de verificar se um conhecimento motor implícito acompanha a reconstrução de uma trajetória descrevendo um movimento humano complexo cuja parte final é ocluída. O estudo de eletroencefalografia propõe-se investigar as bases neurais da codificação da permanência do movimento biológico na ausência de informação visual.

Enfim, o estudo de caso clínico analisa os efeitos de uma lesão do vermis e paravermis cerebelar numa tarefa de predição que consiste em estimar a posição final de movimentos envolvendo a participação do eixo corporal cuja trajetória é parcialmente ocluída.

3. Contribuição experimental

3.1 A inferência de um movimento humano complexo requer a utilização de modelos internos da ação: uma evidência comportamental (anexo 1)

Em um trabalho recente, Pozzo et al. (2006) demonstraram que quando o sujeito estimava a posição final de um movimento vertical humano, cuja última parte da trajetória era ocluída, a precisão diminuía e a variabilidade aumentava quando o movimento não respeitava as leis cinemáticas. Os autores sugeriram que o processo de inferência não estaria ligado apenas à informação visual passada, mas implicaria também uma simulação implícita dos programas motores envolvidos na realização dessa mesma ação. Este estudo é uma evidência indireta que corrobora a hipótese da ligação visuo-motora durante o processo de inferência do movimento: pequenas diferenças entre os perfis de velocidade parecem ser suficientes para que o voluntário discrimine implicitamente o movimento biológico do não biológico. Pozzo et al. (2006) concluíram que o movimento transitivo, sem o alvo físico na cena visual, era suficiente para acionar a conexão visuo-motora.

Contrastando com o primeiro estudo (Pozzo et al., 2006) onde os sujeitos deviam inferir um movimento transitivo, no presente estudo nós utilizamos um movimento intransitivo e pósturo-dependente como é o caso do movimento de se levantar (do inglês sit to stand, STS) ou se sentar (do inglês back to sit, BTS). Neste caso, a atividade no sistema de percepção-ação (direct matching system, Rizzolatti et al., 2001) parece ser dependente do contexto visual para a compreensão da ação. Nos macacos, por exemplo, o sistema espelho parece só ser ativado quando da observação de uma tarefa transitiva (Gallese et al., 1996). No caso do ser humano, isso é assunto de controvérsia. Fadiga et al. (1995) não encontraram de diferenças na excitabilidade córtico-espinhal quando se comparou a observação de um movimento da mão transitivo e um intransitivo. Em contrapartida, uma estimulação visual empobrecida (Grèzes et al., 2001) ou um movimento da mão efetuado por um robô (Tai et al., 2004) são insuficientes para acionar uma representação motora e ativar o sistema espelho. Para resumir, a observação de um efector biológico ou alienígena realizando uma ação transitiva ou intransitiva parece afetar a atividade dos neurônios espelhos.

Durante a realização de um movimento complexo do corpo inteiro, como é o caso do STS/BTS, a trajetória da parte distal superior resulta de um contexto dinâmico complexo (inércia importante, além das forças geradas pela própria execução do movimento se exercendo nas articulações), adicionado aos limites impostos pelo controle do desequilíbrio postural induzido pela realização da tarefa. A partir desse ponto de vista, a inferência da trajetória destes movimentos parece ser uma tarefa mais exigente do ponto de vista de recursos neurais do que um movimento simples e quase linear do dedo como o utilizado por Pozzo e colaboradores (2006) requerendo, portanto, em razão das propriedades da tarefa, a utilização de um modelo interno da dinâmica do tronco e membros ao invés do simples recurso aos mecanismos de extrapolação visual. De fato, a realização dos movimentos STS e BTS parece também recorrer ao modelo interno da gravidade (Papaxanthis et al., 2003a), assim como foi sugerido para um movimento simples do braço realizado no plano sagital. Assim, a robustez da representação central da gravidade (Pozzo et al., 1998) poderia facilitar a evocação precisa da ação a fim de mapeá-la com a entrada visual. Nesse caso, a anisotropia das cinemáticas dos movimentos ascendentes ou descendentes deveria influenciar a precisão da inferência do movimento.

O objetivo desse estudo foi verificar se a reconstrução da porção ausente de uma trajetória complexa é facilitada quando perfis de velocidade biológicos em contraposição aos não-biológicos são utilizados. Para responder a essa pergunta, os voluntários deveriam estimar a posição de desaparecimento ou a posição final de um ponto em movimento, representando a trajetória do ombro durante os movimentos STS e BTS, parcialmente oclusa na última parte da trajetória e respeitando uma cinemática biológica ou não biológica.

3.1.1 Metodologia

Dispositivo experimental e paradigma

No presente estudo, empregamos uma metodologia similar a essa utilizada previamente por Pozzo et al. (2006). Em todos os experimentos, os estímulos foram visualizados numa tela plana de 17" (fundo preto, resolução de 1024 x 768

pixels, onde o pixel é um retângulo de 0,33 mm de largura e 0,35 mm de altura, com uma frequência de 75 Hz) conectada a um computador. O estímulo consistiu do movimento de um ponto branco (3 pixels de diâmetro) que correspondia à trajetória do ombro durante os movimentos de STS e BTS. As trajetórias e perfis de velocidade do ombro utilizados no estudo foram adquiridos com um sistema opto-eletrônico de captura do movimento (frequência de aquisição de 100 Hz, BTS Elite System). Para mais detalhes sobre a sessão de gravação, ver Papaxanthis et al. (2003a). Como havíamos previamente observado uma invariância da cinemática caracterizando os movimentos STS e BTS realizados no plano sagital, selecionamos, para cada direção, um movimento em adequação com as leis cinemáticas evidenciadas por Papaxanthis et al. (2003a). Papaxanthis et al. (2003a) registraram a cinemática do ombro (trajetória e perfil de velocidade) durante um movimento do corpo inteiro (tarefa STS e BTS) e demonstraram uma anisotropia dos perfis de velocidade do ombro. Os perfis de velocidade eram assimétricos em função de se o movimento era realizado contra a gravidade (movimento STS) ou com a ajuda da gravidade (movimento BTS). Essa observação corrobora os resultados prévios obtidos com os movimentos dos braços (Papaxanthis et al. 1998, 2003b, 2005) e foram expandidos aos movimentos do corpo inteiro (Papaxanthis et al., 2003a), sugerindo que o sistema nervoso central integra a força da gravidade ao planejamento motor durante a realização do movimento do braço ou do corpo inteiro no plano sagital. Assim, no presente estudo o termo “cinemática” refere-se à assimetria dos perfis de velocidade dos movimentos humanos realizados no plano sagital (figura 17).

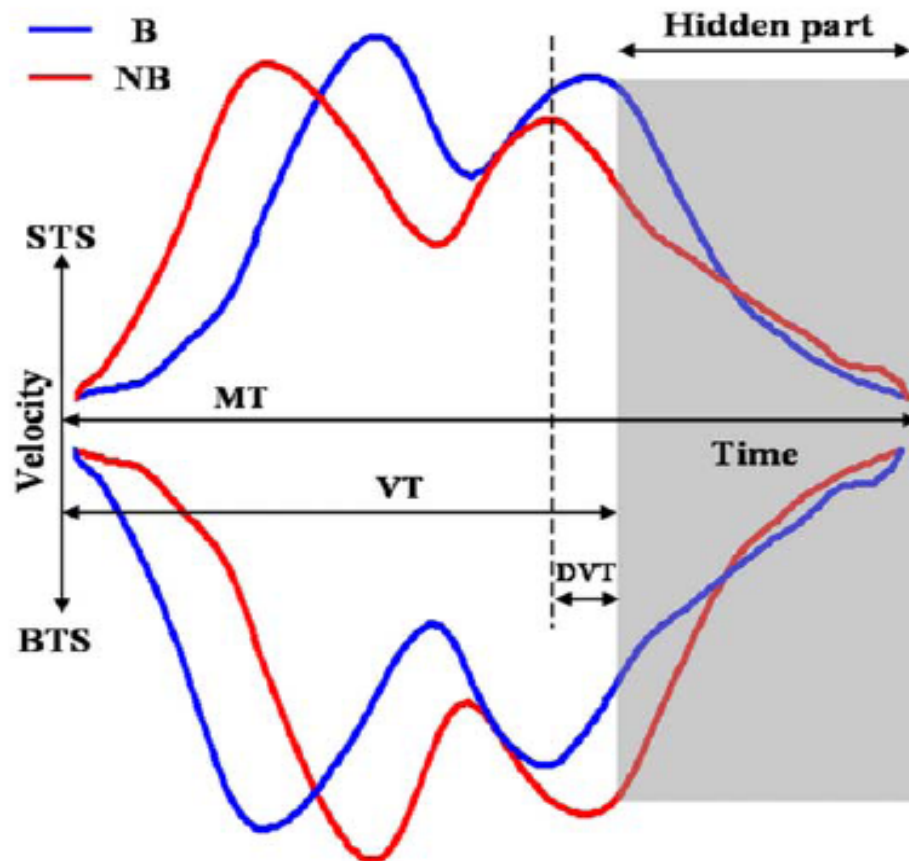


Figura 17. Perfis de velocidade tangencial do ombro para os quatro estímulos utilizados no presente estudo. Para os dois primeiros tipos de movimento, o ponto luminoso se deslocou respeitando a trajetória STS ou BTS de acordo com a lei biológica (cinemática biológica, B – curvas azuis), ou seja, com as cinemáticas correspondentes aos perfis de velocidades do ombro durante o movimento STS ou BTS. Para os dois outros movimentos, um conflito foi introduzido entre a direção e o perfil de velocidade. A geometria da trajetória do movimento STS foi exibida com um perfil de velocidade de um movimento BTS (cinemática não biológica, NB – curvas vermelhas). A exibição do movimento na tela limitou-se a somente 65% do movimento total. A parte ocluída do movimento é apresentada pelo retângulo cinza. As abreviações dos parâmetros cinemáticos são comuns a todos os movimentos : MT o tempo total do movimento ; VT o tempo visível da informação visível ; DVT o tempo visível da fase de desaceleração do alvo (ver a tabela 1 para os valores correspondentes).

Se a informação visual passada fosse utilizada para calcular a trajetória futura (a posição final – EP), a extrapolação visual deveria ser facilitada pela observação de uma fase de desaceleração com maior duração. Foram utilizados quatro tipos de movimento a fim de verificar se a informação visual influi na precisão em estimar-se a posição final de uma trajetória. Dois movimentos para o qual o deslocamento dos pontos respeitava as trajetórias dos movimentos STS e

BTS (chamamos esses movimentos de biológico porque a cinemática corresponde às leis do movimento bem conhecidas). Para os dois outros movimentos, introduzíamos um conflito nos perfis de velocidade do ombro. Assim, o movimento do ponto para o STS se deslocava de acordo com o perfil de velocidade do movimento BTS (violando assim o movimento biológico, STS N) enquanto no movimento BTS, ele se deslocava com um perfil de velocidade de movimento STS (BTS N).

O tamanho das trajetórias foi de 264 e 274 mm com uma duração de 1,88 s e uma velocidade média de 140 mm/s e 146 mm/s para o movimento STS e BTS, respectivamente.

Tabela 1. Parâmetros cinemáticos dos movimentos exibidos

	MT (ms)	VT (ms)	DVT (ms)	ML (mm)	MV (mm/s)	VV (mm/s)
STS	1,880	1,222	61	264	140	244
STS N	1,880	1,222	156	264	140	169
BTS	1,880	1,222	156	274	146	177
BTS N	1,880	1,222	61	274	146	254

Estímulos exibidos na tela para as duas direções (STS e BTS) e as duas cinemáticas (biológica e não biológica). MT tempo total do movimento ; VT tempo visível do alvo ; DVT tempo visível da fase de desaceleração do alvo ; ML comprimento total da trajetória do movimento; MV velocidade tangencial média do alvo ; VV velocidade do alvo ao momento do seu desaparecimento.

Para a trajetória STS, as excursões vertical e horizontal foram, respectivamente, de 152 mm ($12^{\circ}5$ de ângulo visual) e 124 mm ($10^{\circ}2$ de ângulo visual) contra 147 mm (12.1° de ângulo visual) e 126 mm (10.3° de ângulo visual) para o BTS. A curva da trajetória do ombro foi calculada a partir do ratio D_{max}/L (D_{max} : distância máxima perpendicular medida entre o trajeto real e a linha reta ; L : corresponde a uma linha reta passando entre a posição inicial e final do deslocamento vertical do ombro). De acordo com Papaxanthis et al. (2003), essa razão revela uma curva mais importante do componente ascendente do que do descendente: 0.21 contra 0.18.

Procedimento experimental

Um total de 29 voluntários participou do experimento. Todos deram o seu consentimento esclarecido (ver anexo 2). Todos tinham uma visão normal ou corrigida e desconheciam o propósito do experimento. O estudo foi realizado de

acordo com a declaração de Helsinki (1964).

O participante foi convidado a sentar-se a uma distância confortável da tela (aproximadamente 70 cm) numa sala escura. Ele foi informado de que o movimento visualizado na tela do computador corresponderia à trajetória do ombro durante um movimento STS ou BTS, realizado no plano sagital. O voluntário foi solicitado a fixar o olhar em um ponto de fixação (cruz de 10 x 10 pixels) assim que ele aparecia no centro da tela. Ele iniciava a tarefa apertando a barra de espaço do teclado e assim a cruz desaparecia. Um intervalo de 0,2 a 1s se seguia ao desaparecimento da cruz. O participante deveria continuar a fixar o centro da tela até a aparição do estímulo. A ordem de apresentação dos estímulos (STS, STS N, BTS ou BTS N) foi aleatória para os experimentos 1 e 2. Os sujeitos responderam utilizando o mouse.

O estudo consistiu de quatro experimentos, dois deles baseados na estimativa de posição (experimento 1 e 2) seguidos por dois experimentos controle (experimentos controle 1 e 2). O desenho experimental básico consistiu de dois fatores (movimento x direção) com 12 repetições para cada combinação de fator. O fator movimento teve dois níveis: biológico e não biológico. O fator direção teve dois níveis: STS e BTS. Assim, cada experimento consistiu em 48 repetições. Um desenho experimental com poucas repetições para condição (12) e a apresentação aleatória dos estímulos impede um efeito de aprendizagem (Grossman et al., 2004).

Experimento 1: a estimativa da posição final (EP)

Onze participantes (6 mulheres, 27 ± 8 anos) participaram do experimento 1. A tarefa experimental consistiu em avaliar aonde o movimento deveria terminar (estimativa espacial) se ele fosse inteiramente visível (lembrar-se de que somente 65% do movimento inteiro é visível). Os voluntários responderam deslocando o cursor (cruz) do mouse para a posição final estimada e validaram as suas respostas clicando o mouse. A resposta era assim automaticamente registrada no computador.

Experimento 2: a estimativa da posição de desaparecimento (VP)

Onze participantes (7 mulheres, 27 ± 8 anos) participaram do experimento. A tarefa

experimental consistiu em deslocar o cursor para o lugar exato aonde o ponto luminoso desaparecia; o restante do procedimento era similar ao do experimento 1.

Experimento controle 1

Os voluntários que participaram dos experimentos 1 e 2 (n=22) realizaram o controle. 99% do movimento era visível. Os participantes foram solicitados a indicar com o cursor a posição de desaparecimento do ponto luminoso; o restante do procedimento foi similar ao do experimento 1. Os participantes realizaram 24 repetições: 12 para cada direção. Esse controle permitiu-nos de verificar a habilidade visuo-motora do voluntário na utilização do cursor do mouse no contexto experimental.

Experimento controle 2

O objetivo desse controle era de obter uma estimativa aproximada da sensibilidade do sujeito em discriminar as pequenas diferenças entre as cinemáticas (perfil de velocidade biológico ou não biológico) utilizadas no presente estudo. Sete sujeitos (5 mulheres, 26 ± 8 anos) participaram desse controle. O movimento inteiro apareceu na tela do computador. Trinta pares de movimentos foram utilizados em 6 pares, repartidos da seguinte maneira: STS/STS N, STS/STS, STS N/STS N, BTS/BTS N, BTS/BTS, BTS N/BTS N. Nós utilizamos 10 pares idênticos, que corresponderam à aplicação do mesmo perfil de velocidade para uma mesma trajetória: 5 pares similares para o STS (3 STS/STS e 2 STS N/STS N) e 5 pares similares para a direção BTS (3 BTS/BTS e 2 BTS N/BTS N). Para os outros 20 pares, aplicamos para uma mesma direção dois perfis de velocidade diferentes (biológico versus não biológico) utilizando o mesmo número de repetições para cada direção: 10 pares para a direção STS (5 STS/STS N mais 5 STS N/STS) e 10 pares para a direção BTS (5 BTS/BTS N e 5 BTS N/BTS). É importante ressaltar que para uma mesma trajetória (STS ou BTS) a geometria da trajetória é idêntica e independente do perfil de velocidade (biológico ou não biológico) nela aplicado. Após a apresentação de dois movimentos sucessivos de mesma direção, o voluntário deveria dizer para o experimentador se os movimentos visualizados eram idênticos ou diferentes. O voluntário foi solicitado a avaliar 30 pares de movimentos. A ordem de apresentação dos pares foi aleatória.

Análise dos dados

Para cada repetição, a exatidão na estimativa do ponto final (EP) ou de desaparecimento do alvo (VP) em relação a posição real do estímulo foi definida como a diferença entre a posição estimada pelo sujeito e a posição real (erro constante, PCE). Então para cada indivíduo, nós calculamos a média dos erros PCE. A variabilidade das estimativas das posições finais ou de desaparecimento foi definida como o desvio padrão (SD) das 12 repetições medidas para cada uma das duas direções e cinemáticas (erro variável, PVE).

O desvio do alinhamento e a superestimativa dos PCE e PVE foram analisados separadamente. O desvio do alinhamento foi medido em relação ao eixo x para o movimento STS e o eixo y para o movimento BTS. Para os valores de superestimativa utilizamos os dados do eixo y para o movimento STS e do eixo x para o movimento BTS (ver a figura 18).

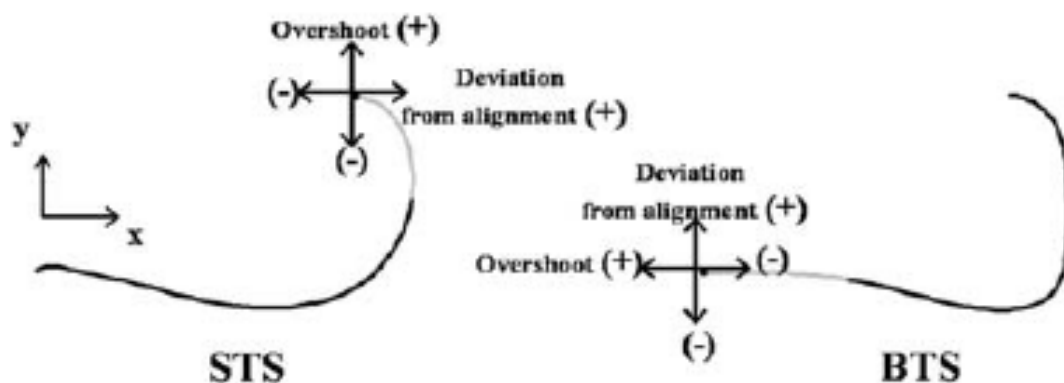


Figura 18. Parâmetros para análise dos dados. As curvas pretas e cinzas mostram respectivamente a parte visível e oclusa das trajetórias para cada uma das direções (STS e BTS). A bolha preta no final da trajetória indica a posição final real do movimento. As cruzes representam os eixos do desvio do alinhamento e da superestimativa. O desvio do alinhamento é medido a partir do eixo x para o movimento STS e do eixo y para o movimento BTS. A superestimativa é calculada a partir do eixo y para o movimento STS e do eixo x para o movimento BTS.

As respostas dos sujeitos foram comparadas utilizando uma Anova de medidas repetidas (2 direções x 2 cinemáticas x 12 repetições). O nível de significância foi determinado em $p < 0,05$. Um post-hoc de Scheffé foi utilizado a fim de comparar os efeitos dos diferentes níveis dentro de um mesmo fator.

3.1.2 Resultados

Experimento 1 – estimativa da posição final

Em geral, a posição final foi superestimada para os dois movimentos (biológico e não biológico) e para as duas direções (STS e BTS). A figura 19 ilustra o resultado típico de um voluntário.

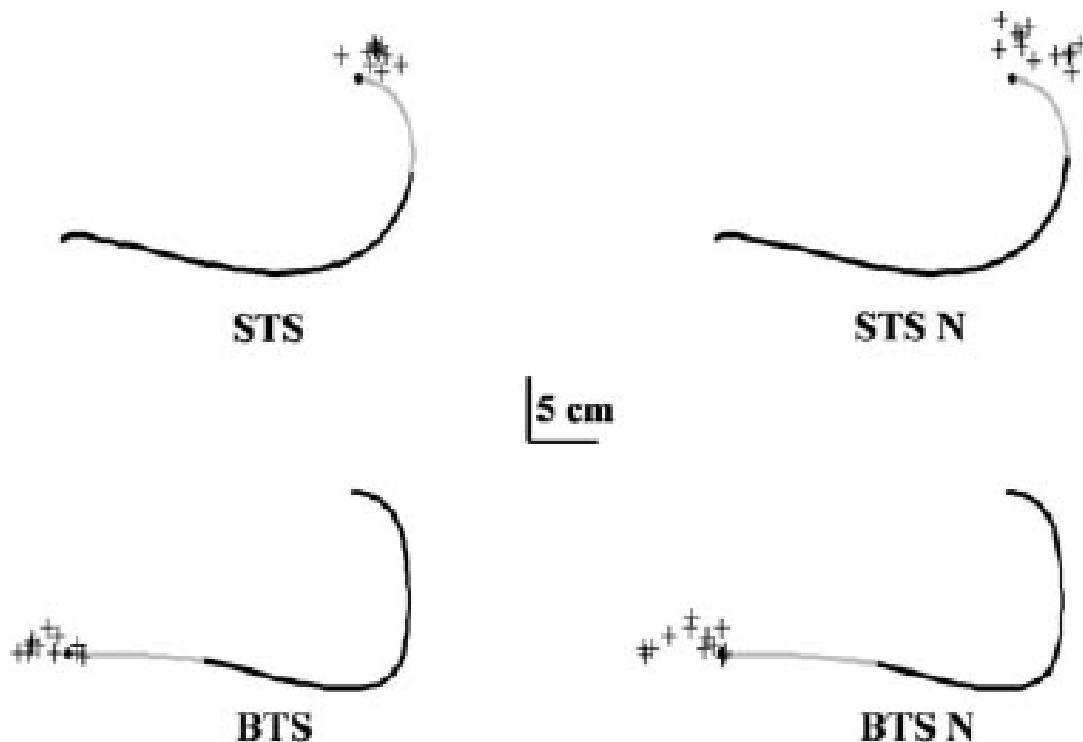


Figura 19. Estimativa da posição final de um voluntário típico (experimento 1). As curvas pretas e cinzas representam, respectivamente, as partes visíveis e oclusas para o movimento STS biológico (STS), STS não biológico (STS N), BTS biológico (BTS) e BTS não biológico (BTS N). A bolinha preta corresponde à posição final real do movimento. As cruzes indicam as estimativas do participante.

Desvio do alinhamento

Para o movimento STS, as EP foram deslocadas para fora da trajetória em 85,6% e 80,3% das repetições totais para o STS e STS N, respectivamente. A média do PCE do deslocamento foi de $22,3 \pm 1,87\text{mm}$ (PVE = $8,3 \pm 1,54\text{mm}$). Para o movimento BTS observamos um deslocamento para cima correspondendo a 58,3% e 61,4% das repetições totais para o BTS e BTS N, respectivamente, com um PCE médio de $15,5 \pm 2,32\text{ mm}$ (PVE = $7,6 \pm 0,89\text{ mm}$).

O teste Anova para o parâmetro PCE revelou um efeito de direção ($F(1,10) = 7,477$, $p=0,02$): o desvio do alinhamento foi maior para o movimento STS que BTS. Nós não encontramos efeito para o PVE. Nenhum efeito biológico versus não biológico foi constatado.

Superestimativa

Os sujeitos superestimaram a avaliação da posição final do movimento. Essa superestimativa representou 64,4%, 69,7%, 62,1% e 57,6% das repetições totais, respectivamente, para os movimentos STS, STS N, BTS e BTS N. A média do PCE foi de $13,4 \pm 1,98$ mm (PVE = $6,9 \pm 0,66$ mm) para a condição STS e $14,5 \pm 2,98$ mm (PVE = $8,2 \pm 0,74$ mm) para a condição BTS. Esses valores correspondem a um erro de 5,07 % da trajetória completa do movimento STS e de 5,5% da trajetória inteira do movimento BTS.

O teste Anova para o parâmetro PCE revelou um efeito do perfil de velocidade ($F(1,10) = 25,1$, $p=0,0005$). O post-hoc de Scheffé demonstrou haverem diferenças significativas entre o STS e o STS N ($p=0,038$), o BTS e o BTS N ($p=0,026$) e para o STS versus BTS N ($p=0,001$), no qual o perfil de velocidade é idêntico enquanto a direção difere. Em todos os casos, os sujeitos foram sempre mais precisos para estimar a posição final do movimento biológico. O teste Anova para o PVE também revelou um efeito de movimento ($F(1,10)= 8,2868$, $p=0,016$) indicando um aumento da variabilidade para os movimentos não biológicos.

Em resumo, o PCE foi maior para os movimentos não biológicos ($15,5 \pm 2,4$ mm) do que para os biológicos ($12,3 \pm 2,5$ mm). A figura 20 (à direita) representa os valores dos PCE e PVE para as quatro condições.

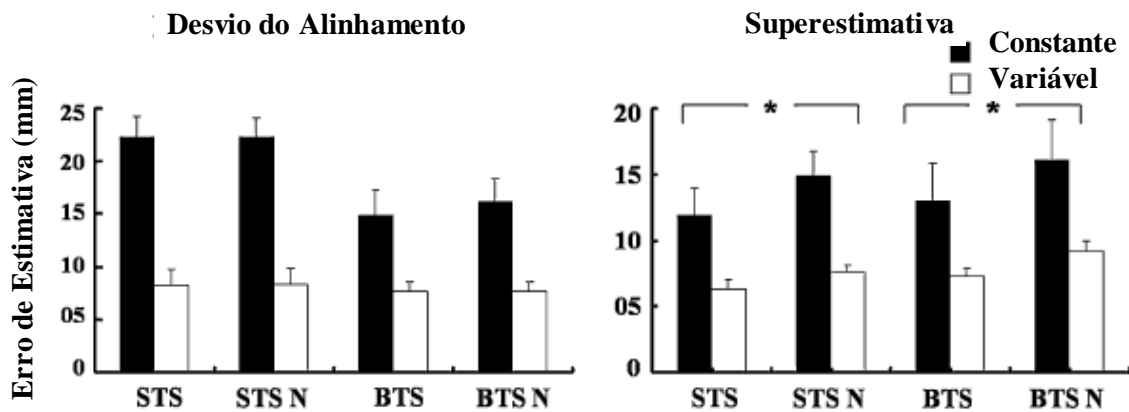


Figura 20. Histograma da média dos erros constantes e variáveis para a estimativa da posição final para o desvio do alinhamento (painel esquerdo) e a superestimativa (painel direito) para as duas direções (STS e BTS) e as duas cinemáticas (biológico e não biológico). As estrelas indicam as diferenças estatísticas ($p < 0,05$).

