

De betekenis van de flexibiliteit van het neuromotorische systeem voor de fysiotherapie

JURJEN BOSGA EN RUUD MEULENBROEK

Een goed ontwikkelde wetenschap is in staat om twee fundamentele vragen te beantwoorden. De eerste vraag is hoe de fenomenen die zij bestudeert in elkaar zitten en de tweede vraag is waarom deze fenomenen zich voordoen. Omdat in tegenstelling tot de levenloze natuur het menselijk handelen gekenmerkt wordt door doelgerichtheid (Feigenberg, 1998) zullen de humane wetenschappen zich nog over een derde vraag moeten buigen, namelijk wat is het doel van de verschijnselen die zij bestudeert. Voor het toepassen van wetenschappelijke kennis in bijvoorbeeld de fysiotherapie moet zelfs op een vierde vraag antwoord worden gegeven, namelijk hoe kunnen de antwoorden op de gestelde vragen vertaald worden naar toepassingen die de dienstverlening verbeteren (Winstein, Wing & Whitall, 2003). In dit artikel zullen we aan de hand van de zojuist gestelde vragen een brug slaan tussen neurowetenschap en fysiotherapie. Daarbij beperken we ons tot het in de praktijk onderbelichte fenomeen van de flexibiliteit van het neuromotorische systeem, dat wil zeggen de eigenschap van het systeem om onder wisselende omstandigheden op een slimme en snelle manier adaptieve of creatieve keuzes te maken om de bewegingstaak succesvol uit te voeren.

Eén van de belangrijkste vragen die de fysiotherapeutische discipline zich ons inziens moet stellen is op basis

Dr. J. Bosga, fysiotherapeut, Praktijk Bosga-Stork, De Beaufortweg 18, 3941 PB Doorn, bosga@xs4all.nl; prof. dr. R. G. J. Meulenbroek, cognitief psycholoog, directeur MSc Cognitive Neuroscience Programme, Donders Institute for Brain, Cognition and Behaviour, Centre for Cognition, Radboud Universiteit Nijmegen, Postbus 9104, 6500 HE Nijmegen.

van welke principes mensen de vele vrijheidsgraden in hun neuromotorische systeem controleren. Hoe is de mens in staat om in wisselwerking met een continue stroom van sensorische informatie een overvloed aan onderdelen van zijn bewegingsapparaat aan te sturen? Het bewegingsapparaat bestaat uit een imponerend aantal attributen en voor het bereiken van een eenmaal gesteld bewegingsdoel kan een oneindig aantal combinaties van deze onderdelen worden

ingezet. Denk aan het grote aantal gewrichten en spieren die ons een bijzondere flexibiliteit verschaffen, zowel met betrekking tot de kinematica als de dynamica van de bewegingen. Bovendien overtreft het aantal spieren dat kracht uitoefent op een gewricht het aantal vrijheidsgraden van het betreffende gewricht, terwijl elke spier op zich weer door verschillende typen zenuwcellen wordt aangestuurd, allemaal met een grote verscheidenheid aan eigenschappen. Ten slotte is het hiërarchisch georganiseerde centrale zenuwstelsel opgebouwd uit een ruggenmerg met motor- en interneuronen, de hersenstam met gebieden zoals de reticulare formatie en vestibulaire kernen, en de subcorticale structuren, zoals de basale ganglia die de *top-down* informatiestroom van de cortex naar de wervelkolom sluizen. Het hoogste niveau wordt gevormd door de cerebrale cortex, die een uitzonderlijk groot sensomotorisch repertoire ondersteunt. Een dergelijke overvloed of redundantie aan mogelijke oplossingen om een bepaald doel te bereiken, op alle hiërarchische niveaus van het neuromotorische systeem, verhoogt niet alleen de betrouwbaarheid en flexibiliteit van ons bewegingsapparaat, maar zorgt ook voor het indrukwekkende aanpassingsvermogen waarover mensen bij de uitvoering van hun dagelijkse activiteiten beschikken.