Experimento 2 – estimativa da posição de desaparecimento

De maneira similar ao experimento 1, a posição de desaparecimento (VP) foi superestimada para os dois movimentos (biológico e não biológico) e para as duas direções (STS e BTS). A figura 21 ilustra o resultado de um sujeito típico.

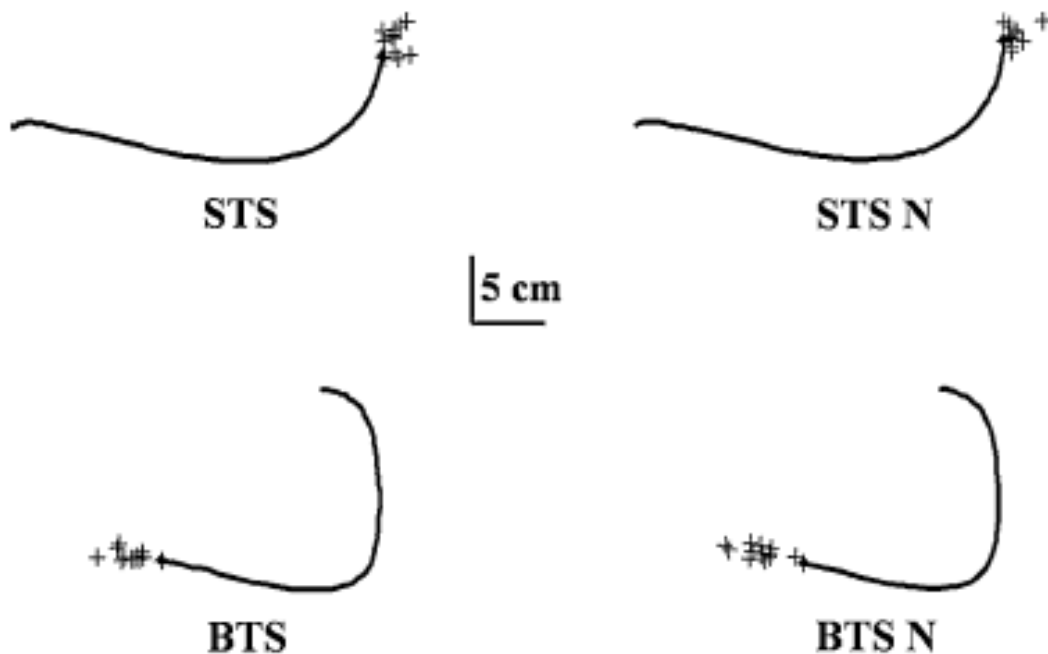


Figure 21. Estimativa da posição de desaparecimento típico de um voluntário (experimento 2). A curva preta representa a parte visível do movimento STS biológico (STS), STS não biológico (STS N), BTS biológico (BTS) e BTS não biológico (BTS N). A bolinha preta corresponde à posição de desaparecimento do alvo. As cruzes indicam as respostas do participante.

Desvio do alinhamento

A condição STS mostrou um leve deslocamento para fora da trajetória, representando 50,75% e 56,8% das repetições totais para o STS e STS N, respectivamente. A média do deslocamento do PCE foi de $3,43 \pm 0,35$ mm (PVE = $2,5 \pm 0,3$ mm). Para a condição BTS, observamos um deslocamento para cima correspondendo a 77,3% e 91,6% das repetições totais para o BTS e BTS N, respectivamente, com um PCE médio de $6,6 \pm 0,9$ mm (PVE = $3,2 \pm 0,34$ mm).

O teste Anova para o parâmetro PCE revelou um efeito de direção ($F(1,10) = 14,0876$, $p=0,0037$) e um efeito do movimento ($F(1,10)=40,5869$, $p=0,0001$). O desvio do alinhamento foi sempre maior para a condição BTS ($6,6 \pm 0,9$ mm) quando comparado ao movimento STS ($3,4 \pm 0,34$ mm). A exatidão para a condição biológica foi maior ($4,4 \pm 0,57$ mm) do que para a não biológica ($5,6 \pm 0,67$ mm). O teste Anova para o PVE revelou uma interação significativa entre a direção e o movimento ($F(1,10)=12,3670$, $p=0,005$). A figura 22 (à esquerda) representa as PCE e PVE com as suas dispersões nas quatro condições.

Superestimativa

Observamos uma superestimativa consistente em cada condição experimental. As superestimativas foram de 86,4%, 79,5%, 97,7% e 99,2% das repetições totais, respectivamente, para os movimentos STS, STS N, BTS e BTS N. A média do PCE foi de $9,7 \pm 1,7$ mm (PVE = $4,7 \pm 0,54$ mm) para a condição STS e $13,9 \pm 0,94$ mm (PVE = $5,6 \pm 0,45$ mm) para a condição BTS. Um teste Anova para o parâmetro PCE confirmou um efeito de direção ($F(1,10)=9,5354$, $p=0,01$). A precisão da estimativa do VP foi melhor para o movimento STS ($9,7 \pm 1,74$ mm) do que para a condição BTS ($13,9 \pm 0,94$ mm). O teste Anova revelou também uma interação significativa entre a direção do movimento e o perfil de velocidade tanto para o PCE ($F(1,10)=57,6526$, $p=0,00002$) quanto para o PVE ($F(1,10)=9,0111$, $p=0,013$). Em conclusão, a exatidão foi maior quando a velocidade do alvo no momento do desaparecimento era baixa. Por exemplo, quando a velocidade do VP para o movimento STS era igual a 244 mm/seg, o erro PCE de localização era de $10,5 \pm 2,2$ mm (PVE= $6,4 \pm 0,6$ mm) versus $6,1 \pm 1,9$ mm (PVE= $5,5 \pm 0,26$ mm) para uma velocidade no momento da desaparecimento de 169 mm/seg (ver a tabela 1 para os valores correspondentes). Além disso, a

variabilidade da estimativa do VP foi menor na condição STS. A figura 22 (painel da direita) apresenta os PCE e PVE com as suas dispersões para as quatro condições.

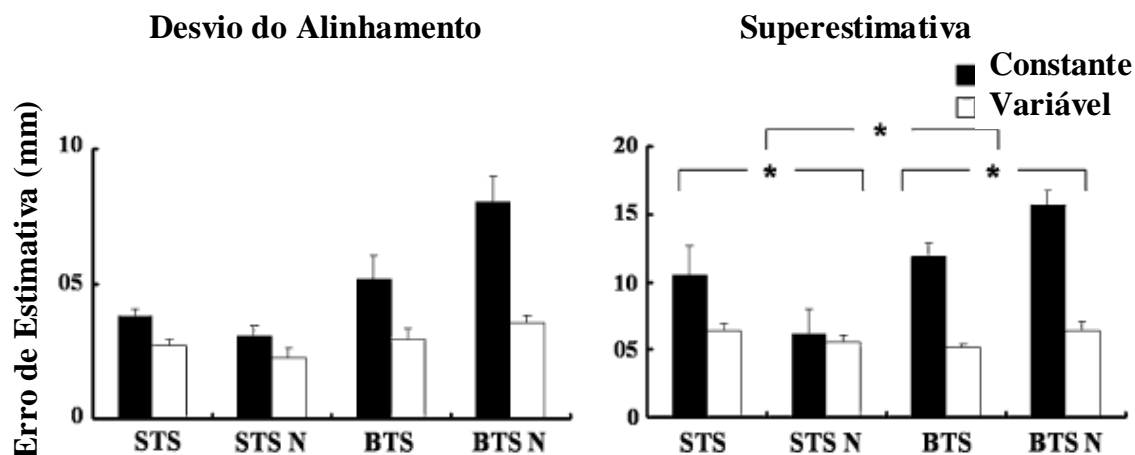


Figura 22. Histograma da média dos erros constantes e variáveis para a estimativa da posição de desaparecimento para o desvio do alinhamento (painel esquerdo) e a superestimativa (painel direito) para as duas direções (STS e BTS) e as duas cinemáticas (biológico e não biológico). As estrelas indicam as diferenças estatísticas ($p < 0,05$).

Controle 1

Todos os sujeitos foram muito precisos em estimar a posição de desaparecimento do estímulo. A superestimativa média do PCE foi de $-1,8 \pm 0,74$ mm (PVE= $3,48 \pm 0,52$ mm) e $-0,54 \pm 0,94$ mm (PVE= $3,92 \pm 0,54$ mm,) correspondendo a um erro de 0,7% e 0,2% da trajetória total, respectivamente, para o movimento STS e BTS. O PCE do desvio do alinhamento foi de $-2,77 \pm 0,78$ mm (PVE= $3,65 \pm 0,64$ mm) para o STS e $0,34 \pm 0,97$ mm (PVE= $2,46 \pm 0,42$ mm) para o BTS. Tomados em conjunto, estes resultados confirmaram que os efeitos registrados nos experimentos 1 e 2 resultavam das manipulações experimentais.

Controle 2

A média das respostas corretas nesse experimento foi de $12,7 \pm 2,98$ (representando $42,4 \pm 9,9\%$ de acertos). Esse resultado esteve abaixo do nível de chance (correspondendo a 15 respostas corretas). Nós observamos que quando um sujeito observou um par idêntico (biológico e biológico ou não biológico e não

biológico), a média da percentagem de respostas corretas foi de $70 \pm 14,1\%$. Durante a observação de pares diferentes (biológico versus não biológico) essa percentagem caiu para $28 \pm 12\%$ (este resultado foi estatisticamente diferente do obtido para a observação de pares idênticos: teste t, $p=0,0008$). Essa percentagem foi bem abaixo do nível de chance (50% de respostas corretas), sugerindo que os sujeitos não foram capazes de discriminar as pequenas diferenças cinemáticas entre as diferentes condições. Essa observação dá suporte à idéia que o efeito biológico observado no experimento 1 (EP) é consequência de um mecanismo implícito (inconsciente).

3.1.3 Discussão

Nesse estudo, investigamos a capacidade do sujeito de reconstruir a parte ocluída da trajetória do ombro durante um movimento do corpo inteiro como o STS/BTS. A novidade do nosso protocolo consistiu em investigar as contribuições, respectivamente, da informação visual e da representação interna da ação durante a reconstrução de uma parte ausente da trajetória de um movimento humano complexo e intransitivo. Utilizamos um contexto visual muito empobrecido (somente o deslocamento de um ponto luminoso estava visível na tela do computador) descrevendo a trajetória humana complexa. O nosso resultado principal é que a natureza do movimento visualizado tem efeito sobre a estimativa do EP, contrastando com a estimativa do VP, onde a habilidade de estimar a posição de desaparecimento do ponto em movimento é dependente somente da velocidade do alvo.

Estimativa da posição de desaparecimento

Constatamos haver uma superestimativa sistemática para avaliar a posição de desaparecimento do alvo em movimento. Essa superestimativa aumentou em relação à velocidade do estímulo visual, mas se mostrou não estar relacionada com a cinemática do movimento (biológico versus não biológico). Por exemplo, durante o movimento STS, para o qual a velocidade do ponto luminoso no momento do desaparecimento é maior para o movimento biológico comparado ao

não biológico, a precisão da estimativa diminui. Nesse caso, os processos visuais parecem ter um papel decisivo na estimação da posição do alvo.

Uma superestimativa similar foi encontrada durante os experimentos de avaliação da posição de desaparecimento de um alvo em movimento, onde a velocidade do alvo era constante e o erro de estimativa foi associado à velocidade do alvo no momento do seu desaparecimento (Mitrani et al., 1979; Kerzel et al., 2001; Actis-Grosso e Stucchi, 2003). Nijhawan (1994) interpretou esse resultado como a consequência da extrapolação visual do alvo em movimento a fim de compensar os atrasos de processamento neural da informação. A presente investigação demonstra a robustez desse mecanismo para os movimentos não lineares com fases sucessivas de aceleração e desaceleração.

A superestimativa poderia também ser o resultado do planejamento dos movimentos dos olhos antes do desaparecimento do alvo (Kao e Morrow, 1994). De fato, como o retardo da informação visual é de aproximadamente 100 ms (De Valois e De Valois, 1991), o controle do movimento dos olhos deve ser preditivo a fim de associar o movimento dos olhos com o do alvo se movimentando. Além disso, quando o alvo desaparece de maneira súbita durante a perseguição ocular, a velocidade dos olhos desacelera de maneira exponencial dentro de um intervalo de tempo de 200-300 ms (Mitrani e Dimitrov, 1978; Barnes et al., 2000) depois do desaparecimento do alvo. Dentro deste intervalo temporal, a velocidade residual dos olhos poderia contribuir para o erro de localização da posição de desaparecimento. De fato, Kerzel et al. (2001) demonstraram uma redução desse erro de superestimativa durante uma situação estática, quando os voluntários fixavam o olhar durante a realização da tarefa.

Verificamos também que a precisão da estimativa do VP foi maior para o STS em comparação a trajetória BTS (experimento 2). As diferenças nas curvaturas da parte ascendente do STS da parte descendente do BTS poderia explicar esses resultados. De fato, uma redução na velocidade e um atraso no seguimento do movimento são registrados para as trajetórias curvas (Mrotek et al., 2006). Durante o STS o ponto desaparece perto da curva máxima da trajetória, onde a velocidade do seguimento ocular diminui. Em contraste, para o movimento BTS, o ponto desaparece depois da curva máxima da trajetória, quando ela é

praticamente plana, e aonde o seguimento ocular é facilitado. Nessa última condição, os mecanismos de previsão facilitariam uma superestimativa.

Estimativa da posição final

Contrastando com o experimento VP, a precisão da estimativa do EP é afetada pela natureza do movimento apresentado na tela (biológico versus não biológico). Assim, a precisão dos sujeitos durante o processo de inferência do movimento foi maior para os movimentos que respeitaram as leis da cinemática (ver a figura 19). Um ponto relevante é que para o movimento STS a duração visível da fase de desaceleração, a partir da qual a extrapolação do movimento pode ser computada, foi menor para o movimento biológico do que para o não biológico. Conseqüentemente, a informação visual parece não ser relevante para se inferir a porção oclusa da trajetória. Esse resultado corrobora observações precedentes do efeito do perfil de velocidade biológico sobre a estimativa da posição final de um movimento corporal simples (Pozzo et al., 2006), estendendo-se agora também para um movimento intransitivo e complexo do corpo inteiro.

A maior sensibilidade para observação do movimento biológico versus não biológico apóia a idéia de que a inferência do movimento utilizaria uma informação interna, tal como o conhecimento implícito das leis motoras requeridas para a realização da tarefa experimental. Em outros termos, durante a reconstrução das partes invisíveis das trajetórias, o voluntário recuperaria as informações motoras a fim de compensar pela perda de informação visual. A idéia geral da forte interconexão entre percepção e representação motora é hoje bastante aceita por vários autores (Jeannerod 1994 e 2001; Decety et al., 1997; Prinz, 1997; Hari et al., 1998; Cochin et al., 1999; Rizzolatti et al., 2002; Fadiga et al., 2005; Kilner et al., 2007). Aliás, a idéia que durante a observação da ação recrutamos as redes neurais específicas envolvidas na realização motora do movimento observado é hoje recorrente em neurociência (para uma visão geral ver Giorello e Sinigaglia, 2007).

Portanto, propomos, utilizando evidências neurofisiológicas recentes e modelos computacionais, que o circuito espelho fronto-parietal é um forte candidato a participar do processo de inferência visual ligando a percepção sobre o sistema de ação. De fato, as características funcionais do sistema espelho (Rizzolatti e Craighero, 2004; Buccino et al., 2004) facilitaríamos a evocação da

informação motora para inferir a parte oclusa da trajetória. A múltipla interconexão anatômica existente entre o lóbulo parietal inferior e o córtex pré-motor facilitaria essa interação (Rizzolatti et al., 1998; Rizzolatti e Luppino, 2001).

No nosso desenho experimental, para limitar a influência da forma no processo de reconhecimento, nós aplicamos trajetórias similares que diferiram somente pelos perfis de velocidade aplicados. Se as respostas dos sujeitos dependessem somente da experiência visual para estimar a posição final do movimento, nós poderíamos fazer a hipótese de uma estimativa similar entre as cinemáticas biológicas e não biológicas. No entanto, observamos um efeito cinemático sobre as avaliações dos sujeitos: eles eram sempre mais precisos e menos variáveis para inferir a posição final de um movimento biológico mesmo quando a disponibilidade da informação visual era maior para o movimento não biológico (ver o movimento STS). Esse resultado sugere a participação de informações internas para elaborar a previsão do movimento. Mataric et al. (1998) propuseram que primitivos motores poderiam ser evocados utilizando unicamente o seguimento visual de um ponto correspondendo a extremidade final da mão e que poucas informações parecem ser suficientes para mapear os primitivos internos do movimento sobre o movimento observado. Essa constatação está de acordo com nosso paradigma experimental, onde os sujeitos observaram um deslocamento de um único ponto luminoso na tela do computador.

Em conclusão, nós especulamos que a ausência da entrada visual induza uma simulação implícita motora do movimento observado, modulada de acordo com as leis cinemáticas do movimento.

3.2 Correlatos eletrofisiológicos da permanência do movimento biológico em humanos

A descontinuidade espaço-temporal da informação visual é uma experiência comum para o ser humano e que é geralmente bem resolvida. Por exemplo, quando uma pessoa desaparece atrás de uma parede, os observadores têm um sentido claro da sua presença física apesar da ausência de informação visual. Essa habilidade é conhecida como a permanência do movimento (Michotte, 1950).

Um estudo pioneiro de eletrofisiologia de Assad e Maunsell (1995) identificou a existência de correlatos neurais localizados no córtex parietal posterior do macaco, participando da inferência do movimento. Os experimentadores registraram a atividade dos neurônios localizados no córtex parietal posterior do macaco quando ele observava um estímulo visual em movimento que desaparecia e cuja futura posição, em função do contexto experimental, podia ser inferido ou não (reaparecimento do alvo a sua posição de desaparecimento). Durante a ausência temporária de informação visual, a metade das células registradas mostrou uma atividade significativamente maior durante a situação de inferência versus a reaparição do alvo na sua posição de desaparecimento. Os autores interpretaram o aumento da atividade desta população neural na ausência de entrada visual e de saída motora como o índice da construção de uma representação do movimento do alvo. Recentemente, num estudo de IRMf, Olson e colegas (2004) usaram um paradigma compartilhando muitas semelhanças com o de Assad e Maunsell (1995) e onde os sujeitos observaram o deslocamento de uma bola desaparecendo do campo visual. O interesse dos autores foi de investigar a implicação das áreas cerebrais responsáveis pela percepção e pelo controle ocular durante o tratamento de um movimento de alvo ocluído. Olson et al. (2004) demonstraram que a oclusão do alvo acompanhava-se de uma ativação do sulco intraparietal (IPS), sugerindo o envolvimento desta região cortical durante a extrapolação da futura posição de um alvo em movimento, com o objetivo de preparar uma intercepção deste alvo, por exemplo.

Além disso, um estudo de eletrofisiologia demonstrou que as células do sulco temporal superior anterior (STSa) mantêm uma resposta neural mesmo na ausência total de informações visuais (Baker et al., 2001). Os autores registraram a

atividade dos neurônios do STSa quando o macaco observava o desaparecimento de um experimentador atrás de uma parede (figura 23).

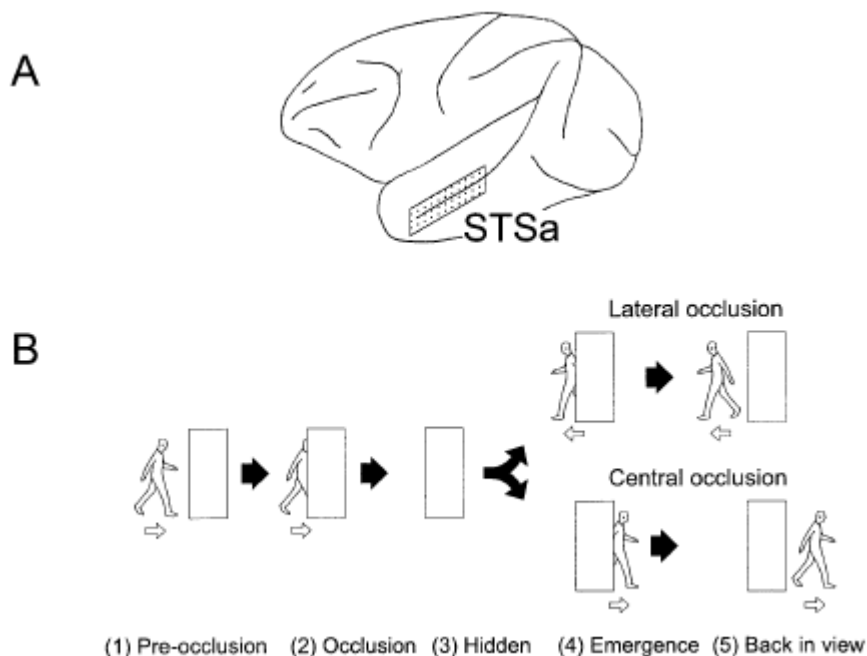


Figura 23. (A) localização do sítio de registro da atividade neural no sulco temporal superior anterior (STSa). (B) descrição do paradigma visual. O experimentador caminhava em direção de uma tela que o ocluía (1), de maneira gradual (2), mantendo-se em seguida completamente escondido da vista do macaco com apenas a tela visível (3) e, gradualmente, reaparecia (4) até ser de novo completamente visível (5). Extraído de Baker et al., 2001.

Baker et al. (2001) identificaram uma população neural localizada dentro do STSa que respondeu maximamente na ausência completa de informação sensorial. Eles interpretaram a persistência da atividade cortical do STSa, durante a oclusão completa do movimento, como uma evidencia da participação desta área na manutenção da representação do objeto na ausência da entrada visual. É importante de apontar que o conjunto desses estudos indica que o complexo temporo-parietal é decisivo na permanência do movimento e no processo de inferência do deslocamento de um alvo. Além disso, um estudo neurofisiológico de Alessandra Umiltà e colegas (2001) demonstrou que o córtex pré-motor do macaco (área F5) pode também ser recrutado na condição de perda de informação sensorial. Assim, quando o macaco tem conhecimento da presença do objeto atrás do oclisor e observa um movimento de preensão dirigido a esse objeto, cuja parte

final do movimento esta ocluída pelo anteparo, esses neurônios disparam de maneira semelhante à condição sem oclusão.

Em humanos, a região do sulco temporal superior (STS) tem sido também amplamente investigada usando vários métodos (para uma revisão recente ver Blake e Shiffrar, 2007), como a IRMf (Grèzes et al., 2001; Grossman et al., 2002; Pelphrey et al., 2003), a eletroencefalografia (Hirai et al., 2003) ou mesmo a SMT (Grossman et al., 2005), sendo o movimento biológico o estímulo comum a todos estes estudos. O estímulo do movimento biológico corresponde a descrição de diversas atividades motoras através da projeção de únicos pontos luminosos dispostos nas articulações dos atores. Segue-se uma discriminação rápida dessas animações como sendo atividades motoras facilmente identificáveis. Estes estudos demonstraram a seletividade do STS ao reconhecimento do movimento biológico inferido a partir da única informação disponível para o observador: a cinemática do movimento. Um estudo recente de Thompson et al. (2005) completou esses resultados mostrando o envolvimento do STS durante a percepção de um “manequim” deslocando-se na tela do computador e cujo tronco e os membros foram parcialmente ocluídos por linhas verticais brancas. Os autores sugerem que o STS constrói uma representação do movimento biológico que sobreviveria a uma oclusão parcial.

Além disso, as experiências sobre o reconhecimento dos movimentos biológicos demonstraram o importante recrutamento do lóbulo parietal (área de Brodmann 7), além do STS (Bonda et al., 1996; Vaina et al., 2001; Battelli et al., 2003).

Assim, esses dados neurofisiológicos em humanos sugerem o recrutamento do complexo temporo-parietal durante a observação do movimento biológico mesmo na presença de uma oclusão parcial (Thompson et al., 2005). No entanto, as evidências neurofisiológicas do tratamento da permanência do movimento são pouco estudadas. O presente estudo teve por objetivo abordar as seguintes questões principais: quais são as bases neurais subjacentes que permitem compensar a descontinuidade espaço-temporal da entrada visual em humanos? Qual é a dinâmica temporal de tal rede neural? Para alcançar nossos objetivos, empregamos um paradigma de oclusão durante a observação passiva de um movimento biológico de locomoção humana.

Nós partimos da hipótese que a perda total da entrada visual do movimento biológico seria compensada por uma maior atividade neural no complexo temporo-parietal mais a região sensório-motora. Tal resultado sugeriria fortemente a participação de um processo implícito de simulação apoiando-se sobre um conhecimento endógeno (sensori-motor) do movimento observado, o qual permitiria a compensação da perda de informação sensorial.

3.2.1 Metodologia

Participantes

Os potenciais evocados de doze sujeitos saudáveis (seis mulheres, 25 ± 6 anos) foram recolhidos durante a visualização atenta de uma animação de dez pontos luminosos na tela do computador. Os participantes deram o seu consentimento esclarecido (ver anexo 3). Todos tinham uma visão normal ou corrigida e desconheciam o propósito do experimento. O estudo foi realizado de acordo com a declaração de Helsinki (1964).

Protocolo experimental

Cada participante ficou confortavelmente sentado em uma distância de cerca de 70 centímetros da tela em uma sala escura. A tarefa dos voluntários era de observar passivamente, sem piscar ou mover os olhos de um ponto de fixação posicionado no centro da tela, uma animação de pontos luminosos com duração de 5200 ms que foi gradualmente ocluído antes de reaparecer na tela. Duas animações de pontos luminosos foram apresentadas: um movimento biológico de locomoção humana (BM) e um movimento controle que consistiu na observação de um movimento de pontos embaralhados (“scrambled” – SM) (figura 24).

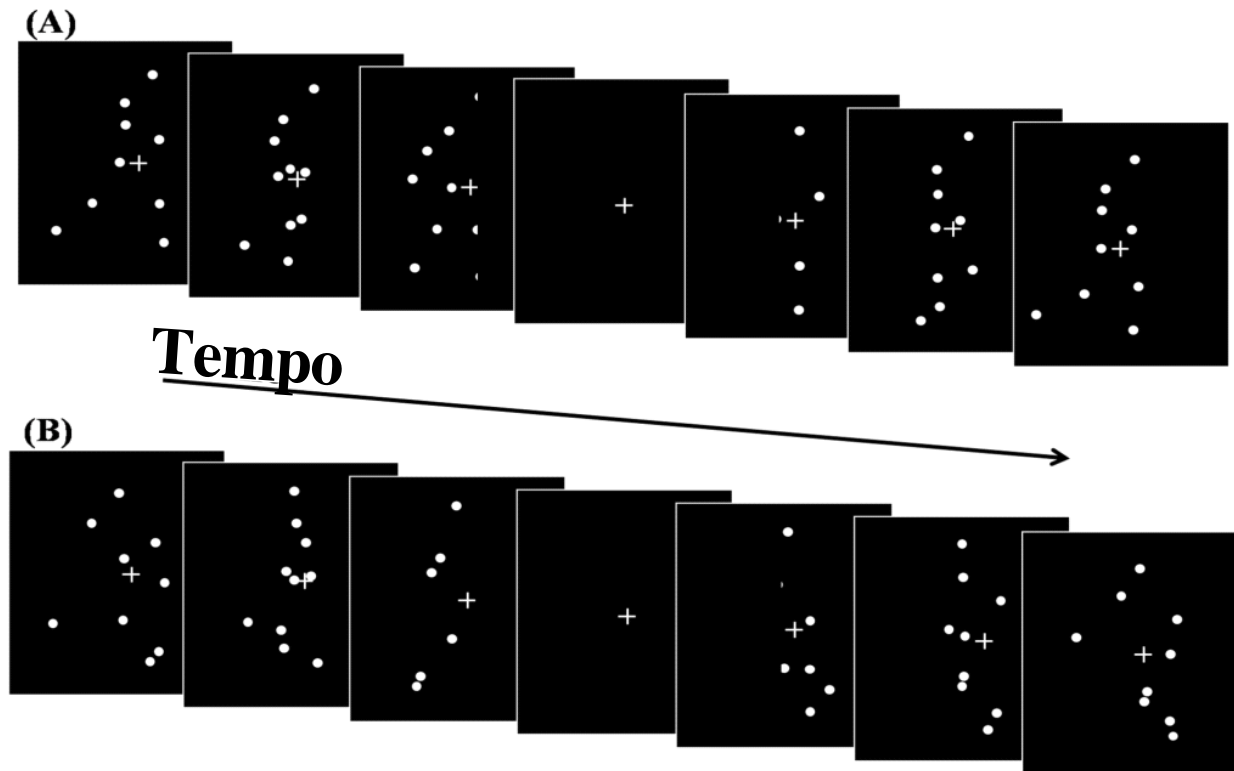


Figura 24. Exemplo ilustrativo do nosso paradigma experimental. Movimento biológico (A) e "scrambled" (B). A terceira e a quinta imagem correspondem, respectivamente, à oclusão e ao reaparecimento gradual do estímulo visual. A quarta imagem mostra a situação de perda completa de informação visual de ambos os tipos de movimentos.