Ter verduidelijking hiervan gaan we in op de bijdrage van de fysiotherapie aan het herstel na een totale heupvervangingsoperatie als de chirurgische behandelingsoptie voor geavanceerde osteoartritis van het heupgewricht, een ingreep die jaarlijks 16.000 mensen in Nederland ondergaan. De preoperatieve symptomen bestaan uit pijn, stijfheid, verlies aan bewegelijkheid en verminderde belastbaarheid van het heupgewricht. Afgezien van het ongemak als gevolg van de chirurgische ingreep, zijn postoperatief alle preoperatieve symptomen verdwenen en mag de geopereerde heup gewoonlijk binnen 24 uur na de operatie volledig worden belast. Toch zijn patiënten terughoudend om meteen na de operatie te staan en te lopen zonder een ondersteunend hulpmiddel.

Een klassieke fysiotherapeutische benadering die gebaseerd is op medisch-fysiologische richtlijnen, zal gericht zijn op een verbetering van de bewegelijkheid van de heup, op spierversterkende oefeningen of krachttraining om de kracht in beide benen te vergroten, op vergroten van de loopafstand, op faciliteren van de balans in staande positie en tijdens transfers, en op bewaking van voorzorgsmaatregelen om ontwrichting van de heup te voorkomen. Uit longitudinale studies blijkt echter dat krachttraining wel de krachtproductie vergroot, maar ook een toename in de variabiliteit van deze krachtproductie veroorzaakt (Bellew, 2002; Tracy, 2001). In behandelingsprotocollen die coördinatie van krachten benadrukken en een toename in vaardigheid nastreven, wordt de samenhang (stabiliteit) van de bewegingsuitkomst als gevolg van deze krachtproducties daarentegen vergroot (Christou, Yang & Rosengren, 2003; Ranganathan, Siemionow, Sahgal, Liu & Yue, 2001; Yan, 1999).

Naast aanwijzingen vanuit medisch-fysiologische richtlijnen kan de fysiotherapeutische bijdrage aan het herstel na een totale heupvervangingsoperatie ook met neurocognitieve argumenten worden onderbouwd. Vanuit een neurocognitieve visie is het begrijpelijk dat patiënten terughoudend zijn om direct na de operatie, zonder een ondersteunend hulpmiddel, te gaan staan en vervolgens te gaan lopen. Omdat een deel van de vrijheidsgraden van het heupgewricht als gevolg van de osteoartritis was 'bevoren' en door de heupvervangingsoperatie plotseling is vrijgemaakt, moeten de vrijgekomen vrijheidsgraden eerst opgenomen worden in grotere stabiele coördinatiestructuren om zonder hulpmiddelen te kunnen staan en te lopen.

Nicolai Bernstein (Bernstein, 1967) was een van de eersten die begreep dat het proces van het (weer) aanleren van een motorische taak een (her)organisatie van de vrijheidsgraden van het bewegingssysteem vereist. Uit zijn observaties bleek dat het (weer) aanleren van een motorische taak in een aantal fasen verloopt. Bernstein (1967) stelde dat allereerst een deel van de vrijheidsgraden wordt geëlimineerd waardoor de uitvoering aanvankelijk onhandig, stijfjes en niet vloeiend verloopt maar waarbij het doel wel wordt bereikt. Vervolgens worden deze vrijheidsgraden geleidelijk in het neuromotorische systeem geherintroduceerd en in grotere coördinatiestructuren opgenomen. In de laatste fase wordt de taak meer economisch uitgevoerd, in die zin dat biofysische krachten (zoals reactieve, wrijvings- en inertiaële krachten) worden geëxploiteerd (benut) waardoor een efficiënte, flexibele en betrouwbare taakuitvoering kan ontstaan.

Sindsdien zijn er verschillende benaderingen uit de literatuur bekend die aangeven op basis van welke prin-

cipes de vrijheidsgraden in het bewegingssysteem georganiseerd kunnen worden. Daarvan geven wij hieronder een taxonomisch overzicht.