Tanto o BM quanto SM desapareceram gradualmente atrás de um anteparo 1600 ms após o início da animação e reapareceram 2300 ms depois da oclusão. O estímulo correspondente ao movimento biológico foi construído a partir do registro de dez marcadores reflexivos posicionados nas principais articulações do corpo (cabeça, ombro, cotovelo, punho, quadril, joelho, tornozelo), durante um movimento de locomoção realizado por um ator (BTS-e Smart System, BTS Bioengenharia, Itália). Nossa condição controle consistiu na visualização de um movimento de pontos embaralhados (do inglês scrambled - SM), que da mesma maneira que o movimento biológico continha dez pontos luminosos. Os SM foram criados a partir de vetores idênticos aos das animações biológicas, mas cuja posição inicial de cada ponto luminoso foi aleatorizada. Portanto, a cinemática de cada ponto luminoso é idêntica ao do movimento biológico, mas a coerência

especial entre os mesmos, necessária para o reconhecimento de animação biológica, está rompida.

Os estímulos visuais eram exibidos numa tela plana de 17 “(tela preta, resolução de 1024 x 768 pixels, frequência de atualização de 75Hz). O ângulo visual de cada uma das animações foi de aproximadamente $5,7^\circ \times 5,7^\circ$. O cenário experimental foi programado e gerado utilizando Presentation (Neurobehavioral Systems, Inc.). Cem animações de pontos luminosos (50 BM e 50 SC) foram divididas em dois blocos (2 blocos x 2 movimentos (BM ou SM) x 25 repetições) e foram apresentadas aleatoriamente ao voluntário”.

Registro e processamento do sinal eletroencefalográfico

A atividade de EEG foi obtida a partir de um eletroencefalógrafo BrainNet BNT 36 (EMSA), constituído por 20 eletrodos colocados na superfície do escalpo do voluntário de acordo com o sistema de referência internacional 10-20 (Figura 25).

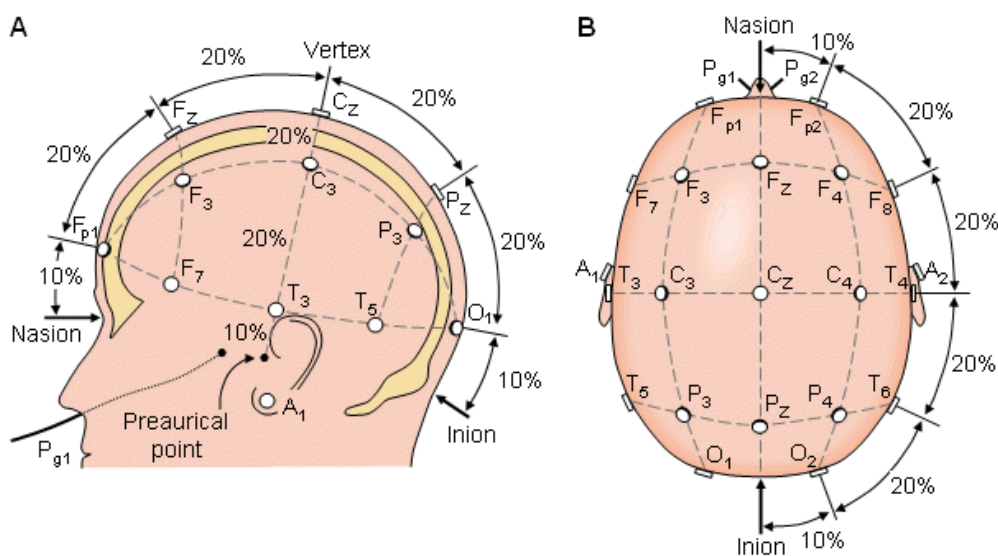


Figura 25. Exemplo do posicionamento dos eletrodos no escalpo do voluntário de acordo com o referencial internacional 10-20. Extraído de Malmivuo e Plonsey, 1995.

A frequência de amostragem da aquisição do sinal foi de 600 Hz, com um filtro passa banda [0,1 - 35 Hz]. A impedância de cada eletrodo foi mantida abaixo de 5 k Ω . As repetições cuja variação de amplitude excedia 100 microvolts foram excluídas da análise de dados. O sinal de EEG foi alinhado de acordo com o

aparecimento do estímulo, o início da oclusão e sua recorrência, e o final da animação. O sinal foi tratado "offline" usando algoritmos desenvolvidos em Matlab. A grande média dos doze sujeitos para todos os canais foi calculada para ambas as condições (BM e SM).

Análise Estatística

Porque o nosso principal interesse era fornecer uma descrição completa das propriedades espaço-temporais dos potenciais evocados para ambas as condições (BM vs SM), calculou-se um teste t pareado entre eles. Assim, os ERP de BM e SM foram comparados através de testes t pareados. Para cada eletrodo, o primeiro ponto pelo qual o teste t excedeu o critério alfa 0,05 até pelo menos doze pontos consecutivos de amostras (= 20 ms por uma frequência de aquisição de 600 Hz) foi marcado como o início de uma resposta diferenciada entre as ERP para ambas as condições. O resultado do teste t dos 18 eletrodos é apresentado com um gráfico de intensidade para resumir de maneira eficiente e facilitar a comparação dos dados (ver figura 26). Os eixos X, Y e Z representam respectivamente a escala de tempo, a localização do eletrodo e o resultado do teste t (indicado por uma escala de cores, nível de significância fixo em $p < 0,03$) para cada ponto dos dados. Exibimos os canais, a partir do inion, da esquerda para a direita, até o nasion incluindo O1, Oz, O2, T5, P3, PZ, P4, T6, T3, C3, Cz, C4, T4, F7, F3, Fz, F4, F8.

Nós realizamos também uma ANOVA de medidas repetidas para os seguintes fatores: movimento (BM vs CS) e eletrodos (T5, T6, P3 e P4). Os dados coletados para todas as condições foram: o valor da negatividade do pico do início do estímulo, a latência do início do pico de negatividade, o valor médio da fase do sinal de oclusão. O nível de significância foi fixado em $p < 0,05$.

3.2.2 Resultados

A análise dos dados mostrou um pico de negatividade mais pronunciado no eletrodo T6 para o BM em relação ao SM numa janela temporal entre 285 e 475 ms, região correspondendo ao STS do hemisfério direito (Hirai et al., 2003; Grossman et al., 2005), corroborando o experimento anterior de Hirai et al. (2003). Observamos também uma atividade diferenciada na observação do movimento biológico para os eletrodos O2 e C4 numa janela temporal respectiva de 425 a 533

ms e de 313 a 400 ms.

Fato interessante é que nós observamos uma atividade fortemente lateralizada a direita antecedendo o desaparecimento do estímulo biológico de aproximadamente 500 ms para os eletrodos T4, T6, P4 e O2. Além disso, constatamos uma maior atividade relacionada à oclusão do movimento biológico imediatamente após a perda completa da informação visual para os eletrodos T4, P4 e O2 (figura 26).

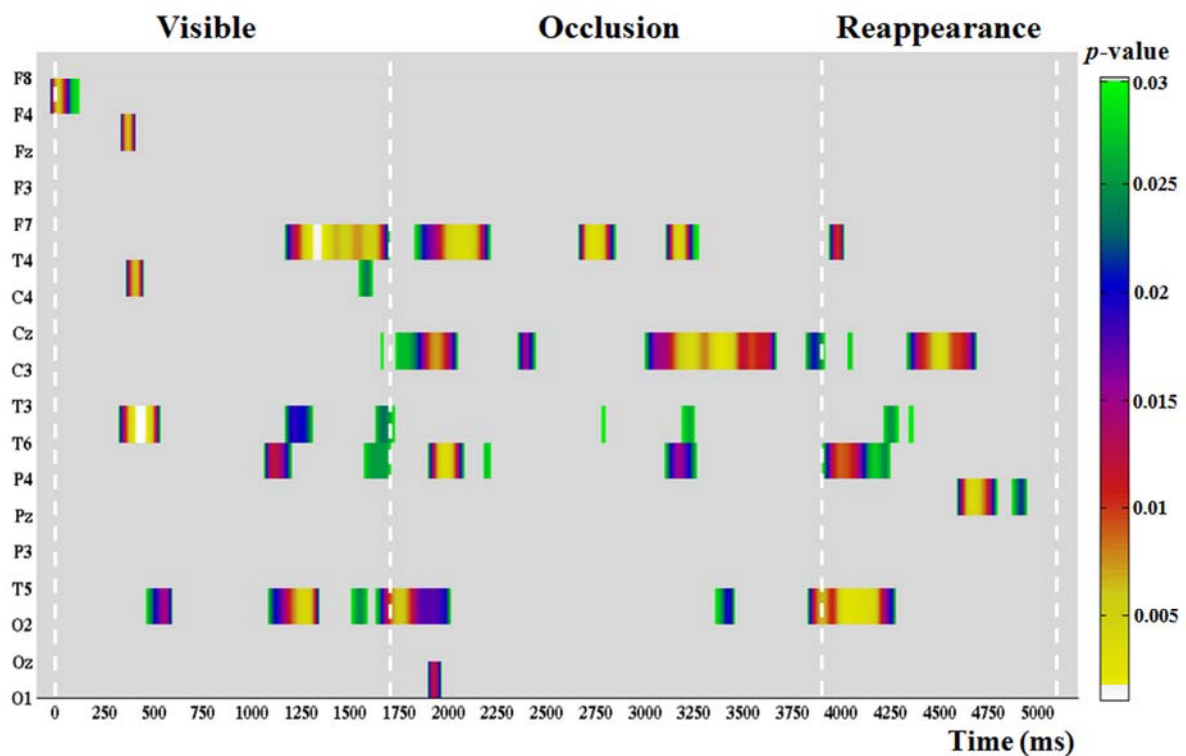


Figura 26. Statistical cluster plots ilustrando os valores de p significativamente diferentes a partir de um teste t comparando a condição BM e SM para os 18 eletrodos ao longo do tempo. A escala de cor indica os valores de p de 0,001 até 0,03. O cinza indica uma ausência de valor de p significativo. Os canais são exibidos sobre o eixo y . As linhas descontinuas representam as diferentes fases de estimulação (aparecimento, oclusão, reaparecimento).

Mais interessante é que essa atividade mantida imediatamente após o desaparecimento acompanha-se pela participação mais tardia do eletrodo da região central esquerda (C3), aproximadamente 1200 ms depois do início da oclusão (figura 27).

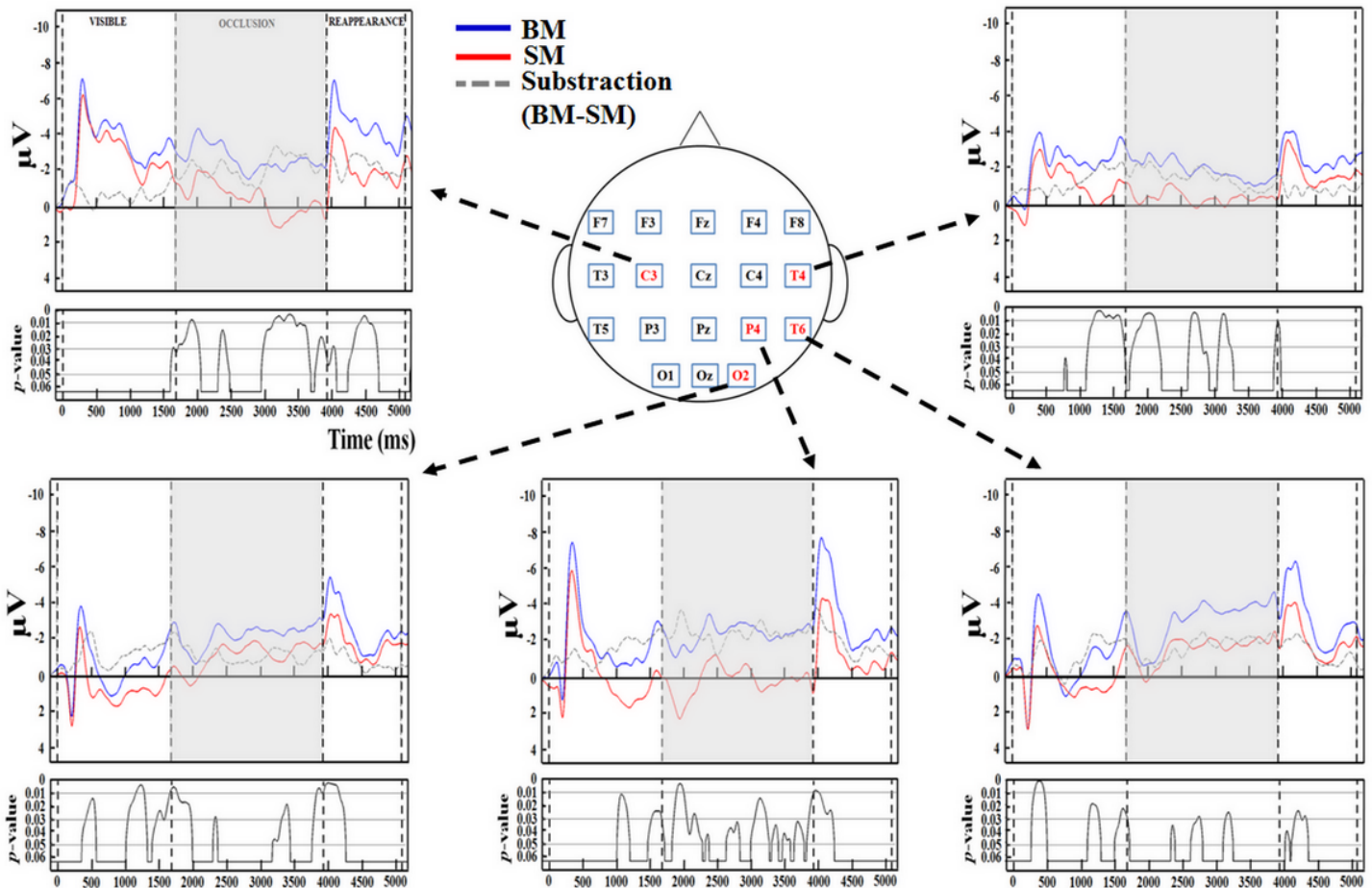


Figura 27. Grande média dos potenciais evocados dos 12 voluntários. Registros provenientes dos eletrodos central (C3), temporal (T4, T6), parietal (P4) e occipital. Os caracteres vermelhos dentro da figura esquemática do sistema internacional 10-20 indicam a localização dos eletrodos no escalpo do participante. As ondas azuis representam os potenciais evocados ao movimento biológico (BM), enquanto as ondas vermelhas representam os potenciais evocados para os movimentos embaralhados (SM) para cada fase (visível, oclusão e reaparecimento). As linhas cinza tracejadas representam a diferença entre os potenciais evocados ao BM e ao SM. O retângulo cinza indica a fase de oclusão. As linhas pretas mostram o valor estatístico do p a partir da utilização de um teste t comparando as condições BM vs SM. Não foram encontradas diferenças significativas entre as condições BM e SM para os outros eletrodos.

Assim podemos verificar que além da participação de um complexo occipito-temporo-parietal do hemisfério direito adiciona-se o envolvimento da região sensorimotora do hemisfério esquerdo durante a perda completa de entrada visual.

3.2.3 Discussão

Nossos resultados eletrofisiológicos mostram, de acordo com estudos de potenciais evocados (Hirai et al., 2003 ; Hirai e Hiraki, 2005 ; Jokisch et al., 2005), uma negatividade maior do eletrodo T6 (descrito na literatura como correspondendo a região STS do hemisfério direito) durante a observação do movimento biológico versus “scrambled”. Os eletrodos T4, P4 e O2 são também recrutados durante a observação do movimento biológico (figuras 26 e 27).

O objetivo principal do nosso estudo centrou-se sobre o processamento cortical do movimento biológico ocluído. A novidade desses resultados, conforme a nossa hipótese, esta na modulação significativa do complexo occipito-temporo-parietal direito e da região central esquerda durante o período de oclusão próprio ao movimento biológico (figura 27). Mostramos que a participação do complexo occipito-temporo-parietal e do córtex central acontece em momentos distintos da fase de oclusão. Assim, o recrutamento dos eletrodos T4, T6, P4 e O2 antecipa o desaparecimento do movimento biológico e prolonga-se durante aproximadamente 600 e 400 ms após a perda completa da informação visual para o eletrodo T4 e O2, respetivamente. Enquanto o eletrodo T6 mostra pouca participação a permanência do movimento biológico, o eletrodo P4 demonstra uma atividade diferenciada em função da natureza do estímulo (biológico versus “scrambled”) ao longo do período de oclusão (refere-se a figura 27). Além disso, o recrutamento do eletrodo C3 durante a oclusão do movimento biológico é particularmente interessante. Não observamos para C3 uma atividade diferenciada antecipando o desaparecimento do movimento biológico, ao contrário do complexo occipito-temporo-parietal. No entanto, a maior contribuição de C3 na permanência do movimento intervém 1200 ms após a perda completa de informação visual (figura 27). Este resultado sugere a utilização, pelo observador, de representações sensorio-motoras do movimento observado na ausência transitória de informação sensorial. Um ponto importante é que esse processo seja a consequência de um mecanismo implícito e automático já que nenhuma tarefa foi assinalada ao sujeito (ele devia somente observar passivamente e com atenção uma animação de ponto luminoso aparecendo e desaparecendo atrás de um ocluser).

A dinâmica temporal descrita acima pode refletir uma passagem da percepção ainda viva do movimento observado para a evocação de uma representação sensóri-motora deste mesmo movimento. Baseado no conceito dos modelos internos da ação propomos que o observador simula implicitamente o movimento percebido na ausência de entrada sensorial. Assim, parece que a permanência do movimento é não somente visual, mas também motora, e que o uso implícito desta informação participaria ativamente na codificação da permanência espaço-temporal do movimento biológico na perda transitória de pista visual.

3.3 Predição do movimento biológico em pacientes cerebelares

A predição é um aspecto fundamental do comportamento motor, permitindo a compensação dos movimentos posturais necessários à estabilidade do sujeito, ou mesmo permitindo a perseguição ocular de objetos em movimento a fim de interceptá-los, por exemplo. Wolpert et al. (1995) sugerem que o SNC implementa as predições através da construção e utilização de modelos internos: o modelo interno inverso e o modelo interno preditivo. O modelo inverso, a partir de certo contexto, calcula os comandos motores necessários à apreensão de um objeto, por exemplo. O modelo preditivo usa uma cópia de referência do comando motor (Von Holst, 1954) a fim de prever as conseqüências sensoriais do movimento a executar, ou seja, o movimento de alcance e apreensão no nosso exemplo anterior. As predições das conseqüências sensoriais do movimento permitem manter o desempenho ideal do sistema, compensando os atrasos de tratamento ligados a retroalimentação sensorial da maneira que eles aparecem entre a execução do comando motor e a retroalimentação sensorial associados à realização deste movimento. Vários autores propõem o cerebelo como o sítio neuroanatômico que contém os modelos internos da ação (para uma revisão ver Wolpert et al., 1998), cujas predições permitiriam estabelecer uma comparação entre a saída motora atual com a saída desejada antes que a retroalimentação sensorial esteja disponível (Miall et al., 1993). Além do papel assinalado ao cerebelo no controle “online” da execução dos movimentos voluntários e no controle postural (Bastian, 2006; Morton e Bastian, 2007), Gonzalez et al; (2005) mostraram o envolvimento desta estrutura encefálica nas tarefas motoras não executivas como a imagética.

Propomos que a testagem de pacientes com lesão cerebelar num estudo de inferência do movimento seja uma oportunidade de entender melhor a função preditiva do cerebelo (figura 28).

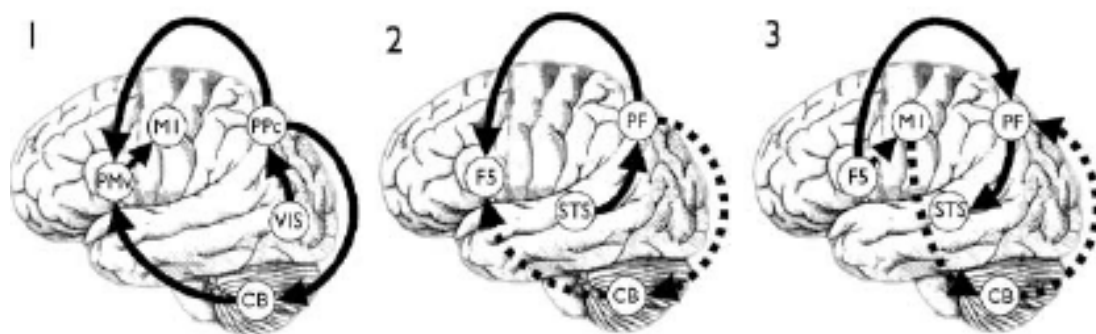


Figura 28. (1) Esquema das vias ativadas durante a execução de um movimento visualmente guiado, onde a informação das áreas visuais é tratada pelo córtex parietal e em seguida pelas vias córtico-corticais motoras e córtico-cerebelar. (2) Atividade durante a observação da ação, onde o cerebelo poderia atuar na produção de um modelo inverso. (3) Atividade durante a imitação de uma ação na qual o cerebelo pode ter um papel preditivo, prevendo as conseqüências sensoriais de planejamento e da programação motora. No entanto, como mostrado na figura pelas conexões pontilhadas do cerebelo com o circuito STS-PF-F5, o papel do cerebelo durante a observação da ação permanece obscuro. Segundo Miall (2003).

O objetivo deste estudo foi de investigar os efeitos de uma lesão do vermis e paravermis cerebelar durante uma tarefa de predição que consistiu em estimar a posição final de movimentos humanos requerendo a participação do eixo corporal como a passagem sentar-levantar ou levantar-sentar. Nossa hipótese era a existência de um déficit da capacidade de inferir precisamente os movimentos em pacientes cerebelares em comparação aos resultados observados em indivíduos saudáveis colocados em condições experimentais semelhantes.

3.3.1 Metodologia

Onze voluntários controles (6 mulheres, 27 ± 8 anos) e três pacientes cerebelares (3 homens, 54 ± 3 anos) recrutados no Serviço de Fisioterapia do Hospital Universitário Clementino Fraga Filho/UFRJ (ver a tabela 1) participaram do experimento. Os controles e pacientes cerebelares deram o seu consentimento esclarecido (ver anexo 4). Os pacientes eram estáveis clinicamente, tinham mais de 6 meses de lesão e foram selecionados através dos critérios de inclusão definidos (ver anexo 5). Os pacientes foram avaliados clinicamente, por um

avaliador experiente, em relação ao equilíbrio estático e dinâmico através da Escala de Equilíbrio de BERG (Berg et al., 1992). A escala é composta por 14 itens, cada item possui uma escala ordinal de cinco alternativas que variam de 0 a 4 pontos, com a pontuação máxima de 56 pontos referentes à função de equilíbrio normal (anexo 6). Os pacientes avaliados apresentaram uma pontuação inferior a 56 pontos (Tabela 2) caracterizando acometimento do controle postural estático e dinâmico (Berg et al., 1992). Também foram realizados testes clínicos para avaliação da dismetria e decomposição do movimento (testes index-nariz, index-index), do nistagmo e da marcha. Todos os indivíduos, controles e cerebelares, tinham uma visão normal ou corrigida e desconheciam o propósito do experimento. O estudo foi realizado de acordo com a declaração de Helsinki (1964). Esse estudo conta com a colaboração da Doutora Ana Paula Fontana do serviço de Fisioterapia do Hospital Universitário Clementino Fraga Filho/UFRJ.

Tabela 1. Características dos pacientes cerebelares

<i>Pacientes cerebelares</i>	<i>Idade (em anos)</i>	<i>Tempo diagnóstico (em anos)</i>	<i>Diagnóstico</i>	<i>Imagem</i>	<i>Sinais clínicos principais</i>	<i>Sinais clínicos secundários</i>	<i>Escala de Equilíbrio de BERG (total = 56)</i>
FF	57	1	Infarto Artéria Cerebelar Pósterio-Inferior. Lesão isquêmica em cerebelo posterior, bulbo pósterio-lateral esquerdo e tálamo D	RNM area de encefalomalacia e lacunas margeadas por gliose em cerebelo posterior, bulbo postero-lateral esquerdo e tálamo D	ataxia de marcha	nistagno + leve dismetria a E	32
AB	54	12	Ataxia espino-cerebelar tipo III	RNM Acentuação dos sulcos cerebelares e cisternas adjacentes	ataxia de marcha	nistagno + leve dismetria bilateral	34
HF	51	4	Hemorragia subaracnóidea (aneurisma) e isquemias em cerebelo b	TC area de hipodensidade em região para-vermica em cerebelo E	ataxia de marcha	nistagno	47

Procedimento experimental

Os indivíduos controle e os pacientes cerebelares deram o seu consentimento livre e esclarecido antes do início do experimento. O estudo segue exatamente o protocolo descrito em detalhes no estudo 1. Cada participante ficava sentado confortavelmente em uma distância de cerca de 70 centímetros da tela em uma sala escura. Eles sabiam que o movimento na tela descreveria um movimento do ombro durante uma passagem sentar-levantar (movimento STS) ou levantar-sentar (movimento BTS), realizado no plano sagital. A trajetória do ombro foi representada na tela do computador pelo deslocamento de um único ponto de luz. Para cada direção, o movimento tinha um perfil de velocidade biológico ou não biológico. O experimento principal deste estudo foi de estimar a posição final da trajetória do ombro durante a observação de um movimento STS ou BTS (para mais detalhes sobre a metodologia deste estudo, referir-se à metodologia do primeiro experimento), enquanto apenas 65% do movimento era visível. Um segundo experimento consistiu em estimar a posição de desaparecimento do alvo. Os dois primeiros experimentos incluíram 2 fatores (movimento e direção) compostos para cada um de 12 repetições. O fator movimento compõe-se de 2 níveis: biológico e não biológico. O fator direção teve 2 níveis: STS e BTS. Assim, cada experimento consistiu em 48 repetições (2 x 2 movimento x 12 repetições).