Eliminatie

Een mogelijke benadering is gebaseerd op het principe dat het centrale zenuwstelsel het aantal vrijheidsgraden vermindert tot het noodzakelijke minimum voor het uitvoeren van de taak. Verondersteld wordt dat bewegingen door het neuromotorische systeem eenvoudiger gecontroleerd kunnen worden door het aantal bewegende attributen te reduceren. Bijvoorbeeld, door cocontractie van agonistische en antagonistische spiergroepen (stijfheid) rondom een selectief aantal gewrichten te fixeren ('bevroeren') kunnen de andere gewrichten in het bewegingscomplex door het zenuwstelsel gemakkelijker tot een dynamisch en controlebaar systeem worden georganiseerd (Newell, 1991; Vereijken et al, 1992a).

Coördinatie

Een ander benaderingsprincipe is gebaseerd op coördinatie. In biologische systemen wordt coördinatie gedefinieerd als de spatio-temporele ordening van elementen. Hieronder wordt verstaan dat onderdelen van het bewegingssysteem in ruimte en tijd worden georganiseerd. In het domein van de motorische controle kan coördinatie macroscopisch worden beschreven, in termen van de ordening van het lichaam of van lichaamsdelen ten opzichte van de omgeving en gebeurtenissen of in termen van lichaamsconfiguraties in relatie tot een taak. Coördinatie kan ook microscopisch worden beschreven, zoals de correlatiesterkte tussen neuronen en hoe deze correlaties zich verhouden tot de stimulus die een bepaalde beweging aanstuurt.

In de visie van Bernstein (1996) is het hiërarchische niveau van de spier-gewrichtkoppelingen verantwoordelijk voor de vorming van de synergieën van de grote spiergroepen en van verschillende bewegingspatronen. De zogenaamde ‘vrijheidsgraden’ van een aantal gewrichten zijn bijvoorbeeld anatomisch gekoppeld door biarticulaire spieren, dat wil zeggen dat de krachten die biarticulaire spieren genereren gewrichtrotaties en een specifiek bewegingspatroon kunnen veroorzaken in de gewrichten die ze overspannen (Van Ingen Schenau, 1989). De term synergie herbergt daarmee de notie van een verzameling van relatief onafhankelijke vrijheidsgraden die zich als een functionele eenheid gedragen (Turvey, 2007). Binnen deze context is de tijdelijke koppeling van spieren en gewrichten in motorische synergieën naar voren gebracht als een strategie waarmee het centrale zenuwstelsel redundantie kan oplossen (Cole & Abbs, 1986; Santello, Vlaanderen & Soechting, 1998; D’Avella, Saltiel & Bizzi, 2003; Ivanenko, Grasso, Zago, Molinari, Scivoletto, Castellano, Macellari & Lacquaniti, 2003).

Exploitatie

Het ontstaan van de dynamische systeemtheorie, een ontwikkeling uit de jaren '80, was voor het domein van de motorische controle bijzonder belangrijk. In principe werd hiermee Bernsteins (1967) invloedrijke mening ondersteund dat adaptief motorisch gedrag de biofysische eigenschappen van het bewegingsapparaat, zoals de elasticiteit van passieve structuren of reactieve, wrijvings- en inertiekrachten, benut (exploiteert), in plaats van er weerstand tegen te bieden (zie Kugler & Turvey, 1987). Esther Thelen (1998) ontdekte dat zuigelingen in staat waren passieve krachten zoals

inertie (bijvoorbeeld ten gevolge van de zwaartekracht) efficiënter te benutten naarmate het vaardigheidsniveau van hun reik- en grijpbewegingen toenam en daardoor minder afhankelijk werd van actief gegenereerde krachten.