Dois experimentos controle também foram realizados. O primeiro, comum a ambos os grupos, foi de estimar a posição do ponto luminoso desaparecendo quando 99% da trajetória era visível. Os participantes deviam realizar 24 repetições: 12 por direção. Este controle permitiu-nos verificar a capacidade visuomotora do sujeito em apontar e usar o mouse no contexto deste estudo. O segundo controle foi específico para os pacientes cerebelares e consistiu em apontar, usando o mouse, um ponto fixo que aparecia aleatoriamente na tela do computador. Esta tarefa permitiu-nos avaliar a capacidade dos pacientes cerebelares em usar o computador e o mouse, permitindo de verificar se os seus sintomas clínicos podiam interferir na precisão das suas respostas. Esse controle (20 repetições) foi realizado antes do experimento da estimativa da posição final do movimento.

Análise de dados

Para cada repetição, medimos a precisão da posição final (PE) ou da posição de desaparecimento (VP) do estímulo. Esta precisão foi definida como a diferença entre a posição estimada e posição real (erro constante: CE). Assim, foi calculado o erro constante para cada voluntário. A variabilidade do participante foi definida como o desvio-padrão de 12 repetições medido para ambas as direções e cada um dos dois movimentos (erro variável: EV). Nós usamos as estimativas sobre o eixo y para a trajetória do movimento STS e no eixo x para a trajetória do movimento BTS para calcular o valor da superestimativa dos sujeitos.

Utilizamos um teste de homogeneidade para comparar o comportamento de dois grupos de acordo com as diferentes condições experimentais. O nível de significância foi fixado em $p < 0,05$.

3.3.2 Resultados

Estimativa da posição final

Observamos uma superestimativa da posição final, independentemente do grupo ao qual pertence o voluntário (figura 29).

+ Cerebelar

+ Controle

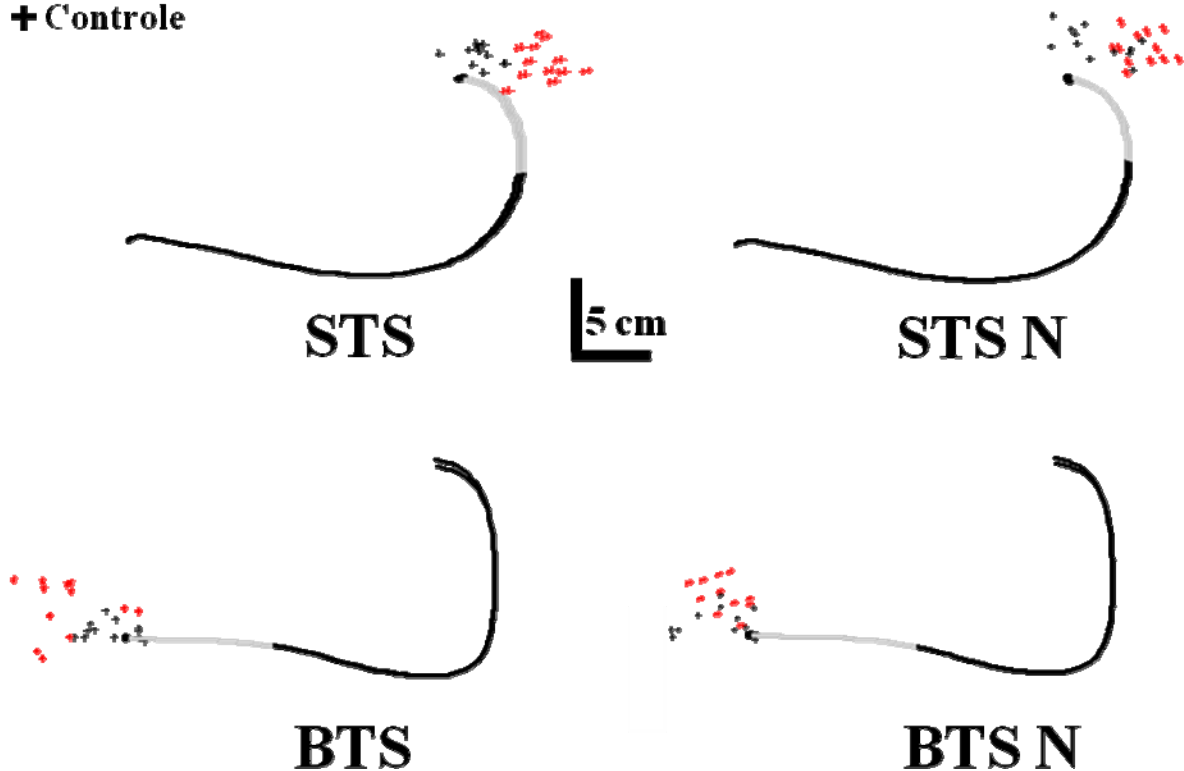


Figura 29. Estimativa da posição final de um voluntário e um paciente cerebelar (experimento 1). As curvas pretas e cinzas representam, respectivamente, as partes visíveis e oclusas para o movimento STS biológico (STS), STS não biológico (STS N), BTS biológico (BTS) e BTS não biológico (BTS N). A bolinha preta corresponde à posição final real do movimento. As cruzes vermelhas e pretas indicam, respectivamente, as estimativas do paciente cerebelar e do sujeito controle.

Além disso, a análise estatística mostrou que os pacientes cerebelares apresentaram uma imprecisão maior ($p = 0,045$, $p = 0,011$ para as condições de STS e BTS, respectivamente) e uma maior variabilidade ($p = 0,002$, $p = 0,032$ para as condições STS e BTS, respectivamente) do que indivíduos controles, somente para a inferência da cinemática biológica. De fato, a média da EC para a estimativa dos movimentos biológicos foi de $12,4 \pm 2,51$ milímetros ($EV = 6,79 \pm 0,68$

milímetros) para os controles contra $18,5 \pm 6,7$ milímetros (EV = $8,97 \pm 2,19$ milímetros) para os pacientes cerebelares (Figura 30).

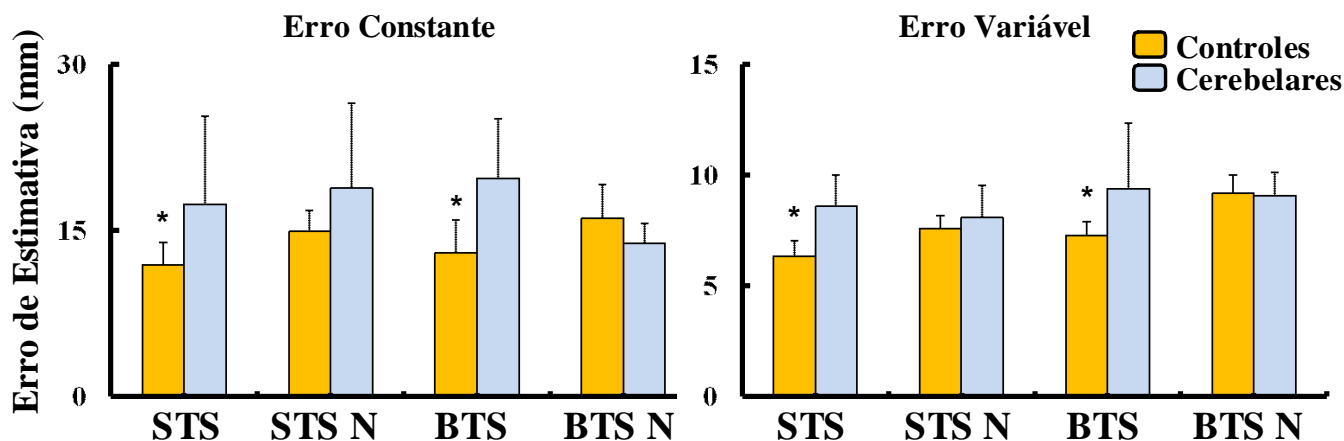


Figura 30. Histograma da média dos erros constante (painel de esquerda) e variável (painel de direita) durante a estimativa da posição final para as duas direções (STS e BTS) e para as duas cinemáticas (biológica e não biológica). As estrelas indicam as diferenças estatísticas ($p < 0,05$).

Contrastando com os resultados da estimativa da posição final dos movimentos biológicos, nós não encontramos de diferenças significativas entre os dois grupos durante a estimativa da posição final dos movimentos STS e BTS não biológicos ($p = 0,12$, $p = 0,25$ respectivamente), como evidenciado pelos valores médios da EC e da EV dos controles (EC = $15,48 \pm 2,44$ mm, EV = $8,35 \pm 0,72$ mm) e dos pacientes cerebelares (EC = $16,31 \pm 4,72$ mm, EV = $8,57 \pm 1,25$ mm).

Estimativa da posição de desaparecimento

Da mesma maneira que para a estimativa da posição final, observamos uma superestimativa da posição de desaparecimento. No entanto, ao contrário do experimento anterior, não observamos diferenças entre os dois grupos baseados na cinemática do movimento exibido (biológico *versus* não biológico). Apenas a variabilidade diferenciou os dois grupos, já que os pacientes cerebelares apresentaram uma maior variabilidade que os controles ao estimar a posição de desaparecimento em três das quatro condições ($p = 0,0005$, $p = 0,00001$, $p = 0,0008$, respectivamente, para o movimento STS N, BTS e BTS N) (Figura 31).

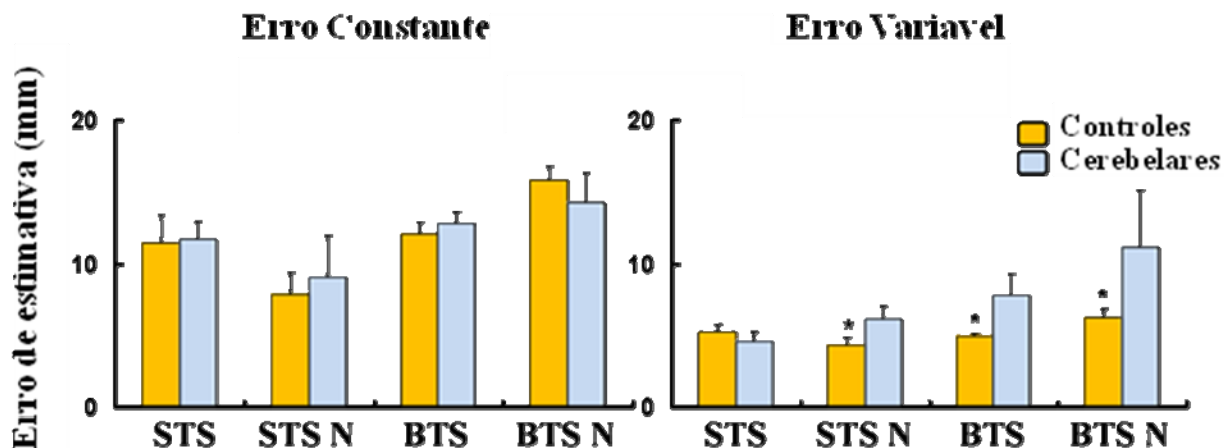


Figura 31. Histograma dos erros médio constante (painel esquerdo) e variáveis (painel direito) para estimar a posição de desaparecimento, nas duas direções (STS e BTS) e as duas cinemáticas (biológicos e não biológicos). Estrelas indicam diferenças estatísticas ($p < 0,05$).

Este experimento mostra que os indivíduos, cerebelares e controles, são sensíveis à velocidade do alvo ao momento do seu desaparecimento. Quanto maior a velocidade do alvo, maior a diferença entre a estimativa do sujeito e a posição real.

Experimento controle 1

Todos os voluntários, cerebelares e controles, mostraram-se precisos na estimativa da posição de desaparecimento de um movimento visível a 99%. De fato, observamos uma EC subestimada para os controles de $-1,8 \pm 0,74$ mm (EV = $3,48 \pm 0,52$ mm) e de $-0,54 \pm 0,94$ milímetros (EV = $3,92 \pm 0,54$ mm), respectivamente para os movimentos STS e BTS. Para o grupo cerebelar, houve uma superestimativa da EC de $3,27 \pm 2,74$ mm (EV = $2,57 \pm 0,88$ mm) e de $2,66 \pm 1,26$ (EV = $2,97 \pm 0,87$ mm) para as trajetórias STS e BTS respectivamente.

Experimento controle 2

Este controle foi somente realizado pelo grupo de pacientes cerebelares, cujo objetivo foi de testar a capacidade desses pacientes em usar o mouse durante uma tarefa de apontamento. Observamos uma alta precisão no uso do mouse para os pacientes com um erro constante médio (EC) de $0,28 \pm 0,54$ mm e de $1,21 \pm 0,54$ mm, respectivamente sobre o eixo da abscissa e da ordenada. Esse dado confirma que o principal resultado deste estudo, um déficit da inferência do

movimento biológico para os pacientes cerebelares, não é devido a uma dificuldade de usar a ferramenta informática.

3.3.3 Discussão

O objetivo deste estudo foi investigar o papel funcional do cerebelo, no estabelecimento de uma predição espacial relacionada à observação de um movimento biológico. Nossos resultados comportamentais apóiam a hipótese de um envolvimento ativo do cerebelo durante o processo de inferência do movimento biológico. Esta hipótese encontra seu correlato na observação de um déficit da predição do movimento biológico para a nossa amostra de pacientes com lesões do vermis e paravermis cerebelar. De fato, os pacientes cerebelares foram menos precisos e mais variáveis do que os indivíduos controles durante a reconstrução da parte oculta da trajetória de um movimento biológico; este efeito desapareceu quando foram solicitados a inferir um movimento cuja cinemática era não biológica (ver na Figura 29). Além disso, o resultado apontou uma similaridade entre as respostas dos pacientes cerebelares e controles durante a estimativa da posição de desaparecimento, postulando a favor de uma alteração dos mecanismos de predição nos pacientes.

Estes resultados nos levam a fazer diversas propostas. Em primeiro lugar, esses dados psicofísicos apóiam a participação do cerebelo, classicamente envolvido no controle motor do movimento, numa tarefa preditiva iniciada pela observação de um movimento. Além disso, estes resultados nos levam a especular sobre a possível adesão do cerebelo num circuito neural mais amplo e dedicado à simulação do movimento, incluindo o STS, o lóbulo parietal e o córtex pre-motor, circuito que seria recrutado durante a inferência do movimento biológico. Isso reforça a hipótese de Miall (2003) que propõe a inserção do cerebelo dentro dos modelos internos inversos e preditivos, onde ele participaria na inferência dos comandos motores a partir da observação das cinemáticas produzidas por outrem (ver na Figura 28).

Uma limitação metodológica é, no entanto, que esses resultados foram obtidos a partir da análise de duas amostras de diferentes faixas etárias. Um

controle utilizando indivíduos saudáveis pareados em idade com os pacientes cerebelares esta atualmente em andamento.

Gostaríamos de acrescentar a esta primeira experiência, um segundo estudo onde o sujeito não será solicitado a estimar a posição final do movimento, mas sim o tempo necessário a sua execução, acrescentando uma forte restrição temporal na tarefa de inferência proposta. De fato, um estudo recente de neuroimagem proposto pelo grupo de Ana Cristina Nobre (O'Reilly et al., 2008) mostra um envolvimento específico do cerebelo durante a extrapolação espaço-temporal da trajetória de um ponto deslocando-se a velocidade constante. Queremos complementar e estender esta hipótese aos movimentos respeitando uma cinemática não linear onde os voluntários deverão não somente inferir a posição final do movimento, mas também o tempo total necessário à realização deste mesmo. Nossa hipótese é que a insensibilidade às leis cinemáticas do movimento observado em nossa amostra de pacientes cerebelares irá reduzir a precisão da sua predição também durante uma tarefa de inferência temporal do movimento humano.

4. Discussão geral

Os estudos apresentados aqui tiveram como objetivo ampliar o nosso conhecimento da contribuição respectiva das informações endógenas e visuais durante a resolução de uma tarefa de inferência do movimento humano. Em outras palavras, qual é o papel que tem a motricidade e a aferência visual durante a reconstrução de uma trajetória humana complexa cuja retroalimentação sensorial é incompleta. Desejávamos também identificar os correlatos neuroanatômicos envolvidos na permanência do movimento biológico mediante a perda completa de informação sensorial. Por isso, uma abordagem metodológica multimodal, psicofísica e neurofisiológica, foi escolhida.

Começaremos por lembrar brevemente os principais resultados experimentais obtidos antes de confrontar-lhes a luz da literatura atual.

4.1 Inferência do movimento biológico e modelos internos

Os resultados psicofísicos do nosso primeiro experimento revelam o recurso às informações endógenas durante a inferência do movimento humano. De fato, quando foi solicitado aos indivíduos que inferissem a posição final da trajetória do ombro, por exemplo, constatamos que a precisão e a variabilidade da suas respostas estão correlacionadas ao perfil de velocidade aplicado ao estímulo (biológico ou não biológico). Esses dados psicofísicos demonstram que a observação de um movimento intransitivo muito empobrecido (exibição de um único ponto luminoso) é suficiente para que o voluntário recrutasse implicitamente uma rotina motora, desencadeando um processo de simulação mental que permitisse a predição do ponto final do movimento. O conjunto dos nossos dados comportamentais nos leva a questionar sobre as informações utilizadas pelos modelos internos da ação para estabelecer a predição. Assim, os modelos internos para inferir um movimento realizado no plano sagital manipulariam as informações cinemáticas (Pozzo et al., 2006 ; Saunier et al., 2008).

Sugerimos que os resultados psicofísicos descritos acima sejam a consequência de uma atividade neural das células espelho que, por suas características funcionais, explicariam a possibilidade de uma ligação entre a aferência sensorial e um repertório motor correspondente. Assim, a ligação

percepção-ação aparece como sendo altamente sensível à entrada visual. Esta hipótese compara-se ao modelo computacional desenvolvido por Wolfram Erlhagen no seu artigo “Internal models for visual perception” (2003), no qual ele sugere que a extrapolação do movimento de um alvo deslocando-se a velocidade constante e otimizada por um mecanismo de tipo « bottom-up ». Portanto, propomos que quanto maior for a disparidade entre a entrada visual e a cinemática armazenada, maior a imprevisibilidade associada à predição. Sugerimos que a rede neural composta pelo STS, o lóbulo parietal e a área pré-motora seja crucial nesse mecanismo de comparação e de predição. Para resumir, nossa proposta atribui ao STS um papel de extração das cinemáticas da entrada visual, ao lóbulo parietal um emprego de comparação e finalmente ao córtex pré-motor uma função de preditor. Podemos também supor que o estabelecimento desta predição não seja a exclusividade do córtex pré-motor, mas também do lóbulo parietal como Wolpert e colegas (1998) sugerem. Esta proposta difere da de Erlhagen (2003) em termos de localização neuroanatômica da área cortical responsável pela comparação entre as duas cinemáticas.

As duas hipóteses expostas acima, assinalando um papel funcional as áreas corticais constituindo o sistema espelho (Rizzolatti e Craighero, 2004) e dos modelos internos da ação (Miall, 2003) durante a inferência do movimento, requerem mais investigações como, por exemplo, o desenvolvimento de um modelo computacional da inferência do movimento biológico baseado nos nossos resultados comportamentais, e que deve ser capaz de verificar a veracidade de tal proposta.

Uma continuidade ao estudo psicofísico apresentado nesse manuscrito consiste na realização de um experimento comportamental onde a capacidade preditiva numa população de amputados do membro superior (a mão) será avaliada. De fato, hoje é bem estabelecido que a amputação ou a deafferentação de um membro acompanha-se de mudanças substanciais na arquitetura anátomo-funcional do córtex somatossensorial (SI) e motor primário (M1) (Cohen et al., 1991; Kew et al., 1994; Ojemann e Silbergeld, 1995 ; Pascual-Leone et al., 1996; Roricht et al., 1999; Giroux et al., 2001; Karl et al., 2001; Mercier et al., 2006; Reilly e Sirigu, 2008). Neste estudo nós usaremos um paradigma visual necessitando uma observação atenta de breves seqüências de animações de pontos luminosos

(PL), ilustrando diferentes ações manuais efetuadas tanto com a mão direita como com a esquerda. Estas animações precederão uma oclusão visual seguida da aparição de duas posturas estáticas. A tarefa dos sujeitos será determinar qual das duas posturas estáticas exibidas representa a continuação normal da ação após oclusão. De acordo com a hipótese da predição em tempo real, a simulação motora « online » deve facilitar a identificação da postura correta apesar da perda temporária da informação visual. Nós prevemos um déficit da capacidade de predição nos amputados durante a observação de um movimento de preensão realizado com o membro ausente do participante. Este resultado seria uma prova indireta da importância do sistema motor durante a predição dos movimentos realizados por outrem. Este projeto está atualmente sendo desenvolvido no laboratório de Neurobiologia II da Universidade Federal do Rio de Janeiro e é o objeto de uma colaboração com o Institut des Neurosciences Cognitives de Lyon e o laboratoire Inserm U887 em virtude de um acordo de cooperação Capes-Cofecub.

4.2 O cerebelo: um preditor do movimento biológico?

O resultado do estudo clínico apresentado nesse manuscrito permite de inferir sobre a importância do cerebelo na predição do futuro decurso espaço-temporal de um movimento biológico. De fato, os dados comportamentais mostram uma imprecisão e uma variabilidade maior nos pacientes com uma lesão do vermis e paravermis cerebelar quando eles devem estimar a posição final de um movimento humano parcialmente ocluído. É importante notar que este resultado concerne somente à inferência do movimento biológico. Durante a avaliação da posição final de uma cinemática não biológica. Nenhuma diferença estatisticamente significativa é registrada entre os voluntários sãos e os pacientes cerebelares. Nós concluímos que o cerebelo está envolvido na predição do movimento realizado por outrem. Classicamente, o papel preditivo do cerebelo limita-se ao controle motor do movimento (Gomi e Kawato, 1992 ; Kawato e Gomi, 1992 ; Miall et al., 1993) embora alguns estudos têm demonstrado a participação do cerebelo durante um processo de imagética motora (Decety et al., 1994 ; Jeannerod e Frak, 1999), sem debater especificamente sobre sua funcionalidade na diferença da atividade do opérculo parietal, que é muito comentada (Sirigu et

al., 1996 ; Gerardin et al., 2000). Estudos de IRMf sobre a discriminação das redes neurais envolvidas na observação da ação assinalaram também uma ativação do cerebelo (Decety e Grèzes, 1999 ; Perani et al., 2001 ; Buccino et al., 2004 ; Gallagher e Frith, 2004) mas não discutem as causas desta atividade. Recentemente, Calvo-Merino e colegas (2006) propuseram uma interpretação da atividade do cerebelo, sugerindo que a rede neural da observação da ação, previamente descrito no primata (para uma revisão ver Rizzolatti e Sinigaglia, 2008), se estenderia também ao cerebelo.

O resultado principal deste estudo permite nos inferir sobre o papel funcional do cerebelo a predição do movimento biológico iniciado a partir da sua observação. Portanto, nossos dados comportamentais inserem-se na discussão iniciada por Miall (2003), na qual o autor propõe um modelo baseado sobre as características do STS e das células espelho, bem como sobre os conhecimentos neurofisiológicos e neuroanatômicos acumulados sobre o cerebelo. Assim, os neurônios espelho codificam em termos motores as ações visuo-motoras, tanto durante a execução quanto na observação da ação, pela criação de um modelo inverso no qual o cerebelo estaria associado. Além disso, as conexões mantidas pelo córtex cerebelar com o lóbulo parietal e as eferências que ele recebe das áreas corticais motoras sugerem o uso pelo cerebelo de uma cópia de eferência dos comandos motores permitindo-lhe construir um modelo interno preditivo. Portanto, as duas vias de tratamento da informação inversa e preditiva poderiam ser dependentes da atividade cerebelar (ver a figura 28). Os resultados obtidos com os pacientes cerebelares corroboram indiretamente a existência de tal modelo. No entanto, nosso estudo não nos permite determinar a contribuição respectiva de cada uma das áreas corticais supostamente envolvidas na observação da ação como proposto por Miall (2003). Seu modelo defende a hipótese que a interface crucial seja o lóbulo parietal posterior que, pelas suas características neurofuncionais, forneceria a entrada apropriada ao processo de modelização inverso. A realização de um estudo semelhante com pacientes atingidos por uma lesão do lóbulo parietal poderia nos dar as pistas necessárias para uma melhor compreensão das funções respectivas do cerebelo e do córtex parietal na predição do movimento observado. Em conclusão, a hipótese da existência de um padrão composto pelo córtex pré-motor, o lóbulo parietal, o STS

assim como o cerebelo precisa de investigações mais amplas para obter uma visão mais precisa dos papéis correspondentes a cada uma destas regiões anatômicas durante a predição do movimento biológico.

4.3 A rede fronto-parieto-temporal: um revelador neural do movimento ocluído

A literatura que descreve o papel funcional do STS na percepção do movimento biológico é particularmente ampla (Blake e Shiffrar, 2007). Devemos ao grupo de David Perrett (1982 e 1985) os primeiros trabalhos eletrofisiológicos que identificaram no macaco uma população de células do STS codificando visualmente o movimento e as formas humanas. Mais recentemente, os estudos neurofisiológicos confirmaram a presença no STS de uma rede neural especializada na percepção da ação humana (para uma revisão ver Decety e Grezes, 1999). Embora os estudos animais tenham se interessado pela identificação das estruturas neurais responsáveis pela permanência espaço-temporal do deslocamento de um objeto quando a informação visual esta temporariamente indisponível (Assad et Maunsell, 1995 ; Baker et al., 2001), não existe no nosso conhecimento experimentos neurofisiológicos que procuraram determinar as estruturas corticais envolvidas na permanência do movimento biológico quando a aferência sensorial associada a ele está incompleta. Para isso, coletamos os potenciais evocados de voluntários durante a observação passiva de animações de pontos luminosos podendo descrever um movimento de locomoção humana ou um movimento « scrambled » desaparecendo e reaparecendo gradualmente atrás de um obstáculo.

A análise dos nossos dados mostra o recrutamento do córtex temporo-parietal direito e da região central esquerda durante a fase de oclusão do movimento biológico, em contraste com o movimento « scrambled ». Esta atividade foi interpretada como uma prova do envolvimento dessas áreas corticais na codificação do movimento biológico durante a oclusão, o que permitiria manter viva a representação deste movimento. Além disso, observamos que a atividade do complexo temporo-parietal antecede a oclusão e continua logo depois do desaparecimento, enquanto o recrutamento da região central é mais tardio, durante a perda total de informação visual. Esta diferença na dinâmica temporal do

tratamento da oclusão sugere uma passagem de uma percepção vívida do movimento observado para um processo de simulação apoiando-se sobre os componentes sensório-motores do movimento observado. Este resultado principal completa o estudo eletrofisiológico de Baker *et al.* (2001) sugerindo que a permanência do movimento não é somente visual mas certamente acompanha-se de uma simulação implícita do movimento observado, apoiando-se sobre o conhecimento sensório-motor do mesmo.

5. Conclusão e perspectivas

Na introdução da contribuição experimental desta tese, certo número de questões foram isoladas. Qual é a contribuição da informação visual e dos modelos internos da ação durante o processo de inferência do movimento humano? A inferência do movimento biológico acompanha-se de uma simulação motora implícita? Quais são os correlatos neuroanatômicos usados pelo sistema nervoso central durante a elaboração de uma predição referente a um movimento humano? Quais são as áreas corticais que participam da codificação da permanência do movimento biológico na ausência de informações sensoriais?