Optimalisatie

De vloeiende bewegingen die met de hand gemaakt kunnen worden zijn opmerkelijk. Studies tonen aan dat dit bewegingsgedrag gevangen kan worden met een eenvoudig optimalisatiecriterium (Todorov, 2004; Seif-Naraghi & Winters, 1990), zoals het minimaliseren van de veranderingen van bewegingsversnelling, of het minimaliseren van de veranderingen van de rotatiekrachten rondom gewrichten. Voorondersteld wordt dat redundantie van het bewegingssysteem door deze optimalisatiestrategieën quasi-automatisch wordt opgelost.

Experimenten hebben aangetoond dat handbewegingen altijd op een zodanige wijze worden gepland, dat de uitvoering van deze planning bestand is tegen de variabiliteit die inherent is aan ons neuromotorische systeem (Harris, 1998; Harris & Wolpert, 1998). De aard van de strategieën waarmee deze bewegingen op verschillende niveaus van het neuromotorische systeem worden voorbereid doet daarbij niet ter zake.

Allocatie

Gratie, snelheid en nauwkeurigheid kunnen de uitvoering van een motorische taak in hoge mate bepalen. De taakuitvoering hoeft daarbij niet perse optimaal of efficiënt te zijn (zie ook Bosga, Meulenbroek & Rosenbaum, 2005). Dagelijks maken wij allerlei afwegingen. Vaak kiezen wij voor een baan die we leuk vinden in plaats van een die beter wordt betaald, of wonen wij om praktische redenen op een

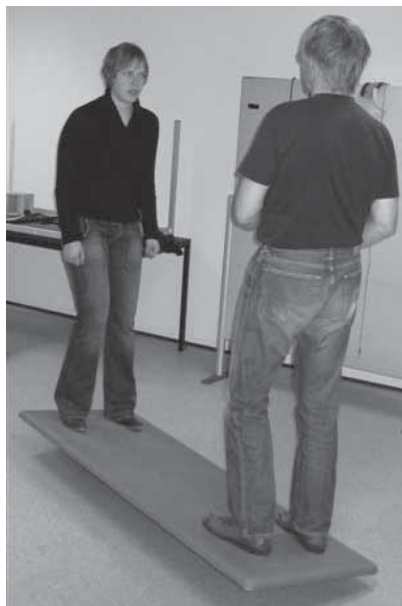
bepaalde plaats terwijl we tegelijkertijd fantaseren hoe het zou zijn om op een tropisch eiland te wonen. Zo maken wij ook afwegingen voor onze taakuitvoering. Wij ruilen snelheid in voor nauwkeurigheid (Fitts, 1954), of we ruilen biomechanische efficiëntie in om aan vereiste ritmes te kunnen voldoen (Yu, Russell & Sternad, 2003). Weging van deze verschillende prestatiecriteria wordt gebruikt in een recente motorische controletheorie die voor de planning van bewegingen een belangrijke rol toekent aan de interne centrale representatie van lichaamshoudingen (Rosenbaum, Meulenbroek, Vaughan & Jansen, 2001). Volgens deze theorie benaderen mensen een motorische taak door, hetzij expliciet of impliciet, een prioriteitenlijst van taakeisen te formuleren waaraan de uitvoering van de beweging moet voldoen. Alle mogelijke bewegingsuitvoeringen die niet aan de belangrijkste taakeis voldoen, worden zodoende geëlimineerd. Vervolgens worden bewegingsuitvoeringen die niet voldoen aan de tweede meest belangrijke taakeis geëlimineerd, enzovoort (Iversky, 1972). De uiteindelijke uitvoering van de beweging voldoet het meest, maar niet volledig, aan de prioriteitenlijst van taakeisen (Simon, 1989).

Delegatie

In een aantal studies is aangetoond dat bewegingen hiërarchisch zijn gestructureerd. Een kinematische analyse van armbewegingen bij tekenen schrijftaken laat bijvoorbeeld zien dat de schouder- en elleboogrotaties een stabiel bewegingskoppel vormen en verantwoordelijk zijn voor de grootste verplaatsingen van de hand, terwijl correcties die nodig zijn om aan de taakeisen te voldoen, door een relatief losgekoppeld elleboog/polsgewrichtspaar worden gegenereerd (Lac-

quaniti, Ferrigno, Pedotti, Soechting & Terzuolo, 1987, zie ook Soechting, Lacquaniti & Terzuolo, 1986).

Onlangs hebben Bosga, Meulenbroek en Cuijpers (aangeboden) gedemonstreerd dat motorische controleprincipes die voor individuen gelden, ook opgaan voor tweetallen die een taak samen uitvoeren. In een taak waarbij deelnemers op een schommelbord stonden (zie de figuur) en het bord volgens voorgeschreven uitslag/frequentieparametercombinaties herhaald zijwaarts heen en weer bewogen, bleek dat de onderling stabiel gecoördineerde knierotaties de belangrijkste bijdrage leverden aan de bewegingen van het schommelbord. Wanneer dezelfde taak door twee deelnemers gezamenlijk werd uitgevoerd, bleek ook dat de knierotaties tussen de deelnemers onderling het meest stabiel waren gekoppeld en de belangrijkste bijdrage leverden aan de gezamenlijke schommelbewegingen. Een opvallend resultaat uit dit experiment was dat er, tussen de deelnemende paren, steeds sprake was van een 'leider-volger'-taakverdeling. Deze observaties onderbouwen het generieke karakter van de *Leading Joint Hypothesis* (Dounskaia, 2005) waarbij één (leidende) gewrichtsrotatie een dynamische fundering creëert voor de taakuitvoering terwijl de aangrenzende gewrichtsrotaties de nodige correcties uitvoeren om de taak te volbrengen. Een alternatieve theoretische basis voor het ordenen van de vrijheidsgraden is de notie van stabiliteit (Schöner 1995), dat wil zeggen het vermogen van een systeem om terug te keren naar een bepaalde toestand nadat een verstoring het systeem uit die toestand heeft weggedreven. Uit controletheoretisch oogpunt is stabiliteit een vereiste om betrouwbaar een motorisch doel te bereiken en motorische plannen zijn dan ook



Figuur Twee deelnemers staan op een schommelbord dat herhaald zijwaarts heen en weer werd bewogen.

gemaakt in termen van stabiele vrijheidsgraden. Volgens de *Uncontrolled Manifold Hypothesis* (UCM-hypothese, zie Latash, Scholz & Schönner, 2002), maakt het centrale zenuwstelsel onderscheid tussen primaire relatief stabiele variabelen om er een beweging mee te controleren en secundaire relatief instabiele variabelen.

Tot slot geven wij in het kort aan welke benaderingsprincipes uit de literatuur het fysiotherapeutische handelen na een heupvervangingsoperatie kunnen onderbouwen. Naast het nemen van voorzorgsmaatregelen om ontwrichting van de heup te voorkomen, concentreren we ons op interventies gericht op de eliminatie, coördinatie, exploitatie, allocatie en delegatie van vrijheidsgraden van het neuromotorische systeem.

Als gevolg van een geavanceerde osteoartritis is een deel van de vrijheidsgraden van het heupgewricht 'bevoren'. Dit deel wordt door de heupvervangingsoperatie vrijgemaakt. Door de cocontractie van