Os resultados experimentais apresentados nesta pesquisa pretendem trazer uma série de respostas às questões prévias. Primeiramente, a informação visual seria importante no estabelecimento da predição, porque a sua correspondência com uma representação interiorizada do movimento observado determinaria a precisão da inferência do sujeito. O cerebelo participaria ativamente desse processo preditivo, porque ele faria parte de uma rede neural dedicada à simulação do movimento observado, que incluiria o córtex pré-motor, o lóbulo parietal e o STS, ou seja, o sistema de ligação percepção-ação. Além disso, o complexo fronto-parieto-temporal parece particularmente importante na codificação da permanência do movimento biológico, como evidenciado pela manutenção da sua atividade cortical na ausência de aferências visuais.

Em resumo, a percepção visual do movimento humano é uma simulação interna da ação que permite antecipar e prever as conseqüências delas. Esta capacidade preditiva pode ser explorada para superar a dificuldade ligada a descontinuidade espaço-temporal que afeta regularmente à entrada visual. A descoberta dos neurônios espelho, e de maneira mais geral é neutra, de um sistema de acoplamento percepção-ação, integrado ao conceito de modelos internos, legitima tal visão.

Portanto, a dinâmica temporal das diferentes regiões que compõem a rede neural dedicada à simulação do movimento é hoje pouco investigada. O uso de um paradigma psicofísico de inferência do movimento (Pozzo et al., 2006 ; Saunier et al., 2008), combinado com a precisão temporal do EEG de alta densidade, deve permitir-nos propor o esboço de uma resposta à problemática previamente

exposta. Assim, propomos a hipótese que a sensibilidade da região STS à percepção do movimento biológico e sua capacidade em manter viva uma representação dele seriam a consequência da integração por esta região das cópias de eferência ligadas aos atos motores do movimento observado.

O conhecimento mais profundo da ligação percepção-ação oferece perspectivas excitantes e estimulantes para a compreensão de processos diversos como a imitação, a aprendizagem pela observação, a neuroreabilitação funcional ou mesmo patologias neuropsicológicas por exemplo. Assim, propomos um estudo cujo assunto é a aprendizagem de uma habilidade motora complexa como a execução de um movimento de saque no tênis, por exemplo. Recentemente, Mattar e Gribble (2005) demonstraram que o mecanismo de ressonância motora responsável pela ligação funcional percepção-ação favorecia a aprendizagem motora. A problemática deste experimento refere-se à natureza da estimulação visual, podendo otimizar a aprendizagem motora pela observação. Nós propomos que a aquisição de um gesto esportivo será mais eficiente se o sujeito observa um indivíduo aprendendo a seqüência motora do que se ele observar um especialista executando perfeitamente o movimento. Nós sugerimos que a construção dos modelos internos respondendo ao padrão motor do movimento de aprender é facilitada quando o sujeito observa um aluno ao invés de um especialista. Esta hipótese apóia-se sobre o funcionamento mesmo desses modelos internos cuja capacidade de aprender uma nova habilidade motora apóia-se em tentativa-erro (Shadmehr et Mussa-Ivaldi, 1994). Partindo do pressuposto da existência da equivalência funcional parcial entre as áreas cerebrais envolvidas na realização e na observação de uma ação, supomos que a retroalimentação visual resultante da observação do movimento durante a aprendizagem permitiria otimizar os modelos internos, adaptando-lhes as características do futuro movimento a executar.

Além disso, a apresentação e interpretação dos nossos resultados experimentais encontram uma ressonância particular no domínio da neuroreabilitação funcional e da melhora da qualidade de vida para pessoas atingidas de deficiências devido a lesões centrais, por exemplo. Embora as técnicas de imagética motora explícita, combinadas com a metodologia tradicional de reabilitação, tenham sido comprovadamente eficientes (Page et al., 2001), elas são, no entanto, dispendiosas em termos de esforços para o paciente. Embora

nossos resultados experimentais apóiem a hipótese que a percepção do movimento é uma ação simulada, nos parece mais interessante que o paciente recorra aos paradigmas incitando-lhe a praticar uma simulação implícita do movimento do que de constrangí-lo a realizar uma tarefa de imagética motora explícita. O uso da imagética motora implícita demonstrou recentemente sua eficiência em termos de ganho de recuperação funcional para o paciente. De fato, Ertelt e colegas (2007) fizeram a demonstração da eficiência de uma nova terapia pela observação da ação. Os autores constataram uma melhora significativa das funções motoras após 4 semanas de treinamento, associando a observação da ação e o treinamento físico. A explicação para este resultado se baseou na reativação das áreas motoras envolvidas na ligação percepção-ação (ver também Iacoboni e Mazziotta, 2007). No entanto, mais do que a simples observação da ação, preconizamos o uso de protocolo de oclusão como uma excelente alternativa à imagética motora explícita e implícita. De fato, durante o processo de inferência do movimento, o sujeito simula implicitamente o movimento observado (Pozzo et al., 2006 ; Saunier et al., 2008). Além disso, a vantagem maior de usar esse método é que ele envolve, com mais certeza, o sujeito a simular o movimento, pedindo-lhe para reconstruir a parte ocluída da trajetória, do que a simples observação de uma ação onde o controle atencional nem sempre é fácil. A segunda vantagem é que um problema de inferência guarda as virtudes de leveza próprias ao princípio de imagética motora implícita.

Assim, a descoberta dos neurônios espelho, legitimando a existência de uma ligação contínua da percepção e da ação, é um forte estimulante à inovação e ao desenvolvimento de novas tecnologias baseadas sobre a ferramenta vídeo e a imersão em realidade virtual. No entanto, a posologia, como o número de repetições ou a escolha dos movimentos a observar, permanecem mal controlados como sempre ocorre quando se utilizam novas tecnologias. Parece-nos ser um eixo principal para permitir uma melhora qualitativa dos protocolos de reabilitação funcional pela observação da ação.

6. Referências

- Actis-Grosso R, Stucchi N (2003) Shifting the start: backward mislocation of the initial position of a motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 29:675–691
- Aglioti SM, Cesari P, Romani P, Urgesi C (2008) Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nature Neuroscience* 11 (9):1109–1116
- Altschuler EL, Vankov A, Wang V, Ramachandran VS, Pineda JA (1997) Person see, person do: Human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cells. Poster Session Presented at the *27th Annual Meeting of the Society for Neuroscience*
- Altschuler EL, Vankov A, Hubbard EM, Roberts E, Ramachandran VS, Pineda JA (2000) Mu wave blocking by observer of movement and its possible use as a tool to study theory of other minds. Poster Session Presented at the *30th Annual Meeting of the Society for Neuroscience*
- Ambady N, Hallahan M, Conner B (1999) Accuracy of judgements of sexual orientation from thin slices of behavior. *J Pers Soc Psychol* 77 (3):538–547
- Arbib MA (2005) From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics. *Behav Brain Sci* 28 (2):105–124
- Assad JA, Maunsell JH (1995) Neuronal correlates of inferred motion in primate posterior parietal cortex. *Nature* 373 (6514):518–521
- Baker CI, Keysers C, Jellema T, Wicker B, Perrett DI (2001) Neuronal representation of disappearing and hidden objects in temporal cortex of the macaque. *Exp Brain Res* 140 (3):375–381
- Barclay CD, Cutting JE, Kozlowski LT (1978) Temporal and spatial factors in gait perception that influence gender recognition. *Percept Psychophys* 23 (2):145–152
- Barnes GR, Barnes DM, Chakraborti SR (2000) Ocular pursuit responses to repeated, single-cycle sinusoids reveal behavior compatible with predictive pursuit. *J Neurophysiol* 84:2340–2355
- Bassili JN (1978) Facial motion in the perception of faces and of emotional expression. *J Exp Psychol Human Percept Perform* 4 (3):373–379
- Bastian AJ (2006) Learning to predict the future: the cerebellum adapts feedforward movement control. *Curr Opin Neurobiol* 16:645–649

- Battelli L, Cavanagh P, Thornton IM (2003) Perception of biological motion in parietal patients. *Neuropsychologia* 41 (13):1808–1816
- Beardsworth T, Buckner T (1981) The ability to recognize oneself from a video recording of one's movements without seeing one's body *Bulletin of the Psychonomic Society* 18: 19-22
- Berg K, Wood-Dauphinee S, Williams JI, Maki B (1992) Measuring balance in the elderly: validation of an instrument. *Can J Public Health* 83:S7-11
- Bertenthal BI, Proffitt DR, Cutting JE (1984) Infant sensitivity to figural coherence in biomechanical motions. *J Exp Child Psychol* 37 (2):213-230
- Berthoz A (1997) *Le sens du mouvement*. Editions Odile Jacob
- Binkofski F, Buccino G, Posse S, Seitz RJ, Rizzolatti G, Freund H (1999) A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *Eur J Neurosci* 11 (9):32796–3286
- Blake R (1993) Cats perceive biological motion perception. *Psychological Science* 4 (1):54–57
- Blake R, Shiffrar M (2007) Perception of human motion. *Annu Rev Psychol* 58:47–73
- Blakemore SJ, Decety J (2001) From the perception of action to the understanding of intention. *Nat Rev Neurosci* 2 (8):561–567
- Bonaiuto J, Rosta E, Arbib MA (2007) Extending the mirror neuron system model, I. Audible actions and invisible grasps. *Biol Cybern* 96 (1):9–38
- Bonda E, Petrides M, Ostry D, Evans A (1996) Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion. *J Neurosci* 16 (11):3737–3744
- Bonino D, Ricciardi E, Sani L, Vecchi TE, Guazzelli M, Haxby JV, Fadiga L, Pietrini P (2008) Is visual experience necessary for the functional development of the mirror neuron system? An fMRI study in sighted and congenitally blind individuals. *International Journal of Psychophysiology* 69:222–223
- Borra E, Belmalith A, Calzavara R, Gerbella M, Murata A, Rozzi S, Luppino G (2008) Cortical connections of the macaque anterior intraparietal (AIP) area. *Cereb Cortex* 18 (5):1094–1111

- Borrioni P, Montagna M, Cerri G, Baldissera F (2005) Cyclic time course of motor excitability modulation during the observation of a cyclic hand movement. *Brain Res* 1065:115–124
- Brown S, Martinez MJ, Parsons LM (2006) The neural basis of human dance. *Cereb Cortex* 16 (8):1157–1167
- Buccino G, Binkofski F, Fink GR, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Seitz RJ, Zilles K, Rizzolatti G, Freund HJ (2001) Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur J Neurosci* 13 (2):400–404
- Buccino G, Binkofski F, Riggio L (2004) The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang* 89:370–376
- Buccino G, Vogt S, Ritzl A, Fink GR, Zilles K, Freund HJ, Rizzolatti G (2004) Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron* 42 (2):323–334
- Calvo-Merino B, Glaser DE, Grezes J, Passingham RE, Haggard P (2005) Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cereb Cortex* 15 (8):1243–1249
- Calvo-Merino B, Grezes J, Glaser DE, Passingham RE, Haggard P (2006) Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Curr Biol* 16:1905–1910
- Casile A, Giese MA (2006) Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Curr Biol* 16:69–74
- Catani M, Jones DK, ffytche DH (2005) Perisylvian language networks of the human brain. *Ann Neurol* 57 (1):8–16
- Chouhrouelou A, Matsuka T, Harber K, Shiffrar M (2006) The visual analysis of emotional actions. *Soc Neurosci* 1 (1):63–74
- Chaminade T, Meary D, Orliaguet JP, Decety J (2001) Is perceptual anticipation a motor simulation? A PET study. *Neuroreport* 12:3669–3674
- Clark S, Tremblay F, Ste-Marie D (2003) Differential modulation of corticospinal excitability during observation, mental imagery and imitation of hand actions. *Neuropsychologia* 42 (1):105–112

- Clarke TL, Bradshaw MF, Field DT, Hampson SE, Rose D (2005) The perception of emotion from body movement in point-light displays of interpersonal dialogue. *Perception* 34 (10):1171–1180
- Cochin S, Barthélemy C, Lejeune B, Roux S, Martineau J (1998) Perception of motion and qEEG activity in human adults. *Electrophysiology and Clinical Neurophysiology* 107 (4):287–295
- Cochin S, Barthélemy C, Roux S, Martineau J (1999) Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *Eur J Neurosci* 11:1839–1842
- Cohen LG, Bandinelli S, Findley TW, Hallett M (1991) Motor reorganization after upper limb amputation in man. A study with focal magnetic stimulation. *Brain* 114:615–27.
- Cohen-Seat G, Gastaut H.J, Faure J, Heuyer G (1954) Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématographique. *Revue internationale de filmologie* 5:7–64
- Craighero L, Bonetti F, Massarenti L, Canto R, Fabbri Destro M, Fadiga L (2008) Temporal prediction of touch instant during observation of human and robot grasping. *Brain Res Bull* 75 (6):770–774
- Csibra G (2004) Mirror neurons and action observation. Is simulation involved? <http://www.interdisciplines.org/mirror/papers/4>
- Cutting JE, Kozlowski LT (1977) Recognizing friends by their walk: gait perception without familiarity cues. *Bulletin of the Psychonomic society* 9: 353-356
- Cutting JE (1978) Program to generate synthetic walkers as dynamic point-light displays. *Behav Res Methods Instrument* 10: 91-94
- Daprati E, Wriessnegger S, Lacquaniti F (2007) Kinematic cues and recognition of self-generated actions. *Exp Brain Res* 177 (1): 31-44
- Dayan E, Casile A, Levit-Binnun N, Giese M.A, Hendler T, Flash T (2008) Neural representations of kinematic laws of motion: evidence for action-perception coupling. *Proc Natl Acad Sci USA* 104 (51): 20582-20587
- Decety J, Perani D, Jeannerod M, Bettinardi V, Tadary B, Woods R, Mazziotta JC, Fazio F (1994) Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature* 371:600–602

- Decety J, Grezes J, Costes N, Perani D, Jeannerod M, Procyk E, Grassi F, Fazio F (1997) Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. *Brain* 120 (10):1763–1777
- Decety J, Grezes J (1999) Neural mechanisms subserving the perception of human actions. *Trends Cogn Sci* 3:172–178
- De Valois RL, De Valois KK (1991) Vernier acuity with stationary moving Gabors. *Vision Res* 31:1619–1626
- di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (1992) Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res* 91:176–180
- Dittrich W, Lea S, Barrett J, Gurr P (1998) Categorization of natural movements by pigeons: visual concept discrimination and biological motion. *J Exp Anal Behav* 70 (3):281–299
- Dizio P, Lackner JR (2001) Congenitally blind individuals rapidly adapt to coriolis force perturbations of their reaching movements. *J Neurophysiol* 84 (4):2175–2180
- Erlhagen W (2003) Internal models for visual perception. *Biol Cyber* 88:409–417
- Ertelt D, Small S, Solodkin A, Dettmers C, McNamara A, Binkofski F, Buccino G (2007) Action observation has a positive impact on rehabilitation of motor deficits after stroke. *NeuroImage* 36:164–173.
- Fabbri-Destro M, Rizzolatti G (2008) Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans. *Physiology* 23:171–179
- Fadiga L, Fogassi L, Pavesi G, Rizzolatti G (1995) Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol* 73:2608–2611
- Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (2000) Visuomotor neurons: ambiguity of the discharge or 'motor' perception? *Int J Psychophysiol* 35:165–177
- Fadiga L, Craighero L, Olivier E (2005) Human motor cortex excitability during the perception of others' action. *Curr Opin Neurobiol* 15:213–218
- Fadiga L, Craighero L (2006) Hand actions and speech representation in Broca's area. *Cortex* 42:486–490
- Fadiga L, Craighero L, Destro M.F, Finos L, Cotillon-Williams N, Smith A.T, Castiello U (2006) Language in shadow. *Soc Neurosci* 1 (2):77–89
- Fagg AH, Arbib MA (1998) Modeling parietal-premotor interactions in primate control of grasping. *Neural Netw* 11:1277–1303

- Fecteau S, Carmant L, Tremblay C, Robert M, Bouthillier A, Théoret H (2004) A motor resonance mechanism in children ? Evidence from subdural electrodes in 36-month-old child. *Neuroreport* 15 (17):2625–2627
- Felleman DJ, Van Essen DC (1991) Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1 (1):1–47
- Fox R, McDaniel C (1982) The perception of biological motion by human infants. *Science* 218 (4571):486–487
- Gallagher HL, Frith CD (2004) Dissociable neural pathways for the perception and recognition of expressive and instrumental gestures. *Neuropsychologia* 42 (13):1725–1736
- Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G (1996) Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 119:593–609
- Gallese V, Goldman AI (1998) Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences* 2 (12):493–501
- Gallese V (2000) The inner sense of action: agency and motor representations. *Journal of Consciousness Studies* 7: 23–40
- Gallese V (2001) The “Shared Manifold” hypothesis: from mirror neurons to empathy. *Journal of Consciousness Studies* 8 (5-7): 33–50
- Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G (2002) Action representation and the inferior parietal lobule. In W. Prinz and B. Hommel (Eds), *Common mechanisms in perception and action: Attention and performance* (334-355). Oxford University Press
- Gallese V (2003) A neuroscientific grasp of concepts: from control to representation. *Phil Trans Royal Soc London B* 358: 517–528
- Gallese V, Keysers C, Rizzolatti G (2004) A unifying view of the basis of social cognition. *Trends Cogn Sci* 8 (9): 396–403
- Gangitano M, Mottaghy FM, Pascual-Leone A (2001) Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport* 12:1489–1492
- Gangitano M, Mottaghy FM, Pascual-Leone A (2004) Modulation of premotor mirror neuron activity during observation of unpredictable grasping movements. *Eur J Neurosci* 20:2193–2202

- Gastaut H.J, Bert J (1954) EEG changes during cinematographic presentation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 6:433–444
- Gazzola V, Rizzolatti G, Wicker B, Keysers C (2007) The anthropomorphic brain: the mirror neuron system responds to human and robotic actions. *Neuroimage* 35 (4):1674–1684
- Gerardin E, Sirigu A, Lehéricy S, Poline JB, Gaymard B, Marsault C, Agid Y, Le Bihan D (2000) Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb Cortex* 10 (11):1093–1104
- Giese MA, Poggio T (2003) Neural mechanisms for the recognition of biological movements. *Nature Neuroscience Reviews* 4:179–192
- Giorello G, Sinigaglia C (2007) Perception in action. *Acta Biomed* 78:49–57
- Giraux P, Sirigu A, Schneider F, Dubernard JM (2001) Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands. *Nat Neurosci* 4(7):691-692.
- Goldman AI (1989) Interpretation psychologized. *Mind and Language* 4:161–185
- Goldman AI (2008) Mirroring, Mindreading and Simulation. In Mirror Neuron System: the role of mirroring processes in social cognition. In J. Pineda (Ed.)
- Gomi H, Kawato M (1992) Adaptive feedback control models of the vestibulocerebellum and spinocerebellum. *Biol Cybern* 68 (2):105–114
- Gonzalez B, Rodriguez M, Ramirez C, Sabaté M (2005) Disturbance of motor imagery after cerebellar stroke. *Behav Neurosci* 119 (2):622–626
- Graf M, Reitzner B, Corves C, Casile A, Giese M, Prinz W (2007) Predicting point-light actions in real-time. *Neuroimage* 36:22–32
- Grafton ST, Arbib MA, Fadiga L, Rizzolatti G (1996) Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp Brain Res* 112 (1):103–111
- Grèzes J, Costes N, Decety J (1999) The effects of learning and intention on the neural network involved in the perception of meaningless actions. *Brain* 122:1875–1887
- Grèzes J, Decety J (2001) Functional anatomy of execution, mental simulation, observation and verb generation of actions: a meta-analysis. *Human Brain Mapp* 12 (1):1–19

- Grèzes J, Fonlupt P, Bertenthal B, Delon-Martin C, Segebarth C, Decety J (2001) Does perception of biological motion rely on specific brain regions? *Neuroimage* 13:775–785
- Grossman ED, Blake R (2001) Brain activity evoked by inverted and imagined biological motion. *Vision Res* 41:1475–1482
- Grossman ED, Blake R (2002) Brain areas active during visual perception of biological motion. *Neuron* 35:1167–1175
- Grossman ED, Blake R, Kim CY (2004) Learning to see biological motion: brain activity parallels behavior. *J Cogn Neurosci* 16:1669–1679
- Grossman ED, Batelli L, Pascual-Leone A (2005) Repetitive TMS over posterior STS disrupts perception of biological motion. *Vision Res* 45:2847–2853
- Hari R, Forss N, Avikainen S, Kirveskari E, Salenius S, Rizzolatti G (1998) Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:15061–15065
- Herbart JF (1825) *Psychologie als Wissenschaft neu gegründet auf Erfahrung, Metaphysik und Mathematik. Zweiter, analytischer Teil*. Königsberg, Germany
- Heyes C (2001) Causes and consequences of imitation. *Trends Cogn Sci* 5 (6):253–261
- Hietanen J.K, Perrett D.I (1996) Motion sensitive cells in the macaque superior temporal sensory area: response discrimination between self-generated and externally generated motion. *Behav Brain Res* 76:155–167
- Hirai M, Fukushima H, Hiraki K (2003) An event-related potentials study of biological motion perception in humans. *Neurosci Lett* 344: 41– 4
- Hirai M, Hiraki K (2005) An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Cognitive Brain Research* 22: 301–304
- Hommel B (1996) The cognitive representation of action: automatic integration of perceived action effects. *Psychol Res* 59: 176–186
- Hommel B, Müsseler J, Aschersleben G, Prinz W (2001) The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behav Brain Sci* 24 (5): 849–878
- Iacoboni M, Woods RP, Brass M, Bekkering H, Mazziotta JC, Rizzolatti G (1999) Cortical mechanisms of human imitation. *Science* 286 (5449):2526–2528

- Iacoboni M, Koski LM, Brass M, Bekkering H, Woods RP, Dubeau MC, Mazziotta JC, Rizzolatti G (2001) Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 98 (24):13995–13999
- Iacoboni M (2005) Neural mechanisms of imitation. *Curr Opin Neurobiol* 15:632–637
- Iacoboni M, Dapretto M (2006) The mirror neuron system and the consequences of its dysfunction. *Nat Rev Neurosci* 7 (12):942–951
- Iacoboni M, Wilson SM (2006) Beyond a single area: motor area and language within a neural architecture encompassing Broca's area. *Cortex* 42 (4):503–506
- Iacoboni M, Mazziotta JC (2007) Mirror neuron system: basic findings and clinical applications. *Ann Neurol* 62:213–218
- Ikeda H, Blake R, Watanabe K (2005) Eccentric perception of biological motion is unscalably poor. *Vision Res* 45 (15):1935–1943
- Indovina I, Maffei V, Bosco G, Zago M, Macaluso E, Lacquaniti F (2005) Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science* 308:416–419
- Ito M (2008) Control of mental activities by internal models of cerebellum. *Nat Rev Neuroscience* 9 (4):304–313
- James W (1890) *Principles of psychology*. Holt, New York
- Jeannerod M (1994) The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci* 17:187–245
- Jeannerod M (1999) To act or not to act: perspectives on the representation of actions. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 52A (1):1-29
- Jeannerod M, Frak V (1999) Mental imaging of motor activity in humans. *Curr Opin Neurobiol* 9 (6):735-739
- Jeannerod M (2001) Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage* 14:103–109
- Jeannerod M (2004) Actions from within. *Int Journal of Sport and Exercise Psychology* 2:376–402
- Jeannerod M (2005) Is motor cortex only an executive area ? Its role in motor cognition. In A. Riehle and E. Vaadia (Eds), *Motor cortex in voluntary*

- movements. A distributed system for distributed functions* (241–256). Boca Raton, CRC Press
- Jellema T, Baker CI, Wicker B, Perrett DI (2000) Neural representations for the perception of the intentionality of actions. *Brain Cogn*:280–302
- Jellema T, Baker CI, Oram MW, Perrett DI (2002) Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque and imitation. In A.N. Meltzoff and W. Prinz (Eds), *The imitative mind: development, evolution, and brain bases* (267-290). Cambridge University Press, New York
- Jewell G, McCourt ME (2000) Pseudoneglect: a review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia* 38:93–110
- Johansson G (1973) Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception and Psychophysics* 14:201–211
- Johansson G (1975) Visual motion perception. *Sci Am* 232 (6):76–88
- Johansson G (1976) Spatio-temporal differentiation and integration in visual motion perception. An experimental and theoretical analysis of calculus-like functions in visual data processing. *Psychol Res* 38 (4):379–393
- Johansson G, Von Hofsten C, Jansson G (1980) Event perception. *Annu Rev Psychol* 31:27–63
- Jokisch D, Troje NF (2003) Biological motion as a cue for the perception of size. *J Vis* 3 (4):252–264
- Jokisch D, Daum I, Suchan B, Troje NF (2005) Structural encoding and recognition of biological motion: evidence from event-related potentials and source analysis. *Behav Brain Res* 157 (2):195–204
- Jokisch D, Troje NF, Koch B, Schwarz M, Daum I (2005) Differential involvement of the cerebellum in biological and coherent motion perception. *European Journal of Neuroscience* 21:3439–3446
- Jordan MI (1996) Computational aspects of motor control and learning. In H. Heuer and S. Keele (Eds), *Handbook of perception and action: Motor skills* (71-120). New York: Academic press
- Kalaska JF, Cohen DA, Prud'homme M, Hyde ML (1990) Parietal area 5 neuronal activity encodes movement kinematics, not movement dynamics. *Exp Brain Res* 80:351–364

- Kandel S, Orliaguet J.P, Boë L.J (2000a) Detecting anticipatory events in handwriting movements. *Perception* 29 (8):953–964
- Kandel S, Orliaguet J.P, Viviani P (2000b) Perceptual anticipation in handwriting: the role of implicit motor competence. *Percept Psychophys* 62 (4):706–716
- Kao GW, Morrow MJ (1994) The relationship of anticipatory smooth eye movement to smooth pursuit initiation. *Vision Res* 34:3027–3036
- Karl A, Birbaumer N, Lutzenberger W, Cohen LG, Flor H (2001) Reorganization of motor and somatosensory cortex in upper extremity amputees with phantom limb pain. *J Neurosci* 21:3609–18.
- Kawato M, Furukawa K, Suzuki R (1987) A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biol Cybern* 57 (3):169-185
- Kawato M, Gomi H (1992) A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning. *Biol Cybern* 68 (2):95-103
- Kawato M (1999) Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol* 9: 718-727
- Kelso JA (1977) Motor control mechanisms underlying human movement reproduction. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3 (4):529-543
- Kerzel D, Jordan JS, Musseler J (2001) The role of perception in the mislocalization of the final position of a moving target. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 27:829–840
- Keyers C, Perrett DI (2004) The neural correlates of social perception: a Hebbian network perspective. *Trends in Cognitive Sciences* 8 (11):501-507.
- Kew JJ, Ridding MC, Rothwell JC, Passingham RE, Leigh PN, Sooriakumaran S, Frackowiak RS, Brooks DJ (1994) Reorganization of cortical blood flow and transcranial magnetic stimulation maps in human subjects after upper limb amputation. *J Neurophysiol* 72(5):2517-2524.
- Kilner JM, Friston KJ, Frith CD (2007) The mirror-neuron system: a Bayesian perspective. *Neuroreport* 18 (6):619–623
- Knoblich G, Flach R (2001) Predicting the effects of actions: interactions of perception and action. *Psychol Sci* 12:467–472
- Kobayashi M, Pascual-Leone A (2003) Transcranial magnetic stimulation in neurology. *Lancet* 2 (3):145–156