agonistische en antagonistische spiergroepen rondom het heupgewricht aanvankelijk toe te laten, kan een deel van de vrijheidsgraden van het heupgewricht worden geëlimineerd (*eliminatie*) waardoor de heup in ieder geval gecontroleerd kan worden bewogen. Vervolgens kan, met behulp van een harnas of een trapezevest, veilig gebruik gemaakt worden van een schommelbord om zijwaartse bewegingen gecontroleerd uit te voeren (*eliminatie, coördinatie*). Wanneer de fysiotherapeut de rol van de 'leider' aanneemt in de gezamenlijk uitgevoerde schommelbewegingen (*delegatie*), kunnen de vrijheidsgraden geleidelijk en gecontroleerd in het motorische systeem worden geïntroduceerd om in grotere coördinatiestructuren opgenomen te worden (*coördinatie*). De 'leider' kan de gratie, snelheid of nauwkeurigheid van de uitvoering benadrukken (*allocatie*). De schommelbewegingen zorgen er ook voor dat er vertrouwdheid opgedaan kan worden om de geopereerde heup te belasten met of zonder dwang van de 'leider'. Nadat enige vertrouwdheid is opgedaan met de schommelbewegingen kan de oefenvorm solo worden uitgevoerd en kunnen de uitslag/frequentieparametercombinaties worden gevarieerd om de motorische prestaties te bevorderen. Naast het faciliteren van de balans in staande positie en de transfers naar verschillende houdingen zal de loopafstand vergroot moeten worden, waarbij de heup in de zwaai- of standfase alternerend een andere taak is toebedeeld (*delegatie*). Langzaam lopen faciliteert een bewust gecontroleerd bewegingspatroon (*allocatie*). Wanneer er echter hogere loopsnelheden geëist worden, zal de patiënt gedwongen worden om te leren profiteren van de biofysische eigenschappen van zijn motorische systeem (*exploitatie*), waardoor een

efficiënt, flexibel betrouwbaar en krachtig looppatroon kan ontstaan.

Samengevat hebben wij in deze bijdrage laten zien dat het beheersen van redundantie niet slechts beperkt wordt door de anatomie van ons uitvoerend systeem, maar dat mensen

ook heel slim de biofysische eigenschappen van hun bewegingsapparaat kunnen gebruiken en daarbij bewust biomechanische efficiëntie ruilen voor doelgerichtheid. Vervolgens hebben wij aangestipt dat modellen voor individuele bewegingscontrole

ook toepasbaar zijn op gezamenlijke acties. De hier besproken bevindingen kunnen belangrijke implicaties hebben voor de fysiotherapie. Daarom hebben we ze uitgewerkt voor de fysiotherapeutische nabehandeling bij totale heupvervanging.