- Kohler E, Keysers C, Umiltà MA, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (2002) Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science* 297 (5582):846–848
- Kourtzi Z, Kanwisher N (2000) Activation in human MT/MST by static images with implied motion. *J Cogn Neurosci* 12 (1):48–55
- Krams M, Rushworth M..F, Deiber M.P, Frackowiak R.S, Passingham R.E (1998) The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain. *Exp Brain Res* 120 (3):386–398
- Lackner JR, Dizio P (1998) Gravitoinertial force background level affects adaptation to coriolis force perturbations of reaching movements. *J Neurophysiol* 80 (2): 546–553
- Lacquaniti F, Terzuolo C, Viviani P (1983) The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychol* 54 (1-3):115–130
- Lacquaniti F, Maioli C (1989) The role of preparation in tuning anticipatory and reflex responses during catching. *J Neurosci* 9 (1):134–148
- Lotze RH (1852) *Medizinische Psychologie oder Physiologie der Seele* (287–325). Leipzig, Germany: Weidmann'sche Buchhandlung.
- Loula F, Prasad S, Harber K, Shiffrar M (2005) Recognizing people from their movement. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 31 (1):210–220
- Maeda F, Kleiner-Fisman G, Pascual-Leone A (2002) Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. *J Neurophysiol* 87:1329–1335
- Malmivuo J, Plonsey R (1995) *Bioelectromagnetism - Principles and Applications of Bioelectric and Biomagnetic Fields*. Oxford University Press, New York
- Marey EJ (1884) Analyse cinématique de la marche [chronophotograph]. *C.R. Séances Acad. Sci.* p.2
- Mataric MJ, Pomplun M (1998) Fixation behavior in observation and imitation of human movement. *Cogn Brain Res* 7:191–202
- Mather G, West S (1993) Recognition of animal locomotion from dynamic point-light displays. *Perception* 22 (7):759–766
- Mattar AA, Gribble PL (2005) Motor learning by observing. *Neuron* 46 (1):153–160
- McIntyre J, Zago M, Berthoz A, Lacquaniti F (2001) Does the brain model Newton's laws? *Nat Neurosci* 4:693–694

- Mercier C, Reilly KT, Vargas CD, Aballea A, Sirigu A (2006) Mapping phantom movement representations in the motor cortex of amputees. *Brain* 129:2202–2210.
- Miall RC, Weir DJ, Wolpert DM, Stein JF (1993) Is the cerebellum a smith predictor? *J Mot Behav* 25:203–216
- Miall RC (2003) Connecting mirror neurons and forward models. *Neuroreport* 14:2135–2137
- Mitrani L, Dimitrov G (1978) Pursuit eye movements of a disappearing moving target. *Vision Res* 18:537–539
- Mitrani L, Dimitrov G, Yakimoff N, Mateeff S (1979) Oculomotor and perceptual localization during smooth eye movements. *Vision Res* 19:609–612
- Morton SM, Bastian AJ (2007) Mechanisms of cerebellar gait ataxia. *Cerebellum* 6:79–86
- Mourey F, Pozzo T, Rouhier-Marcet I, Didier JP (1998) A kinematic comparison between elderly and young subjects standing up from and sitting down in a chair. *Age Ageing* 27:137–146
- Mrotek LA, Flanders M, Soechting JF (2006) Oculomotor responses to gradual changes in target direction. *Exp Brain Res* 172:175–192
- Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M, Sakata H (2000) Selectivity for the shape, size and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol* 83 (5):2580–25601
- Nelissen K, Vanduffel W, Orban GA (2006) Charting the lower superior temporal area, a new-motion sensitive region in monkey superior temporal sulcus. *J Neurosci* 26 (22):5929–5947
- Neri P, Morrone MC, Burr DC (1998) Seeing biological motion. *Nature* 395 (6705):894–896
- Nijhawan R (1994) Motion extrapolation in catching. *Nature* 370:256–257
- Nijhawan R (2008) Visual prediction: psychophysics and neurophysiology of compensation for time delays. *Behav Brain Sci* 31 (2):179–198
- Nishitani N, Hari R (2002) Viewing lip forms: cortical dynamics. *Neuron* 36 (6):1211–1220
- O'Reilly JX, Mesulam MM, Nobre AC (2008) The cerebellum predicts the timing of perceptual events. *J Neurosci* 28:2252–60

- Ojemann JG, Silbergeld DL (1995) Cortical stimulation mapping of phantom limb rolandic cortex. Case report. *J Neurosurg* 82 (4):641-644
- Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9 (1):97-113
- Olson IR, Gatenby JC, Leung HC, Skudlarski P, Gore JC (2004) Neuronal representation of occluded objects in the human brain. *Neuropsychologia* 42 (1):95-104
- Orliaguet J.P, Kandel S, Boë L.J (1997) Visual perception of motor anticipation in cursive handwriting: influence of spatial and movement information on the prediction of forthcoming letters. *Perception* 26 (7):905-912
- Oztop E, Arbib MA (2002) Schema design and implementation of the grasp-related mirror neuron system. *Biol Cybern* 87 (2):116-140
- Oztop E, Wolpert DM, Kawato M (2005) Mental state inference using visual control parameters. *Cogn Brain Res* 22:129-151
- Oztop E, Kawato M, Arbib MA (2006) Mirror neurons and imitation: a computationally guided review. *Neural Networks* 19:254-271
- Page SJ, Levine P, Sisto S, Johnson MV (2001) A randomized efficacy and feasibility study of imagery in acute stroke. *Clin Rehabil* 15:233-240
- Papaxanthis C, Pozzo T, Stapley P (1998) Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neuroscience Letters* 253:103-106
- Papaxanthis C, Dubost V, Pozzo T (2003a) Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane. *Neuroscience* 117:779-783
- Papaxanthis C, Pozzo T, Schieppati M (2003b) Trajectories of arm pointing movements on the sagittal plane vary with both direction and speed. *Exp Brain Res* 148:498-503
- Papaxanthis C, Pozzo T, McIntyre J (2005) Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience* 135:371-383
- Pascual-Leone A, Peris M, Tormos JM, Pascual AP, Catala MD (1996) Reorganization of human cortical motor output maps following traumatic forearm amputation. *Neuroreport* 7:2068-70.

- Patton JL, Lee WA, Pai YC (2000) Relative stability improves with experience in a dynamic standing task. *Exp Brain Res* 135:117–126
- Patuzzo S, Fiaschi A, Manganotti P (2003) Modulation of motor cortex excitability in the left hemisphere during action observation: a single- and paired- pulse transcranial magnetic stimulation study of self and non-self action observation. *Neuropsychologia* 41:1272–1278
- Pavlova M, Krägeloh-Mann I, Sokolov A, Birbaumer N (2001) Recognition of point-light biological motion displays by young children. *Perception* 30 (8):925–933
- Pelphrey KA, Mitchell TV, McKeown MJ, Goldstein J, Allison T, McCarthy G (2003) Brain activity evoked by the perception of human walking: controlling for meaningful coherent motion. *J Neurosci* 23 (17):6819–6825
- Penfield W, Rasmussen T (1950) *The cerebral cortex of man*. The Macmillian Company, New York
- Perani D, Fazio F, Borghese NA, Tettamanti M, Ferrari S, Decety J, Gilardi MC (2001) Different brain correlates for watching real and virtual hand actions. *NeuroImage* 14:749–758
- Perrett DI, Rolls ET, Caan W (1982) Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp Brain Res* 47:329–342
- Perrett DI, Smith P, Mistlin A, Chitty A, Head A, Potter DD, Broennimann R, Milner AD, Jeeves MA (1985) Visual analysis of body movements by neurones in the temporal cortex of the macaque monkey. *Behav Brain Res* 16:153–170
- Petrides M, Pandya DN (1994) Comparative architectonic analysis of the human and macaque frontal cortex. In F. Boller and B. Grafman (Eds), *Handbook of Neuropsychology* (17-58). Elsevier Science Publishers BV, Amsterdam
- Pineda JA (2005) The functional significance of mu rhythms : translating "seeing" and "hearing" into "doing". *Brain Res Brain Res Rev* 50 (1):57–68
- Peuskens H, Vanrie J, Verfaillie K, Orban G.A (2005) Specificity of regions processing biological motion. *Eur J Neurosci* 21 (10):2864–2875
- Pollick FE, Paterson HM, Brudelrin A, Sanford AJ (2001) Perceiving affect from arm movement. *Cognition* 82 (2):B51–61
- Pollick FE, Lestou V, Ryu J, Cho SB (2002) Estimating the efficiency of recognizing the gender and affect from biological motion. *Vision Res* 42 (20):2345–2355

- Pozzo T, Papaxanthis C, Stapley P, Berthoz A (1998) The sensorimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Res Brain Res Rev* 28:92–101
- Pozzo T, Papaxanthis C, Petit JL, Schweighofer N, Stucchi N (2006) Kinematic features of movement tunes perception and action coupling. *Behav Brain Res* 169:75–82
- Prinz W (1990) A common coding approach to perception and action. In O. Neumann and W. Prinz (Eds) *Relationships between perception and action* (167-201). Springer, Berlin Heidelberg New York
- Prinz W (1997) Perception and action planning. *Eur J Cogn Psychol* 9:129–154
- Puce A, Perrett D (2003) Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 358 (1431):435–445
- Puce A, Syngienotis A, Thompson JC, Abbott DF, Wheaton KJ, Castiello U (2003) The human temporal lobe integrates facial form and motion: evidence from fMRI and ERP studies. *Neuroimage* 19:861–869
- Ramachandran V.S (2000) Mirror neurons and imitation learning as the driving force behind “the great leap forward” in human evolution. *Edge* (<http://www.edge.org>)
- Reid VM, Hoehl S, Striano T (2006) The perception of biological motion by infants: an event-related potential study. *Neurosci Lett* 395 (3):211–214
- Reilly KT, Sirigu A (2008) The motor cortex and its role in phantom limb phenomena. *Neuroscientist* 14 (2):195–202
- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, Fogassi L (1996a) Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cogn Brain Res* 3:131–141
- Rizzolatti G, Fadiga L, Matelli M, Bettinardi V, Paulesu E, Perani D, Fazio F (1996b) Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Exp Brain Res* 111 (2):246–252
- Rizzolatti G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V (1997) The space around us. *Science* 277 (5323):239-241
- Rizzolatti G, Luppino G, Matelli M (1998) The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 106:283–296
- Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V (2001a) Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat Rev Neurosci* 2 (9):661–670

- Rizzolatti G, Luppino G (2001) The cortical motor system. *Neuron* 31:889–901
- Rizzolatti G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V (2002) From mirror neurons to imitation: facts and speculations. In A.N. Meltzoff and W. Prinz (Eds) *The imitative mind: development, evolution, and brain bases* (247-266). Cambridge University Press, New York
- Rizzolatti G, Craighero L (2004) The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci* 27:169–192
- Rizzolatti G (2005) The mirror neuron system and its function in humans. *Anat Embryol (Berl)* 210:419–421
- Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V (2006) Mirrors of the mind. *Sci Am* 295 (5):54–61
- Rizzolatti G, Sinigaglia C (2007) Mirror neurons and motor intentionality. *Funct Neurol* 22 (4):205–210
- Rizzolatti G, Sinigaglia C (2008) *Les neurons miroirs*. Editions Odile Jacob
- Roricht S, Meyer BU, Niehaus L, Brandt SA (1999) Long-term reorganization of motor cortex outputs after arm amputation. *Neurology* 53:106–11.
- Sakata H, Taira M, Murata S, Mine S (1995) Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cereb Cortex* 5 (5):429–438
- Saunier G, Papaxanthis C, Vargas CD, Pozzo T (2008) Inference of complex human motion requires internal models of action: behavioral evidence. *Exp Brain Res* 185:399–409
- Saygin AP, Wilson SM, Hagler Jr DJ, Bates E, Sereno MI (2004) Point-light biological motion perception activates human premotor cortex. *J Neurosci* 24:6181–6188
- Saygin AP (2007) Superior temporal and premotor brain areas necessary for biological motion perception. *Brain* 130:2452–2461
- Shadmehr R, Mussa-Ivaldi F (1994) Adaptive representation of dynamics during learning of motor task. *J Neurosci* 14:3208–3224
- Simion F, Regolin L, Bulf H (2008) A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proc Natl Acad Sci USA* 105 (2):809–813
- Sirigu A, Duhamel JR, Cohen L, Pillon B, Dubois B, Agid Y (1996) The mental representation of hand movements after parietal cortex damage. *Science* 273 (5281):1564–1568

- Sokolov AA, Gharabaghi A, Tatagiba MS, Pavlova M (2009) Cerebellar engagement in an action observation network. *Cereb Cortex*:1–6
- Strafella AP, Paus T (2000) Modulation of cortical excitability during action observation: a transcranial magnetic stimulation. *Neuroreport* 11 (10):2289–2292
- Tai YF, ScherXer C, Brooks DJ, Sawamoto N, Castiello U (2004) The human premotor cortex is ‘mirror’ only for biological actions. *Curr Biol* 14:117–120
- Thompson JC, Clarke M, Stewart T, Puce A (2005) Configural processing of biological motion in human superior temporal sulcus. *J Neurosci* 25:9059–9066
- Thornton IM, Knoblich G (2006) Action perception: seeing the world through a moving body. *Curr Biol* 16 (1):R27–29
- Tremblay C, Robert M, Pascual-Leone A, Lepore F, Nguyen D.K, Carmant L, Bouthillier A, Théoret H (2004) Action observation and execution: intracranial recordings in a human subject. *Neurology* 63:937–938
- Troje NF (2002) Decomposing biological motion: a framework for analysis and synthesis of human gait. *J Vis* 2 (5):371–387
- Ulloa ER, Pineda JA (2007) Recognition of point-light biological motion: mu rhythms and mirror neuron activity. *Behav Brain Res* 183 (2):188–194
- Umiltà MA, Kohler E, Gallese V, Fogassi L, Fadiga L, Keysers C, Rizzolatti G (2001) I know what are you doing: a neurophysiological study. *Neuron* 31:155–165
- Vaina LM, Solomon J, Chowdhury S, Sinha P, Belliveau JW (2001) Functional neuroanatomy of biological motion perception in humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:11656–11661
- Vallortigara G, Regolin L, Marconato F (2005) Visually inexperienced chicks exhibit spontaneous preference for biological motion. *Plos Biol* 3 (7):1311–1316
- Viviani P, Terzuolo C (1982) Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience* 7 (2):431–437
- Viviani P, Stucchi N (1989) The effect of movement velocity on form perception: geometric illusions in dynamic displays. *Percept Psychophys* 46 (3):266–274
- Viviani P, Stucchi N (1992) Biological movements look uniform:evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 18:603–623

- Viviani P (2002) Motor competences in the perception of dynamic events: a tutorial. In W. Prinz and B. Hommel (Eds), *Common mechanisms in perception and action: Attention and performance* (406-442). Oxford University Press
- Von Holst E (1954) Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *British Journal of Animal Behaviour* 2:89–94
- Wagner T, Valero-Cabre A, Pascual-Leone A (2007) Noninvasive human brain stimulation. *Annu Rev Biomed Eng* 9: 527–565
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI (1995) An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269: 1880–1882
- Wolpert DM, Miall RC (1996) Forward models for physiological motor control. *Neural Network* 9: 1265–1279
- Wolpert DM (1997) Computational approaches to motor control. *Trends in Cognitive Sciences* 1 (6): 209–216
- Wolpert DM, Kawato M (1998) Multiple pairs forward and inverse models for motor control. *Neural Network* 11: 1317–1329
- Wolpert DM, Miall RC, Kawato M (1998) Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences* 2 (9): 338-347
- Wolpert DM, Ghahramani Z (2000) Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci suppl*: 1212–1217
- Wolpert DM, Doya K, Kawato M (2003) A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 358 (1431): 593–602
- Zago M, Bosco G, Maffei V, Iosa M, Ivanenko YP, Lacquaniti F (2004) Internal model of target motion: expected dynamics overrides measured kinematics in timing manual interceptions. *J Neurophysiol* 91 (4): 1620–1634
- Zago M, Lacquaniti F (2005a) Internal model of gravity for hand interception: parametric adaptation to zero-gravity visual targets on Earth. *J Neurophysiol* 94 (2): 1346–1357
- Zago M, Bosco G, Maffei V, Iosa M, Ivanenko YP, Lacquaniti F (2005b) Fast adaptation of the internal model of gravity for manual interceptions: evidence for event-dependent learning. *J Neurophysiol* 93 (2): 1055–1068
- Zago M, McIntyre J, Senot P, Lacquaniti F (2008) Internal models and prediction of visual gravitational motion. *Vision Res* 48 (14): 1532–1538

7. Anexos

Anexo 1

Exp Brain Res (2008) 185:399–409
DOI 10.1007/s00221-007-1162-2

RESEARCH ARTICLE

Inference of complex human motion requires internal models of action: behavioral evidence

Ghislain Saunier · Charalambos Papaxanthis ·
Claudia D. Vargas · Thierry Pozzo

Received: 26 April 2007 / Accepted: 28 September 2007 / Published online: 23 October 2007
© Springer-Verlag 2007

Abstract Previous behavioral investigation from our laboratory (Pozzo et al. in Behav Brain Res 169:75–82, 2006) suggests that the kinematic features influence the subject's capacity to estimate the final position of simple arm movement in which the last part of the trajectory is hidden. The authors argue the participation of internal information, as the kinematic parameters, to compensate the lack of the visual input. The purpose of this report was to verify if the dependency of visual motion inference to biological displays can be generalized for intransitive and complex human motions. To answer this question, the subjects were asked to estimate the vanishing and final position of the shoulder trajectory of Sit to Stand (STS) or Back to Sit (BTS) motion performed in the sagittal plane, according to a biological or nonbiological kinematics. The last part of the trajectory (i.e., 35%) was occluded. We observed a kinematic effect on the precision of individuals' estimation. The subjects were more precise and less variable to estimate the end trajectory with biological velocity profiles. Moreover, impoverished visual information appeared

sufficient to evaluate the final position of an intransitive complex human motion. These results suggest the participation of internal representations to infer the final part of complex motion. We discuss the results in the light of possible neural substrates involved during the inference task.

Keywords Motion inference · Internal models · Simulation · Mirror neurons · Complex intransitive motion

Introduction

How do we visually extrapolate the final position of a biological motion like for instance the final position of a hand that reaches an object located behind a wall? In other words, what is the human ability to reconstruct and estimate the hidden part of a moving target? Neurophysiological evidence (Umiltà et al. 2001) suggests the participation of motor repertoires involving the mirror neurons (MNs) during observation of an occluded action. Localized in the monkey's pre-motor area (area F5), these neurons have the characteristic of discharging both during action perception of goal directed task and the production of the same action (di Pellegrino et al. 1992; Gallese et al. 1996; Rizzolatti et al. 1996). The coexistence of motor and sensory properties in the same neuron suggests that the motor cortex not only executes actions but also participates in the construction of their representation (Fadiga et al. 2000). From this perspective, action observation would imply both in an implicit simulation and in implementation of motor programs necessary to perform the same action (Jeannerod 2001). Indirect evidences point to the existence of a human MN system within the ventral pre-motor cortex and inferior parietal lobule (for reviews see Rizzolatti and Craighero

G. Saunier · C. Papaxanthis · T. Pozzo
INSERM-U887, Motricité-Plasticité,
Campus Universitaire, BP 27877, 21078 Dijon, France

C. Papaxanthis · T. Pozzo
UFRSTAPS Campus Universitaire,
Université de Bourgogne, BP 27877, 21078 Dijon, France

G. Saunier (✉) · C. D. Vargas
Laboratório de Neurobiologia II,
Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho,
Universidade Federal de Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil
e-mail: ghis@biof.ufrj.br

T. Pozzo
Italian Institute of Technology, Genova, Italy

2004; Rizzolatti 2005). The human visual perception should thus also be constrained by the knowledge of the biological rules that underlie motor performance (Viviani and Stucchi 1992; Chaminade et al. 2001).

In another line of evidence, many recent behavioral experiments suggested the involvement of the motor system during a motion perception or motion recognition task (Knoblich and Flach 2001; Verfaillie and Daems 2002; Casile and Giese 2006; Graf et al. 2007). For instance, Knoblich and Flach (2001) showed that during a throwing prediction task the participants were more accurate to estimate the consequences of their own movements. They interpret this result as an indirect evidence of the involvement of action system during a prevision task. Otherwise, Casile and Giese (2006) trained a new arm coordination pattern without visual feedback and demonstrated that the acquisition of new motor skills could selectively influence visual action recognition. Thus, the motor system, in absence of a prior visual experience, can directly constrain the perception of human motion. In a recent paper, Pozzo et al. (2006) demonstrated that when subjects are asked to estimate the final position of a moving dot corresponding to the index finger's vertical movement occluded in the last part of its trajectory, their precision decreases while variability increases when visual motion violates the kinematic laws. The authors suggested that inference process would not only rely on past visual trajectory information, but would imply in an implicit simulation of the motor program that supports this very same action. This precedent study is a behavioral evidence to support the visual-motor linkage hypothesis during motion inference process: weak differences between velocity profiles were shown to suffice to discriminate implicitly the biological from the nonbiological motion. Pozzo et al. (2006) concluded that transitive motion, without a physical target to reach in the visual scene, was sufficient to elicit the visual-motor linkage.

In contrast to the first investigation wherein subjects were asked to infer a transitive goal-oriented task, in the present study we sought to employ an intransitive, posture-dependent motion as in the case of Sit To Stand (STS) and Back To Sit (BTS) tasks. Indeed, the matching system activity seems to depend on the visual context for action understanding. In monkey, for instance, a goal-directed task is required (Gallese et al. 1996). In human, it seems controversial. Fadiga et al. (1995) found no differences in cortical-spinal excitability between transitive versus intransitive hand action. In contrast, a poor display (Grèzes et al. 2001) or a hand reaching performed by a robot (Tai et al. 2004) are insufficient to elicit motor representation and do not activate the frontal mirror area. To sum up, the observation of biological or alien effectors performing transitive or intransitive actions seems to affect the tuning of MNs.

Otherwise, during complex whole body motions like STS and BTS, trajectory of distal upper body part results in a complex dynamical context (large and multiple inertial interlimb interactive torques) in addition to equilibrium constraints. From this point of view, trajectory inference seems more demanding compared to a simple and almost straight finger path. Consequently, one might propose that the use of an internal model of limb dynamics rather than visual extrapolation mechanisms would be more complicated because of the task properties. Alternatively, one could suppose that in spite of the complexity of this motion, the inference process would use internal dynamic information. In fact, STS and BTS execution seem to use a similar internal model of gravity as for a simple arm reaching performed in the sagittal plane (Papaxanthis et al. 2003a). Thus, the acknowledged stability and robustness of the central representation of gravity (Pozzo et al. 1998) could facilitate the accurate recall of action to match the visual signal. In this case, anisotropy of upward and downward motion kinematics would influence the precision of motion inference.

The aim of this study was to verify if the dependence of visual motion inference on biological displays could be generalized for complex human motions like STS or BTS. In other words, can the sensibility to velocity profiles help to reconstruct the missing part of complex trajectories, as it is the case for a simple arm movement? To answer this question, subjects were asked to estimate the vanishing or the final position of a moving dot representing the shoulder trajectory of STS or BTS movements, partly occluded in the last part of the trajectory and according to biological or nonbiological kinematics.

Materials and methods

Apparatus and stimuli

The same methodology employed in our previous study (Pozzo et al. 2006), was used here. For all experiments, stimuli were displayed on a 17" color flat screen (black background, resolution of 1,024 horizontal and 768 vertical pixels, where the pixel is a rectangle of 0.33 mm in length by 0.35 mm in height, with a refresh rate of 75 Hz) connected to a PC. Each stimulus consisted in a moving white dot (3 pixels in diameter) corresponding to a STS or BTS shoulder's trajectory. The display corresponds to the position of shoulder marker recorded in 3D at a frequency of 100 Hz (Elite System, BTS Bioengineering, Italy). For further details on the recording session, see Papaxanthis et al. (2003a). Because we previously observed a kinematic invariance characterizing the STS and BTS movements performed in the sagittal plane, we selected, for each direction,

one motion in agreement with the kinematic rules featured by Papaxanthis et al. (2003a) and we used it for the stimuli display. The authors recorded the kinematic of the shoulder (i.e., trajectory and velocity profiles) during a whole body motion (STS and BTS tasks) and demonstrated an anisotropy of the shoulder's velocity profiles. The velocity profiles were asymmetric depending on if movement was accomplished against the gravity (STS motion) or with the gravity (BTS motion). This observation corroborated previous results for arm motion (Papaxanthis et al. 1998, 2003b, 2005) and extended it to whole body motion (Papaxanthis et al. 2003a), suggesting that the central nervous system integrates the gravity force field in motor planning during arm or whole body motion performed in the sagittal plane. Thus, in this report the term “kinematic rules” refers to the asymmetry of velocity profiles of human movement performed in the sagittal plane.

The motion displayed on the screen corresponded only to the first 65% of the total movement, corresponding to the beginning of the deceleration phase of both shoulder tangential velocity profiles (see Fig. 1). If the past visual information were used to calculate the future of the trajectory, i.e., the end point (EP) position, visual extrapolation would be facilitated by the observation of a longer deceleration phase. In order to verify the role of the visual input in estimation precision this occurrence was chosen. Four kinds of movement were displayed. Two movements consisted in the dot motion on the screen depicting shoulder STS or BTS trajectories as recorded from the subjects' movement (we call these motions biological, since kinematics corresponds to movements with well-known motor laws). For the two other movements, a conflict was introduced on shoulder velocity profiles (see Fig. 1). Specifically, the STS motion of the dot was displayed according to the velocity profile corresponding to a BTS motion (violation of the biological motion, STS N) and the BTS motion of the dot was displayed according to STS velocity profile (BTS N).

The path lengths along the trajectories were 264 and 274 mm, and the total movement duration was 1.88 s with a mean velocity of 140 and 146 mm/s, respectively, for STS and BTS (see Table 1). For the STS trajectory, the horizontal and vertical excursions were, respectively, of 152 mm (12.5° of visual angle) and 124 mm (10.2° of visual angle) against 147 mm (12.1° of visual angle) and 126 mm (10.3° of visual angle) for the BTS. The shoulder path curvature displayed for upward and downward trajectories (vertical displacement, respectively, for STS and BTS motion) were calculated by using the ratio D_{\max}/L (D_{\max} : referred to the maximal perpendicular distance measured from the actual path to the straight line; L : corresponded to a straight line passing between the initial and final positions of the shoulder vertical displacement). This ratio showed that the upward part was more curved than the downward part: 0.21 vs. 0.18.

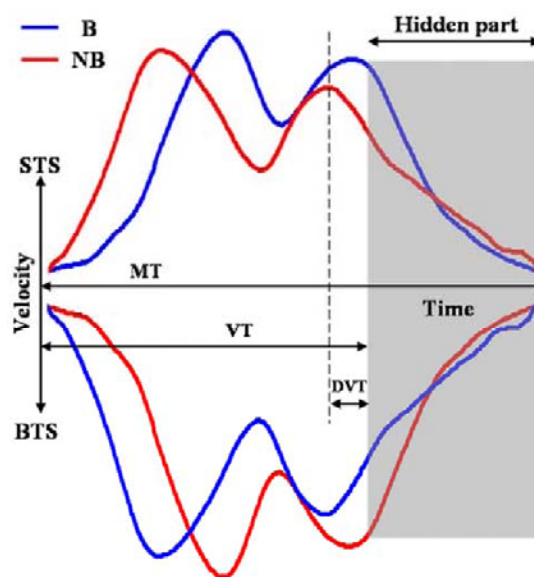


Fig. 1 Shoulder tangential velocity profiles of the four kinds of moving stimulus used in the experiments. For the first two kind of motions, the dot moved on the screen following STS or BTS trajectory according to a normal biological rule (Biological displays, *B-blue curves*), i.e., with their kinematics corresponding, respectively, to STS and BTS velocity profiles of the shoulder. In the two other motions, a conflict was introduced between direction and velocity profile. The STS motion was displayed with the velocity profile corresponding to BTS motion and inversely for the BTS motion (nonbiological displays, *NB-red curves*). The motion displayed on the screen corresponded only the first 65% of the total motion. Occluded part of the motion is indicated by a gray rectangle. Abbreviations of kinematic parameters for all displays: *MT* total movement time of the display, *VT* time of visual input, *DVT* time of the visible deceleration phase (see Table 1 for corresponding values)

Procedure and design

A total of 29 healthy subjects gave their informed consent to participate in this experiment. They had normal or corrected vision and were unaware of the purpose of the experiment. Each participant sat at a comfortable viewing distance from the screen (about 70 cm) in a darkened room. They were informed that the movement displayed on the screen corresponded to the shoulder trajectory during STS or BTS motion in the sagittal plane. When a crosshair (10 × 10 pixels) appeared at the center of the screen, the subject should displace his sight and fixate the cross. He initiated the movement using space bar of the keyboard and the cross disappeared. A random blank interval of between 0.2 and 1 s followed the disappearance. The subject continued to gaze at the center until the appearance of the stimulus presentation. The order of presentation of the stimulus pairs (STS, STS N, BTS and BTS N) was randomized for

Table 1 Parameters of the movements displayed

	MT (ms)	VT (ms)	DVT (ms)	ML (mm)	MV (mm/s)	VV (mm/s)
STS	1,880	1,222	61	264	140	244
STS N	1,880	1,222	156	264	140	169
BTS	1,880	1,222	156	274	146	177
BTS N	1,880	1,222	61	274	146	254

Motion information on the stimulus displayed for the two directions (STS and BTS) and the two kinematics (biological and nonbiological) *MT* total movement duration/time, *VT* time of the visual input, *DVT* time of the visible deceleration phase, *ML* total length of movement, *MV* average velocity of motion, *VV* velocity of the stimulus at vanishing position

experiments 1 and 2. The subject responded by using the mouse.

This study consisted of four experiments: two experiments based on the position estimation (experiments 1 and 2) followed by two control experiments (control experiments 1 and 2). The basic experimental design consisted in two factors (Motion \times Direction) with 12 repetitions for each factor combination. The motion factor had two levels: biological and nonbiological. The direction factor had two levels: STS and BTS. Thus, each experiment consisted of 48 trials. The experimental design with a small number of replications per condition (12) and the randomization presentation of the display prevented a possible learning effect.

All the participants gave their informed consent before the beginning of the experiment. The study was conducted in accordance with Declaration of Helsinki.

Experiment 1: end point estimation (EP)

Eleven subjects (five men, 27 ± 8 years) participated in the experiment 1. The experimental task consisted in evaluating where the motion would have stopped (spatial estimation) if it were completely displayed (remember that only the first 65% of the whole motion was visible). Subjects responded by displacing the crosshair cursor of the mouse on the final estimated position of the dot motion and validated it by clicking on the left button of the mouse. This response was automatically recorded by the computer.

Experiment 2: vanishing point estimation (VP)

Eleven subjects (four men, 27 ± 8 years) participated in the experiment. The experimental task consisted in placing the crosshair cursor exactly where the dot vanished; the rest of the procedure was similar with the experiment 1.

Control experiment 1

Subjects who performed the experiments 1 and 2 ($n = 22$) participated in this control. 99% of the motion length was displayed. After the disappearance of the dot, subjects were

asked to place the crosshair cursor over where the dot disappeared; the rest of the procedure was similar with the experiment 1. They performed 24 replications: 12 tests per direction. This control permitted us to verify the subject's visuo-motor ability to point with the cursor in the context of the present experiment.

Control experiment 2

The aim of this control experiment was to obtain a rough estimation of the subject's sensibility to discriminate the weak differences appearing for kinematics (biological or nonbiological velocity profiles) used in the previous experiments.

Seven subjects (two men, 26 ± 8 years) participated in this experiment. The subjects watched the whole motion. Thirty pairs of movement were displayed. Six couplings were chosen: STS/STS N, STS/STS, STS N/STS N, BTS/BTS N, BTS/BTS and BTS N/BTS N. We used ten identical pairs, which corresponded to the same velocity profile: five similar pairs for STS (3 STS/STS plus 2 STS N/STS N) and five similar pairs for BTS direction (3 BTS/BTS plus 2 BTS N/BTS N). For the 20 other pairs, we applied for a same direction two different velocity profiles (biological vs. nonbiological) by using the same number of replications for each direction: ten pairs for STS direction (5 STS/STS N plus 5 STS N/STS) and ten pairs for BTS direction (5 BTS/BTS N plus 5 BTS N/BTS). It is important to stress that for a same direction (STS or BTS) the geometry of the trajectory is identical and independent of the applied velocity profiles (biological or nonbiological). The subject, after the presentation of two successive movements of the same direction, was asked to tell the experimenter if the movements displayed were identical or different. The subject had to evaluate 30 pairs of movements. The display of all pairs was randomized.

Data analysis

For each trial, the accuracy in the estimation of the end point (EP) or vanishing point (VP) of the stimulus position

was defined as the difference between the position estimated by the subject and the true position (position constant error, PCE). Then, for each subject we calculated average PCE errors. Subjects' variability in estimating the position of the stimulus EP or VP was defined as the standard deviation (SD) of the 12 replications measured for each of the two directions and two motions (position variable error, PVE).

Deviation from alignment and overshoot PCEs and PVEs were separately analyzed. Deviation from alignment was measured with respect of *x*-axis for STS motion and *y*-axis for BTS motion. For overshoot, we used the *y*-axis data for STS motion and the *x*-axis data for BTS motion (see Fig. 2).

Subject responses were compared using ANOVA with repeated measures (2 directions \times 2 kinematics \times 12 repetitions). The significance level was $p < 0.05$. Scheffé post hoc was used to compare the effect of different levels within the same factor.

Results

Experiment 1: end point estimation

In general, the final position of the dots was overestimated for the two motions and the two directions. Figure 3 illustrates the results collected from a typical participant.

Deviation from alignment

For the STS motion, the EPs were consistently displaced outside the trajectory. Outward estimations were 85.6 and 80.3% of the total trials, respectively, for STS and STS N with a PCE average of 22.3 ± 1.87 mm (PVE = 8.3 ± 1.54 mm). For the BTS motion we noted an upside displacement corresponding to 53.8 and 61.4% of the total

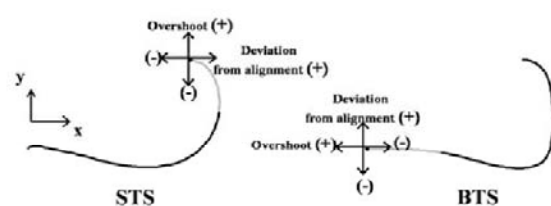


Fig. 2 Data analysis. *Left*, STS and *Right*, BTS motions are displayed. *Black* and *gray curves* show, respectively, the visible and the hidden parts of the display. *Black dots* located at the end of the motion represent the ending position of the stimulus. *Crosses* represent the axis of the deviation from alignment and the overshoot for the STS and BTS trajectories. Deviation from alignment is measured with respect to *x*-axis for STS motion and *y*-axis for BTS motion, whereas for the overshoot, we use *y*-axis data for STS motion and *x*-axis data for BTS motion

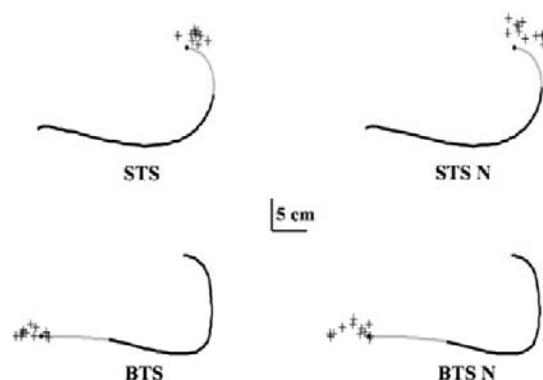


Fig. 3 End point estimation of a typical subject (experiment 1). From Left to Right and Top to Bottom: STS biological (STS), STS nonbiological (STS N), BTS biological (BTS) and BTS nonbiological (BTS N) motions displayed. *Black* and *gray curves* show, respectively, the visible and the hidden parts of the display. *Black dots* located at the end of the motion represent the ending position of the stimulus. *Crosses* correspond to the estimated end-points given by the subject by pressing the mouse button

trials, respectively, for BTS and BTS N with a PCE average of 15.5 ± 2.32 mm (PVE = 7.6 ± 0.89 mm).

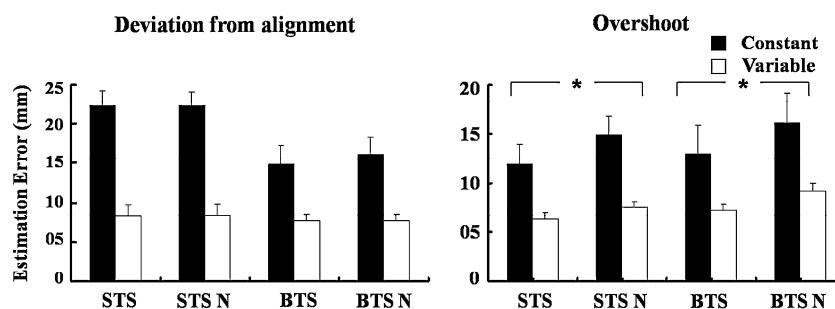
An ANOVA for the PCE parameter revealed an effect of direction ($F(1,10) = 7.447$, $p = 0.02$): the deviation from alignment was always greater for STS motion compared to BTS motion. No significant effect was found for PVE. No significant difference was found between biological and nonbiological. No interaction effects were found.

Overshoot

Subjects overshoot when estimating the final position of motion. These overestimations represented 64.4, 69.7, 62.1 and 57.6% of the total trials, respectively, for STS, STS N, BTS and BTS N. The PCE average was 13.4 ± 1.98 mm (PVE = 6.9 ± 0.66 mm) for the STS condition and 14.5 ± 2.98 mm (PVE = 8.2 ± 0.74 mm) for the BTS condition. These values corresponded to 5.07% of the total trajectory length for STS direction and 5.5% of the total trajectory length for BTS direction.

An ANOVA for the PCE parameter revealed a velocity profile effect ($F(1,10) = 25.1$, $p = 0.0005$). A Scheffé post hoc analysis showed a significant difference between STS versus STS N ($p = 0.038$), BTS versus BTS N ($p = 0.026$) and STS versus BTS N ($p = 0.001$), for which the velocity profile was the same while the direction differed. In all cases, the subjects were always more precise to estimate the biological end position. An ANOVA on PVE revealed also an effect of motion ($F(1,10) = 8.2868$, $p = 0.016$) indicating that the variability increased for nonbiological displays.

Fig. 4 Histogram of mean constant and variable errors for the end point estimation (experiment 1) for deviation from alignment (*left panel*) and overshoot (*right panel*) for the two directions (STS and BTS) and the two kinematics (biological and nonbiological) of the display. Stars indicate statistical difference ($p < 0.05$)



In short, PCE was greater for nonbiological motion (15.5 ± 2.4 mm) than for biological motion (12.3 ± 2.5 mm). Figure 4 (right panel) represents PCEs and PVEs with their dispersions in the four kinds of display. All subjects showed a tendency to be more precise for the inference of biological movement (see Table 2).

Experiment 2: vanishing point estimation

Similar to experiment 1, the vanishing position was overestimated for the two motions and the two directions. Figure 5 illustrates the results of a typical participant.

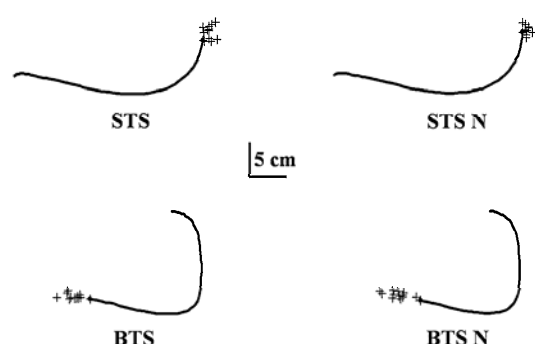


Fig. 5 Vanishing point estimation of one typical subject (experiment 2). From Left to Right and Top to Bottom: STS biological (STS), STS nonbiological (STS N), BTS biological (BTS) and BTS nonbiological (BTS N) motions are displayed. Black curves show the visible parts of the display. Black dots located at the end of the motion represent the vanishing position of the stimulus. Crosses correspond to the vanishing points estimation

Table 2 Results of subjects' end point estimation in function of the velocity profiles displayed

	STS	BTS
S 1	9.8	10.8
S 2	15.3	11.1
S 3	16.8	-2.5
S 4	6.6	18.1
S 5	3.9	10.4
S 6	4.5	-6.7
S 7	10.8	1.9
S 8	18.6	27.4
S 9	-0.7	19.8
S 10	7.8	1.9
S 11	3.0	11.3

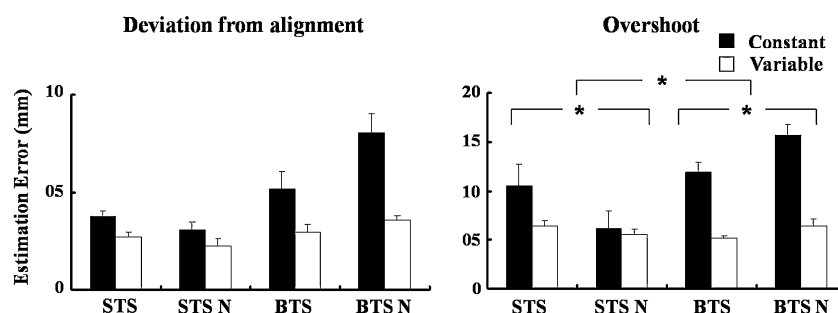
Difference between nonbiological and biological displays for each subject (S) and each direction (STS and BTS) recorded in the experiment 1 (EP). The present values are expressed in pixels. The values of STS column are the results of the subtraction between the STS N average and the STS average for each subject. The values of BTS column are the result of the subtraction between the BTS N average and the BTS average for each subject. A positive value means that the subject was more precise while estimating the final position of a biological movement

Deviation from alignment

The STS condition showed a slight displacement outside of the trajectory. Outward estimations were 50.75 and 56.8% of the total trials, respectively, for STS and STS N with a PCE average of 3.43 ± 0.35 mm (PVE = 2.5 ± 0.3 mm). For the BTS condition, we noted an upward deviation corresponding to 77.3 and 91.6% of the total trials, respectively, for BTS and BTS N with a PCE average of 6.6 ± 0.9 mm (PVE = 3.2 ± 0.34 mm).

An ANOVA for the PCE parameter indicated an effect of direction ($F(1,10) = 14.0876$, $p = 0.0037$) and motion ($F(1,10) = 40.5869$, $p = 0.0001$). The deviation from alignment was always greater for BTS condition (6.6 ± 0.9 mm) as compared to STS condition (3.4 ± 0.34 mm). The accuracy for the biological conditions was higher (4.4 ± 0.57 mm) than for the nonbiological displays (5.6 ± 0.67 mm). An ANOVA on PVE revealed a significant interaction between direction and motion ($F(1,10) = 12.3670$,

Fig. 6 Histogram of mean constant and variable errors for the vanishing point estimation (experiment 2) for deviation from alignment (left panel) and overshoot (right panel) for the two directions (STS and BTS) and the two kinematics (biological and nonbiological) of the display. Stars indicate statistical difference ($p < 0.05$)



$p = 0.005$). Figure 6 (left panel) represents PCEs and PVEs with their dispersions in the four conditions.

Overshoot

We observed a consistent overshoot in every experimental condition. Overestimations were 86.4, 79.5, 97.7 and 99.2% of the total trials, respectively, for STS, STS N, BTS and BTS N. The PCE average was 9.7 ± 1.7 mm (PVE = 4.7 ± 0.54 mm) for the STS condition and 13.9 ± 0.94 mm (PVE = 5.6 ± 0.45 mm) for the BTS condition. An ANOVA for the PCE parameter confirmed an effect of direction ($F(1,10) = 9.5354$, $p = 0.01$). The precision to estimate the VP was better for STS (9.7 ± 1.74 mm) than BTS condition (13.9 ± 0.94 mm). ANOVA test revealed a significant interaction between direction and motion for PCE ($F(1,10) = 57.6526$, $p = 0.00002$) and PVE ($F(1,10) = 9.0111$, $p = 0.013$). To conclude, the accuracy was higher when the vanishing velocity was lower. For instance, when the vanishing velocity of STS motion equaled 244 mm/s the PCE mislocalization was 10.5 ± 2.2 mm (PVE = 6.4 ± 0.6 mm) vs. 6.1 ± 1.9 mm (PVE = 5.5 ± 0.26 mm) for a vanishing velocity of 169 mm/s (see Table 1 for corresponding values). Moreover, the variability of subjects' VP estimation decreased for STS condition. Figure 6 (right panel) represents PCEs and PVEs with their dispersions in the four conditions.

Control experiment 1

All subjects were very precise in their estimation. Overshoot mean PCE was -1.8 ± 0.74 mm (PVE = 3.48 ± 0.52 mm) and -0.54 ± 0.94 (PVE = 3.92 ± 0.54 mm) which corresponded to 0.7 and 0.2% of the total trajectory length, respectively, for STS and BTS. The deviation from alignment of PCE was -2.77 ± 0.78 mm (PVE = 3.65 ± 0.64 mm) for STS and 0.34 ± 0.97 (PVE = 2.46 ± 0.42 mm) for BTS. This confirmed that the effects observed in the experiments 1 and 2 were the results of experimental manipulations and not a side effect of memory.

Control experiment 2

The mean of correctness in this experiment was of 12.7 ± 2.98 (which represents $42.4 \pm 9.9\%$ of correct responses). This result was lower than the chance level (15 correct responses).

We noted that when the subject observed an identical pair (biological and biological or nonbiological and nonbiological) the average percentage of correct responses was of $70 \pm 14.1\%$. Interestingly, during the observation of different pairs (biological vs. nonbiological) this percentage dropped to $28 \pm 12\%$ (result statistically different from the observation of an identical pair: test t , $p = 0.0008$). This percentage was lower than chance level (50% correct responses) suggesting that the subjects were unable to discriminate the weak kinematic differences between the conditions. More interestingly, none of the seven subjects were able to discriminate upper chance threshold of the differences between the velocity profiles for a same direction. After the experiment, we performed a debriefing of the participants, which confirmed that the subjects did not discriminate weak differences between the velocity profiles. Accordingly, this observation supports the control results and suggests that the biological effect observed in experiment 1 (EP estimation) proceeds from an implicit mechanism (not becoming aware).

Discussion

In the present report, we evaluated the subjects' capacity to reconstruct the hidden part of the shoulder trajectory during a whole body STS task.

The innovative aspect of our protocol leads us to investigate the respective contribution of visual information and internal representation of action to reconstruct the missing part of a complex and intransitive human movement. We used an impoverished visual context (only one light dot is displayed) describing a complex human trajectory.

The main result is an effect of the motion displayed on EP estimation in contrast to VP estimation, where the

ability to estimate the position of the moving targets depended only on target velocity. The following discussion will deal with the internal models of action and visual extrapolation mechanisms involved in the estimation of the vanishing and the final positions of a whole body motion.

VP experiment

We found a constant overshoot concerning the estimation of the vanishing position. This overshoot increased with respect to the velocity of the visual stimulus but was not related to the kinematics of the display (biological or not biological). For instance, we found that during STS while the velocity of the visual stimulus at the VP was greater for the biological display compared to the nonbiological display, precision in estimation decreased. In this case, visual processes seem to play a decisive role in target estimation.

A similar overshoot was found during vanishing position estimation experiments performed with constant velocity display where the shift in estimation increased according to the velocity (Mitrani et al. 1979; Kerzel et al. 2001; Actis-Grosso and Stucchi 2003). Nijhawan (1994) interpreted this result as a consequence of a visual extrapolation of the moving target's instantaneous location to compensate for the processing delay. The present investigation demonstrates the robustness of this mechanism for nonlinear motion display with successive acceleration and deceleration phases.

The present forward shift could also be the result of eye movement planning prior the disappearance of the target (Kao and Morrow 1994). Because of the processing delays of visual information (~100 ms, see De Valois and De Valois, 1991) the control of eyes' movement must be predictive to match the eyes with the moving target. Otherwise, when a moving target disappeared suddenly during a smooth pursuit task, the eye velocity decreased exponentially within 200–300 ms (Mitrani and Dimitrov 1978; Barnes et al. 2000) after its disappearance. During this delay the residual eye velocity toward the occluded target could contribute to the mislocalization of the VP. Accordingly, Kerzel et al. (2001) demonstrated a reduction of the forward shift during a nonpursuit condition experiment while subject's eye was fixed on a stable point.

We also found that the precision of the VP estimation was better for STS compared to BTS trajectory (experiment 2). Differences in curvature in upward compared to downward motion can explain these results. Indeed, a decay of speed pursuit and a lag in the pursuit is recorded for curved trajectories (Mrotek et al. 2006). During STS the dot disappeared near the maximal trajectory curvature, where pursuit velocity decreases. In contrast, for BTS movement, the dot vanished after this maximal when the trajectory is almost straight, and where the smooth pursuit is easier. In this

latter condition, predictive mechanisms would facilitate the overshoot.

EP experiment: motor inference process

In contrast to VP experiment, precision in EP estimation was affected by displayed motion (biological vs. nonbiological). We found that the subjects' precision in motion inference was greater for displays that respected the kinematic law (see Fig. 3). Interestingly, for STS the duration of visible deceleration phase, on which motion extrapolation can be computed, was shorter during biological display compared to nonbiological display. Consequently, past visual input seems not to be the main information used to infer the invisible part of the trajectory. This result corroborates the preceding observations (Pozzo et al. 2006) and extends it to a complex and nontransitive whole body motion.

The superior sensibility to biological versus nonbiological displays demonstrated here supports the idea that motion inference would use internal information such as the implicit knowledge of motor laws required to perform the experimental task. In other words, during the reconstruction of hidden complex trajectories, the subject would retrieve motor informations to compensate for the lack of visual input. The general idea of a close interconnection between perception and motor representation, of late, has come to be increasingly accepted by several authors (Jeannerod 1994, 2001; Decety et al. 1997; Prinz 1997; Hari et al. 1998; Cochin et al. 1999; Rizzolatti et al. 2002; Fadiga et al. 2005; Kilner et al. 2007). Furthermore, the idea that during observation of action specific neural networks subserving that particular movements already tuned for action are retrieved is now recurrent in neurosciences (for an overview see Giorello and Sinigaglia 2007).

Thus, even if no recording of cerebral activity is provided here, we propose, using recent neurophysiological evidences and computational models, that the fronto-parietal mirror circuit is one candidate among the neural substrates, involved in the visual inference process that matches perception onto action system. Indeed, the functional characteristics of the mirror system (Rizzolatti and Craighero 2004; Buccino et al. 2004) would facilitate the recall of motor information to infer the hidden part of the trajectory. The multiple anatomical interconnections existing between the inferior parietal lobule and the premotor cortex would facilitate such interaction (Rizzolatti et al. 1998; Rizzolatti and Luppino 2001). Thus, one possible schema, operating probably within the parieto-frontal connections, is that the visible part of the trajectory would elicit an inverse internal model that translates the visual information into a motor plan (Miall 2003; Iacoboni 2005). This later corresponds to the plan that the subject uses to perform the STS or BTS motions.

From the motor plan, a forward model that predicts the future state (dynamic forward model) of the motor command (Miall and Wolpert 1996) would be used to predict the hidden part of the shoulder trajectory. The effect of shoulder kinematic observed here could illustrate the reduced efficiency of such inverse model to elaborate a motor plan for a nonbiological display. Indeed, the violation of a biological rule might introduce a conflict between the kinematics of the visual input and the kinematics of movement probably stored in the inferior parietal lobule (Kalaska et al. 1990; Erlhagen 2003).

Moreover, STS and BTS tasks are characterized by large vertical and horizontal body trajectories with two bimodal velocity profiles generating a double successive acceleration and deceleration phases. This task that presents geometrical, mechanical and equilibrium constraints much more important than for a simple arm movement and requires a sophisticated motor control (Mourey et al. 1998; Patton et al. 2000; Papaxanthis et al. 2003a). Despite this difficulty, subjects' capacity to estimate the hidden part of the trajectory remained adequate. One proposal would be that the more the movement is complex and the more information on biological motion is provided, the stronger is the tuning for motor simulation. Indeed, the complexity of the visual pursuit for STS or BTS motion, with several changes of directions, could best facilitate the recall of internal information based on motor repertoires.

Otherwise, STS and BTS motions are strongly constrained by a motor law applicable both to arm or body motions performed with or against gravity force field and illustrated by a typical asymmetric velocity profile (Papaxanthis et al. 1998, 2003a, b, 2005). Such constraint could facilitate the linkage between perception and action systems and more precisely with an internal representation of gravity (McIntyre et al. 2001). In support of this assumption, Indovina et al. (2005) suggest that this internal representation of gravity can be activated by visual motion that appears to be coherent with natural gravity. In this way, the recall of motor representations based on kinematic parameters during inference process could be facilitated. However, invariant characteristics of biological motion performed in the vertical plane might correlate to visual features that can be extracted without resimulating the whole dynamics. Likewise, this hypothesis requires deeper investigation.

Among the different modeling of action to perception matching system proposed in the literature the following schema is recurrently proposed (Miall 2003; Rizzolatti and Craighero 2004; Iacoboni 2005; Oztop et al. 2006). The model is built upon a visual feedback circuit involving the parietal and motor cortices, with a predictive role assigned to MNs in ventral premotor area (Oztop et al. 2005).

Accordingly, the MNs circuit would permit an online implicit simulation process of the observed motion, mainly

based on the kinematic parameters (Gangitano et al. 2001, 2004) that would allow the subject to elaborate his estimation. However, a hand reaching movement (the classic experimental paradigm used in action-observation studies) provides visual input on hand trajectory that could simplify the matching process between vision and motor components of the task. In contrast, during a STS or BTS task a subject does not see his/her shoulder trajectory.

The absence of visual information about our own body displacement could however be compensated by the observation of conspecifics performing STS or BTS. In this case, the recall would not concern the STS motor plan but external visual input based on the observation of other individuals. Thus, the role of the visual experience of daily life tasks in motion inference cannot be excluded. It is possible that subjects store visual input extracted from usual behaviors that also contributes to motion recognition as it is the case for locomotion (Vaina et al. 2001) or face (Puce et al. 2003) recognition, for instance. The recent demonstration of the sensitivity of the superior temporal sulcus area (STSa) to visual experience of biological motion (Grossman and Blake 2001) supports such possibility.