Literatuur

- Bellew, J.W. (2002). The effect of strength training on control of force in older men and women. *Aging (Milano)*, 14, 35-41.
- Bernstein, N. (1967). *The coordination and regulation of movements*. Oxford: Pergamon Press.
- Bernstein, N. A. (1996). On dexterity and its development. In M. Latash & M. T. Turvey (Eds.), *Dexterity and its development* (pp. 3–244). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Bosga, J., Meulenbroek, R.G.J. & Rosenbaum, D.A. (2005). Deliberate control of continuous motor performance. *Journal of Motor Behavior*, 37, 6, 437-446.
- Bosga, J., Meulenbroek, R.G.J. & Cuijpers, R. (aangeboden). Intra- and Interpersonal Movement Coordination in Jointly Moving a Rocking Board. *Motor Control*.
- Christou, E.A., Yang, Y. & Rosengren, K.S. (2003). Taiji training improves knee extensor strength and force control in older adults. *The Journal of Gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 58, 763-766.
- Cole, K.J. & Abbs, J.H. (1986). Coordination of three-joint digit movements for rapid finger-thumb grasp. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1407-1423.
- D'Avella, A., Saltiel, P. & Bizzi, E. (2003). Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nature Neuroscience*, 6, 300-308.
- Dounskaia, N. (2005). The internal model and the leading joint hypothesis: implications for control of multi-joint movements. *Experimental Brain Research*, 166, 1-16.
- Feigenberg, J.M. (1998). The Model of the Future in Motor Control. In M. L. Latash (Ed.), *Progress in motor control* (pp. 89-103). Human Kinetics.
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47, 381-391.
- Harris, C.M. (1998). On the optimal control of behaviour: a stochastic perspective. *Journal of Neuroscience Methods*, 83, 73-88.
- Harris, C.M. & Wolpert, D.M. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394, 780-784.
- Ivanenko, Y.P., Grasso, R., Zago, M., Molinari, M., Scivoletto, G., Castellano, V., Macellari, V. & Lacquaniti, F. (2003). Temporal components of the motor patterns expressed by the human spinal cord reflect foot kinematics. *Journal of Neurophysiology*, 90, 3555-3565.
- Kugler, P.N. & Turvey, M.T. (1987) *Information, natural law, and the self-assembly of rhythmic movement*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Lacquaniti, F., Ferrigno, G., Pedotti, A., Soechting, J. F. & Terzuolo, C. (1987). Changes in spatial scale in drawing and handwriting: Kinematic contributions by proximal and distal joints. *Journal of Neuroscience*, 7, 819-828.
- Latash, M. L., Scholz, J. & Schöner, G. (2002). Motor control strategies revealed in the structure of motor variability. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 30, 26–31.
- Newell, K.M. (1991). Motor skill acquisition. *Annual Reviews in Psychology*, 42, 213-237.
- Ranganathan, V.K., Siemionow, V., Sahgal, V., Liu, J.Z. & Yue, G.H. (2001). Skilled finger movement exercise improves hand function. *The Journal of Gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 56, M518-522.
- Rosenbaum, D. A., Meulenbroek, R.G.J., Jansen, C. & Vaughan, J. (2001). Posture-based motion planning: Applications to grasping. *Psychological Review* 108, 709-734.
- Santello, M., Flanders, M. & Soechting, J.F. (1998). Postural hand synergies for tool use. *Journal of Neuroscience*, 18, 10105-10115.
- Schöner, G. (1995). Recent developments and problems in human movement science and their conceptual implications. *Ecological Psychology*, 8, 291–314.
- Seif-Naraghi, N.E. & Winters, J.M. (1990). Optimized strategies for scaling goal-directed dynamic limb movements. In: Winters, J.M. & Woo, S.L.-Y. (Eds.) *Multiple muscle systems: Biomechanics and movement organization* (pp. 312-334). New York: Springer-Verlag.
- Simon, H. (1989). *Models of thought*. New Haven: Yale University Press.
- Soechting, J.F., Lacquaniti, F. & Terzuolo, C.A. (1986). Coordination of arm movements in three-dimensional space. Sensorimotor mapping during drawing movement. *Neuroscience*, 17, 295-311.
- Thelen, E. (1998). Bernstein's legacy for motor development: How infants learn to reach. In M.L. Latash (Ed.), *Progress in motor control* (pp. 267-288). Human Kinetics.
- Todorov, E. (2004). Optimality principles in sensorimotor control. *Nature Neuroscience*, 7, 907–915.
- Tracy, B.L., Kern, D.S., Mehoudar, P.D., Sehnert, S.M. Byrnes, W.C. & Enoka, R.M. (Contractions in the knee extensors of older adults. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 33, S254.
- Turvey, M.T. (2007). Action and perception at the level of synergies. *Human Movement Science*, 26, 657-697.
- Tversky, A. (1972). Elimination by aspects: A theory of choice. *Psychological Review*, 79, 281-299.
- Van Ingen Schenau, G.J. (1989). From rotation to translation: Constraints on multi-joint movements and the unique action of bi-articulaire muscles. *Human Movement Science*, 8, 865-882.
- Vereijken, B., Van Emmerik, R.E.A., Whiting, H.T.A. & Newell, K.M., (1992a). Free(z)ing degrees of freedom in skill acquisition. *Journal of Motor Behavior*, 24, 133-142.
- Winstein, C.J., Wing, A.M. & Whittall, J. (2003). Motor control and learning principles for rehabilitation of upper limb movements after brain injury. In: Grafman, J. & Robertson, I, (Eds.). *Plasticity and Rehabilitation*, 9, 77-137. Amsterdam: Elsevier Science.
- Yan, J.H. (1999). Tai chi practice reduces movement force variability for seniors. *The Journal of Gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 54, M629-634.
- Yu, H., Russell, D. M. & Sternad, D. (2003). Task-effector asymmetries in a rhythmic continuation task. *Journal of Experimental Psychology*, 29, 616–630.