This eventuality does not exclude the potential contribution of STSa to fronto-parietal (Fp) loop where mental imagery of whole body motion might be stored (Grossman and Blake 2001) and used during a partial (Thompson et al. 2005) or a total occlusion of the visual scene (Baker et al. 2001). Consequently, STSa could feed the Fp loop by characterizing the kinematics of the visual stimuli and send it to the posterior parietal MNs (Miall 2003; Iacoboni 2005). An fMRI study (Saygin et al. 2004) employing a biological motion recognition paradigm support such possibility. The authors (Saygin et al. 2004) demonstrated the recruitment of STSa and fronto-parietal complex during the observation of a meaningless action. Moreover, a recent experiment established that the activation of MN system during the action observation evoked a purely motor representation that could not be explained by the visual experience (Calvo-Merino et al. 2006). Indeed, they recruited a female and male population of professional dancers and demonstrated a greater activity of the fronto-parietal areas for the movement observation in agreement with the motor expertise of each gender group. The authors argued that this activity is a proof of a motoric response of MNs network and not the result of the motion visual knowledge. An interpretation supported by a behavioral study of Daprati et al. (2006) which demonstrated that subjects' performance during a hand motion recognition task does not depend on morphological cues. Thus, when the subject saw a virtual hand rendered as a simple stick diagram, the authors showed a minor role of visual expertise compared to the influence of kinematic templates in motion recognition. In our experimental design, to limit the influence of shape

recognition process, we applied similar trajectories that only differed with respect to their velocity profiles. If subjects' responses depended only on the visual experience to estimate the final position of the motion we could hypothesize a similar estimation between biological or nonbiological kinematics. However, we noted a kinematic effect on subjects' evaluations: they were more accurate and less variable to infer the final position of the biological motion even when the availability of the visual information was greater for nonbiological motion (see the STS motion). This result suggests the participation of internal information to elaborate the motion prediction. Mataric et al. (1998) claimed that motor primitives could be recalled by only using the visual tracking of the end point and that little visual information appears sufficient to map internal movement primitives onto the observed motion. This agrees with our experimental paradigm, where the subjects saw, uniquely, one light dot.

For all these reasons, it seems difficult to support the visual experience assumption to explain the present result. In contrast, we speculate that the lack of the visual input induces an implicit motor simulation of the observed motion, which would be tuned according to movement kinematic rules.

Acknowledgments This work was supported by CNES (Centre National d'Études Spatiales) and the Conseil Régional de Bourgogne, France. G. Saumier is supported by the French ministry of the Foreign Affairs (Collège Doctoral Franco-Brésilien).

References

- Actis-Grosso R, Stucchi N (2003) Shifting the start: backward mislocation of the initial position of a motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 29:675–691
- Baker CI, Keyser C, Jellema T, Wicker B, Perrett DI (2001) Neuronal representation of disappearing and hidden objects in temporal cortex of the macaque. *Exp Brain Res* 140:375–381
- Barnes GR, Barnes DM, Chakraborti SR (2000) Ocular pursuit responses to repeated, single-cycle sinusoids reveal behavior compatible with predictive pursuit. *J Neurophysiol* 84:2340–2355
- Buccino G, Binkofski F, Riggio L (2004) The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang* 89:370–376
- Calvo-Merino B, Grezes J, Glaser DE, Passingham RE, Haggard P (2006) Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Curr Biol* 16:1905–1910
- Casile A, Giese MA (2006) Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Curr Biol* 16:69–74
- Chaminade T, Meary D, Orliaguet JP, Decety J (2001) Is perceptual anticipation a motor simulation? A PET study. *Neuroreport* 12:3669–3674
- Cochin S, Barthelemy C, Roux S, Martineau J (1999) Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *Eur J Neurosci* 11:1839–1842
- Daprati E, Wriessneger S, Lacquaniti F (2006) Kinematic cues and recognition of self-generated actions. *Exp Brain Res* (in press)
- Decety J, Grezes J, Costes N, Perani D, Jeannerod M, Procyk E, Grassi F, Fazio F (1997) Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. *Brain* 120(Pt 10):1763–1777
- De Valois RL, De Valois KK (1991) Vernier acuity with stationary moving Gabors. *Vision Res* 31:1619–1626
- di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (1992) Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res* 91:176–180
- Erlhagen W (2003) Internal models for visual perception. *Biol Cyber* 88:409–417
- Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (2000) Visuomotor neurons: ambiguity of the discharge or 'motor' perception? *Int J Psychophysiol* 35:165–177
- Fadiga L, Fogassi L, Pavesi G, Rizzolatti G (1995) Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol* 73:2608–2611
- Fadiga L, Craighero L, Olivier E (2005) Human motor cortex excitability during the perception of others' action. *Curr Opin Neurobiol* 15:213–218
- Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G (1996) Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 119:593–609
- Gangitano M, Mottaghy FM, Pascual-Leone A (2001) Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport* 12:1489–1492
- Gangitano M, Mottaghy FM, Pascual-Leone A (2004) Modulation of premotor mirror neuron activity during observation of unpredictable grasping movements. *Eur J Neurosci* 20:2193–2202
- Giorello G, Sinigaglia C (2007) Perception in action. *Acta Biomed* 78:49–57
- Graf M, Reitzner B, Corves C, Casile A, Giese M, Prinz W (2007) Predicting point-light actions in real-time. *Neuroimage* 36:22–32
- Grezes J, Fonlupt P, Bertenthal B, Delon-Martin C, Segebarth C, Decety J (2001) Does perception of biological motion rely on specific brain regions? *Neuroimage* 13:775–785
- Grossman ED, Blake R (2001) Brain activity evoked by inverted and imagined biological motion. *Vision Res* 41:1475–1482
- Hari R, Forss N, Avikainen S, Kirveskari E, Salenius S, Rizzolatti G (1998) Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:15061–15065
- Iacoboni M (2005) Neural mechanisms of imitation. *Curr Opin Neurobiol* 15:632–637
- Indovina I, Maffei V, Bosco G, Zago M, Macaluso E, Lacquaniti F (2005) Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science* 308:416–419
- Jeannerod M (1994) The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci* 17:187–245
- Jeannerod M (2001) Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage* 14:103–109
- Kalaska JF, Cohen DA, Prud'homme M, Hyde ML (1990) Parietal area 5 neuronal activity encodes movement kinematics, not movement dynamics. *Exp Brain Res* 80:351–364
- Kao GW, Morrow MJ (1994) The relationship of anticipatory smooth eye movement to smooth pursuit initiation. *Vision Res* 34:3027–3036
- Kerzel D, Jordan JS, Musseler J (2001) The role of perception in the mislocalization of the final position of a moving target. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 27:829–840
- Kilner JM, Hamilton AF, Blakemore SJ (2007) Interference effect of observed human movement on action is due to velocity profile of biological motion. *Social Neurosci* 2:158–166
- Knoblich G, Flach R (2001) Predicting the effects of actions: interactions of perception and action. *Psychol Sci* 12:467–472
- Mataric MJ, Pomplun M (1998) Fixation behavior in observation and imitation of human movement. *Cogn Brain Res* 7:191–202
- McIntyre J, Zago M, Berthoz A, Lacquaniti F (2001) Does the brain model Newton's laws? *Nat Neurosci* 4:693–694

- Miall RC (2003) Connecting mirror neurons and forward models. *Neuroreport* 14:2135–2137
- Miall RC, Wolpert DM (1996) Forward models for physiological motor control. *Neural Networks* 9:1265–1279
- Mitrani L, Dimitrov G (1978) Pursuit eye movements of a disappearing moving target. *Vision Res* 18:537–539
- Mitrani L, Dimitrov G, Yakimoff N, Mateeff S (1979) Oculomotor and perceptual localization during smooth eye movements. *Vision Res* 19:609–612
- Mourey F, Pozzo T, Rouhier-Marcer I, Didier JP (1998) A kinematic comparison between elderly and young subjects standing up from and sitting down in a chair. *Age Ageing* 27:137–146
- Mrotek LA, Flanders M, Soechting JF (2006) Oculomotor responses to gradual changes in target direction. *Exp Brain Res* 172:175–192
- Nijhawan R (1994) Motion extrapolation in catching. *Nature* 370:256–257
- Oztop E, Kawato M, Arbib MA (2006) Mirror neurons and imitation: a computationally guided review. *Neural Networks* 19:254–271
- Oztop E, Wolpert DM, Kawato M (2005) Mental state inference using visual control parameters. *Cogn Brain Res* 22:129–151
- Papaxanthis C, Dubost V, Pozzo T (2003a) Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane. *Neuroscience* 117:779–783
- Papaxanthis C, Pozzo T, McIntyre J (2005) Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience* 135:371–383
- Papaxanthis C, Pozzo T, Schieppati M (2003b) Trajectories of arm pointing movements on the sagittal plane vary with both direction and speed. *Exp Brain Res* 148:498–503
- Papaxanthis C, Pozzo T, Stapley P (1998) Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neuroscience Letters* 253:103–106
- Patton JL, Lee WA, Pai YC (2000) Relative stability improves with experience in a dynamic standing task. *Exp Brain Res* 135:117–126
- Pozzo T, Papaxanthis C, Petit JL, Schweighofer N, Stucchi N (2006) Kinematic features of movement tunes perception and action coupling. *Behav Brain Res* 169:75–82
- Pozzo T, Papaxanthis C, Stapley P, Berthoz A (1998) The sensorimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Res Brain Res Rev* 28:92–101
- Prinz W (1997) Perception and action planning. *Eur J Cogn Psychol* 9:129–154
- Puce A, Syngienotis A, Thompson JC, Abbott DF, Wheaton KJ, Castiello U (2003) The human temporal lobe integrates facial form and motion: evidence from fMRI and ERP studies. *Neuroimage* 19:861–869
- Rizzolatti G (2005) The mirror neuron system and its function in humans. *Anat Embryol (Berl)* 210:419–421
- Rizzolatti G, Craighero L (2004) The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci* 27:169–192
- Rizzolatti G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V (2002) From mirror neurons to imitation: facts and speculations. In: Meltzoff AN, Prinz W (eds) *The imitative mind: development, evolution, and brain bases*. Cambridge University Press, New York, pp 247–266
- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, Fogassi L (1996) Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cogn Brain Res* 3:131–141
- Rizzolatti G, Luppino G (2001) The cortical motor system. *Neuron* 31:889–901
- Rizzolatti G, Luppino G, Matelli M (1998) The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 106:283–296
- Saygin AP, Wilson SM, Hagler Jr DJ, Bates E, Sereno MI (2004) Point-light biological motion perception activates human premotor cortex. *J Neurosci* 24:6181–6188
- Tai YF, Scherfler C, Brooks DJ, Sawamoto N, Castiello U (2004) The human premotor cortex is ‘mirror’ only for biological actions. *Curr Biol* 14:117–120
- Thompson JC, Clarke M, Stewart T, Puce A (2005) Configural processing of biological motion in human superior temporal sulcus. *J Neurosci* 25:9059–9066
- Umiltà MA, Kohler E, Gallese V, Fogassi L, Fadiga L, Keysers C, Rizzolatti G (2001) I know what are you doing: a neurophysiological study. *Neuron* 31:155–165
- Vaina LM, Solomon J, Chowdhury S, Sinha P, Belliveau JW (2001) Functional neuroanatomy of biological motion perception in humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:11656–11661
- Verfaillie K, Daems A (2002) Representing and anticipating human actions in vision. *Visual Cogn* 9:217–232
- Viviani P, Stucchi N (1992) Biological movements look uniform: evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 18:603–623

Anexo 2

Anamnese

Número:

Data:

1) Dados Pessoais

Nome:

Telefone:

E-mail:

2) Dados Físicos

Estatura:

Peso:

Idade:

Utiliza óculos:

Consentimento Livre e Esclarecido

Eu, _____,

voluntariamente, consinto em participar como sujeito em um estudo sobre a percepção do movimento do Laboratório de Neurobiologia II da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

A sessão experimental tem a duração de aproximadamente 10 minutos e não representa nenhum risco potencial para o participante.

O experimento consistirá de a estimar a posição final, ou o tempo ou a posição de desaparecimento de um movimento humano representado para o deslocamento de um ponto luminoso sobre uma tela de computador.

As informações a serem obtidas durante o estudo ficarão restritas a fins científicos, tendo garantido minha privacidade.

Li e compreendi estas informações, tomando ciência do objetivo do estudo

já discutido com o pesquisador. Se, a qualquer momento durante o teste, novas dúvidas e perguntas surgirem, disponho de total liberdade para me dirigir ao responsável pelo mesmo, afim de esclarecê-las. Além disso, tenho direito garantido de desistir a qualquer momento.

Tendo em vista minha contribuição para o andamento da citada pesquisa, declaro estar de acordo com os procedimentos do experimento.

Assinatura: _____

Data: __/__/____.

Anexo 3

Consentimento Livre e Esclarecido

Eu, _____,
voluntariamente, consinto em participar como sujeito em um estudo de Eletroencefalografia sobre a percepção do movimento biológico no Laboratório de Neurobiologia II da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

A sessão experimental tem a duração de aproximadamente 60 minutos e não representa nenhum risco potencial para o participante.

O experimento consistirá na percepção passiva de uma animação de ponto luminoso sobre uma tela de computador, desaparecendo temporariamente atrás de um ocludor.

As informações a serem obtidas durante o estudo ficarão restritas a fins científicos, tendo garantido minha privacidade.

Li e compreendi estas informações, tomando ciência do objetivo do estudo já discutido com o pesquisador. Se, a qualquer momento durante o teste, novas dúvidas e perguntas surgirem, disponho de total liberdade para me dirigir ao responsável pelo mesmo, afim de esclarecê-las. Além disso, tenho direito garantido de desistir a qualquer momento.

Tendo em vista minha contribuição para o andamento da citada pesquisa, declaro estar de acordo com os procedimentos do experimento.

Assinatura: _____

Data: __/__/____.

Anexo 4

Consentimento Livre e Esclarecido

Eu, _____,
voluntariamente, consinto em participar como sujeito em um estudo sobre a percepção do movimento no Laboratório de Neurobiologia II da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

A sessão experimental tem a duração de aproximadamente 20 minutos e não representa nenhum risco potencial para o participante.

O experimento consistirá de estimar a posição final, ou o tempo ou a posição de desaparecimento de um movimento humano representado pelo deslocamento de um ponto luminoso na tela de computador.

As informações a serem obtidas durante o estudo ficarão restritas a fins científicos, tendo garantida a minha privacidade.

Compreendo que o presente experimento não fornecerá benefícios diretos para o tratamento da minha doença, porém, contribuirá para melhor compreendê-la e favorecer outros pacientes futuramente.

Li e compreendi estas informações, tomando ciência do objetivo do estudo já discutido com o pesquisador. Se, a qualquer momento durante o teste, novas dúvidas e perguntas surgirem, disponho de total liberdade para me dirigir ao responsável pelo mesmo, afim de esclarecê-las. Além disso, tenho direito garantido de desistir a qualquer momento.

Tendo em vista minha contribuição para o andamento da citada pesquisa, declaro estar de acordo com os procedimentos do experimento.

Os testes serão realizados no Laboratório integrado de pesquisa do estresse do IPUB, localizado no Campus da UFRJ da Praia Vermelha.

Data: ___/___/___

Nome do paciente: _____

Assinatura: _____

Endereço: _____

Telefone: _____

Acredito que expliquei a natureza e os detalhes do estudo de modo cuidadoso e respondi às questões e dúvidas exibidas pelo paciente e seus familiares. Creio que o consentimento foi por ele dado de modo livre e adequadamente esclarecido.

Ghislain Saunier

Anexo 5**Estudo de predição do movimento biológico em pacientes cerebelares**

Critérios de inclusão dos pacientes cerebelares:

- SUJEITOS ENTRE 30 E 60 ANOS
- LESÃO VERMIS CEREBELAR AFETANDO A ESTABILIDADE POSTURAL

Critérios de exclusão dos pacientes cerebelares:

- TREMOR DAS MÃOS.
- DISMETRIA DE MEMBROS SUPERIORES.
- INEXPERIENCIA NA UTILIZAÇÃO DE *MOUSE* DE COMPUTADOR

Anexo 6

Escala de equilíbrio de Berg

Este teste é constituído por uma escala de 14 tarefas comuns que envolvem o equilíbrio estático e dinâmico tais como alcançar, girar, transferir-se, permanecer em pé e levantar-se. A realização das tarefas é avaliada através de observação e a pontuação varia de 0 – 4 totalizando um máximo de 56 pontos. Estes pontos devem ser subtraídos caso o tempo ou a distância não sejam atingidos, o sujeito necessite de supervisão para a execução da tarefa, ou se o sujeito apóia-se num suporte externo ou recebe ajuda do examinador. De acordo com Shumway-Cook & Woollacott (2003), na amplitude de 56 a 54, cada ponto a menos é associado a um aumento de 3 a 4% abaixo no risco de quedas, de 54 a 46 a alteração de um ponto é associada a um aumento de 6 a 8% de chances, sendo que abaixo de 36 pontos o risco de quedas é quase de 100%.

DESCRIÇÃO DOS ITENS	Pontuação (0-4)
1. Sentado para em pé	
2. Em pé sem apoio	
3. Sentado sem apoio	
4. Em pé para sentado	
5. Transferências	
6. Em pé com os olhos fechados	
7. Em pé com os pés juntos	
8. Reclinar à frente com os braços estendidos	
9. Apanhar objeto do chão	
10. Virando-se para olhar para trás	
11. Girando 360 graus	
12. Colocar os pés alternadamente sobre um banco	
13. Em pé com um pé em frente ao outro	
14. Em pé apoiado em um dos pés	
	TOTAL

INSTRUÇÕES GERAIS

Demonstre cada tarefa e/ou instrua o sujeito da maneira em que está escrito abaixo. Quando reportar a pontuação, registre a categoria da resposta de menor pontuação relacionada a cada item.

Na maioria dos itens pede-se ao sujeito manter uma dada posição por um tempo determinado. Progressivamente mais pontos são subtraídos caso o tempo ou a distância não sejam atingidos, caso o sujeito necessite de supervisão para a execução da tarefa, ou se o sujeito apóia-se num suporte externo ou recebe ajuda do examinador.

É importante que se torne claro aos sujeitos que estes devem manter seus equilíbrios enquanto tentam executar a tarefa. A escolha de qual perna permanecerá como apoio e o alcance dos movimentos fica a cargo dos sujeitos. Julgamentos inadequados irão influenciar negativamente na performance e na pontuação.

Os equipamentos necessários são um cronômetro (ou relógio comum com ponteiro dos segundos) e uma régua ou outro medidor de distância com fundos de escala de 5, 12,5 e 25cm. As cadeiras utilizadas durante os testes devem ser de altura razoável. Um degrau ou um banco (da altura de um degrau) pode ser utilizado para o item #12.

1. SENTADO PARA EM PÉ

INSTRUÇÕES: Por favor, fique de pé. Tente não usar suas mãos como suporte.

- 4 capaz de permanecer em pé sem o auxílio das mãos e estabilizar de maneira independente
- 3 capaz de permanecer em pé independentemente usando as mãos
- 2 capaz de permanecer em pé usando as mão após várias tentativas
- 1 necessidade de ajuda mínima para ficar em pé ou estabilizar
- 0 necessidade de moderada ou máxima assistência para permanecer em pé

2. EM PÉ SEM APOIO

INSTRUÇÕES: Por favor, fique de pé por dois minutos sem se segurar em nada.

- 4 capaz de permanecer em pé com segurança por 2 minutos
- 3 capaz de permanecer em pé durante 2 minutos com supervisão
- 2 capaz de permanecer em pé durante 30 segundos sem suporte
- 1 necessidade de várias tentativas para permanecer 30 segundos sem suporte
- 0 incapaz de permanecer em pé por 30 segundos sem assistência

Se o sujeito é capaz de permanecer em pé por 2 minutos sem apoio, marque pontuação máxima na situação sentado sem suporte. Siga diretamente para o item #4.

3. SENTADO SEM SUPORTE PARA AS COSTAS MAS COM OS PÉS APOIADOS SOBRE O CHÃO OU SOBRE UM BANCO

INSTRUÇÕES: Por favor, sente-se com os braços cruzados durante 2 minutos.

- 4 capaz de sentar com segurança por 2 minutos
- 3 capaz de sentar com por 2 minutos sob supervisão
- 2 capaz de sentar durante 30 segundos
- 1 capaz de sentar durante 10 segundos
- 0 incapaz de sentar sem suporte durante 10 segundos

4. EM PÉ PARA SENTADO

INSTRUÇÕES: Por favor, sente-se.

- 4 senta com segurança com o mínimo uso das mão
- 3 controla descida utilizando as mãos
- 2 apóia a parte posterior das pernas na cadeira para controlar a descida
- 1 senta independentemente mas apresenta descida descontrolada
- 0 necessita de ajuda para sentar

5. TRANSFERÊNCIAS

INSTRUÇÕES: Pedir ao sujeito para passar de uma cadeira com descanso de braços para outra sem descanso de braços (ou uma cama)

- 4 capaz de passar com segurança com o mínimo uso das mãos
- 3 capaz de passar com segurança com uso das mãos evidente
- 2 capaz de passar com pistas verbais e/ou supervisão
- 1 necessidade de assistência de uma pessoa
- 0 necessidade de assistência de duas pessoas ou supervisão para segurança

6. EM PÉ SEM SUPORTE COM OLHOS FECHADOS

INSTRUÇÕES: Por favor, feche os olhos e permaneça parado por 10 segundos

- 4 capaz de permanecer em pé com segurança por 10 segundos
- 3 capaz de permanecer em pé com segurança por 10 segundos com supervisão
- 2 capaz de permanecer em pé durante 3 segundos
- 1 incapaz de manter os olhos fechados por 3 segundos mas permanecer em pé
- 0 necessidade de ajuda para evitar queda

7. EM PÉ SEM SUPORTE COM OS PÉS JUNTOS

INSTRUÇÕES: Por favor, mantenha os pés juntos e permaneça em pé sem se segurar

- 4 capaz de permanecer em pé com os pés juntos independentemente com segurança por 1 minuto
- 3 capaz de permanecer em pé com os pés juntos independentemente com segurança por 1 minuto, com supervisão
- 2 capaz de permanecer em pé com os pés juntos independentemente e se

manter por 30 segundos

- 1 necessidade de ajuda para manter a posição mas capaz de ficar em pé por 15 segundos com os pés juntos
- 0 necessidade de ajuda para manter a posição mas incapaz de se manter por 15 segundos

8. ALCANCE A FRENTE COM OS BRAÇOS EXTENDIDOS PERMANECENDO EM PÉ

INSTRUÇÕES: Mantenha os braços estendidos a 90 graus. Estenda os dedos e tente alcançar a maior distância possível. (o examinador coloca uma régua no final dos dedos quando os braços estão a 90 graus. Os dedos não devem tocar a régua enquanto executam a tarefa. A medida registrada é a distância que os dedos conseguem alcançar enquanto o sujeito está na máxima inclinação para frente possível. Se possível, pedir ao sujeito que execute a tarefa com os dois braços para evitar rotação do tronco.)

- 4 capaz de alcançar com confiabilidade acima de 25cm (10 polegadas)
- 3 capaz de alcançar acima de 12,5cm (5 polegadas)
- 2 capaz de alcançar acima de 5cm (2 polegadas)
- 1 capaz de alcançar mas com necessidade de supervisão
- 0 perda de equilíbrio durante as tentativas / necessidade de suporte externo

9. APANHAR UM OBJETO DO CHÃO A PARTIR DA POSIÇÃO EM PÉ

INSTRUÇÕES: Pegar um sapato/chinelo localizado a frente de seus pés

- 4 capaz de apanhar o chinelo facilmente e com segurança
- 3 capaz de apanhar o chinelo mas necessita supervisão
- 2 incapaz de apanhar o chinelo mas alcança 2-5cm (1-2 polegadas) do chinelo e manter o equilíbrio de maneira independente
- 1 incapaz de apanhar e necessita supervisão enquanto tenta
- 0 incapaz de tentar / necessita assistência para evitar perda de equilíbrio ou queda

10. EM PÉ, VIRAR E OLHAR PARA TRÁS SOBRE OS OMBROS DIREITO E ESQUERDO

INSTRUÇÕES: Virar e olhar para trás sobre o ombro esquerdo. Repetir para o direito. O examinador pode pegar um objeto para olhar e colocá-lo atrás do sujeito para encorajá-lo a realizar o giro.

- 4 olha para trás por ambos os lados com mudança de peso adequada
- 3 olha para trás por ambos por apenas um dos lados, o outro lado mostra menor mudança de peso
- 2 apenas vira para os dois lados mas mantém o equilíbrio
- 1 necessita de supervisão ao virar
- 0 necessita assistência para evitar perda de equilíbrio ou queda

11. VIRAR EM 360 GRAUS

INSTRUÇÕES: Virar completamente fazendo um círculo completo. Pausa. Fazer o mesmo na outra direção

- 4 capaz de virar 360 graus com segurança em 4 segundos ou menos
- 3 capaz de virar 360 graus com segurança para apenas um lado em 4 segundos ou menos
- 2 capaz de virar 360 graus com segurança mas lentamente
- 1 necessita de supervisão ou orientação verbal
- 0 necessita de assistência enquanto vira

12. COLOCAR PÉS ALTERNADOS SOBRE DEGRAU OU BANCO PERMANECENDO EM PÉ E SEM APOIO

INSTRUÇÕES: Colocar cada pé alternadamente sobre o degrau/banco. Continuar até cada pé ter tocado o degrau/banco quatro vezes.

- 4 capaz de ficar em pé independentemente e com segurança e completar 8 passos em 20 segundos
- 3 capaz de ficar em pé independentemente e completar 8 passos em mais de 20 segundos
- 2 capaz de completar 4 passos sem ajuda mas com supervisão
- 1 capaz de completar mais de 2 passos necessitando de mínima assistência
- 0 necessita de assistência para prevenir queda / incapaz de tentar

13. PERMANECER EM PÉ SEM APOIO COM OUTRO PÉ A FRENTE

INSTRUÇÕES: (DEMONSTRAR PARA O SUJEITO) Colocar um pé diretamente em frente do outro. Se você perceber que não pode colocar o pé diretamente na frente, tente dar um passo largo o suficiente para que o calcanhar de seu pé permaneça a frente do dedo de seu outro pé. (Para obter 3 pontos, o comprimento do passo poderá exceder o comprimento do outro pé e a largura da base de apoio pode se aproximar da posição normal de passo do sujeito).

- 4 capaz de posicionar o pé independentemente e manter por 30 segundos
- 3 capaz de posicionar o pé para frente do outro independentemente e manter por 30 segundos
- 2 capaz de dar um pequeno passo independentemente e manter por 30 segundos
- 1 necessidade de ajuda para dar o passo mas pode manter por 15 segundos
- 0 perda de equilíbrio enquanto dá o passo ou enquanto fica de pé

14. PERMANECER EM PÉ APOIADO EM UMA PERNA

INSTRUÇÕES: Permaneça apoiado em uma perna o quanto você puder sem se apoiar

- 4 capaz de levantar a perna independentemente e manter por mais de 10 segundos
- 3 capaz de levantar a perna independentemente e manter entre 5 e 10 segundos
- 2 capaz de levantar a perna independentemente e manter por 3 segundos ou mais
- 1 tenta levantar a perna e é incapaz de manter 3 segundos, mas permanece em pé independentemente
- 0 incapaz de tentar ou precisa de assistência para evitar queda

() PONTUAÇÃO TOTAL (máximo = 56)

Referências

- Wood-Dauphinee S, Berg K, Bravo G, Williams JI: The Balance Scale: Responding to clinically meaningful changes. *Canadian Journal of Rehabilitation* 10: 35-50,1997.
- Berg K, Wood-Dauphinee S, Williams JI: The Balance Scale: Reliability assessment for elderly residents and patients with an acute stroke. *Scand J Rehab Med* 7:27-36, 1995.
- Berg K, Maki B, Williams JI, Holliday P, Wood-Dauphinee S: A comparison of clinical and laboratory measures of postural balance in an elderly population. *Arch Phys Med Rehabil* 73: 1073-1083, 1992.
- Berg K, Wood-Dauphinee S, Williams JI, Maki, B: Measuring balance in the elderly: validation of an instrument. *Can. J. Pub. Health* July/August supplement 2:S7-11, 1992.
- Berg K, Wood-Dauphinee S, Williams JI, Gayton D: Measuring balance in the elderly: preliminary development of an instrument. *Physiotherapy Canada* 41:304-311, 1989.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)