HAL
open science

Vieillissement, contrôle exécutif et exercice physique : Étude des corrélats neurophysiologiques par la spectroscopie proche de l'infrarouge

Nounagnon Frutueux Agbangla

To cite this version:

Nounagnon Frutueux Agbangla. Vieillissement, contrôle exécutif et exercice physique : Étude des corrélats neurophysiologiques par la spectroscopie proche de l'infrarouge. Psychologie. Université de Poitiers, 2017. Français. NNT : 2017POIT5035 . tel-03736213

HAL Id: tel-03736213

https://theses.hal.science/tel-03736213

Submitted on 22 Jul 2022

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

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

THÈSE

Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

U.F.R. : Faculté des Sciences du Sport

École Doctorale : Cognition, Comportements, Langage(s)

Section CNU : 74
Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Présentée par :

Nounagnon Frutueux AGBANGLA

****

Vieillissement, contrôle exécutif et exercice physique : Étude des corrélats neurophysiologiques par la spectroscopie proche de l'infrarouge

****

Directeurs de Thèse : Cédric ALBINET & Michel AUDIFFREN

JURY

Stéphane PERREY	Pr, Université de Montpellier - Rapporteur
Béatrice DESGRANGES	DR - INSERM, Université de Caen - Rapporteure
Thibault DESCHAMPS	MCF/HDR, Université de Nantes - Examinateur
Alexandra PERROT	MCF, Université Paris-Sud - Examinatrice
Cédric ALBINET	MCF/HDR, Université de Toulouse - INU Champollion - Directeur
Michel AUDIFFREN	Pr, Université de Poitiers - Directeur

Soutenue le : 07 septembre 2017

"Des savoirs & des talents" | Université de Poitiers 1431

La recherche est le démiurge qui remodèle sans cesse la face du monde.

Cheikh Anta Diop (1923-1986)

A la mémoire de Yai Dieng Golda Livluz

Remerciements

Personne n'aurait cru, même pas moi, en cette idée de s'aventurer dans le domaine de la recherche. Et pourtant, même si je viens d'un monde où rien ne me prédestinait à ce travail d'esprit, cette idée que d'aucun qualifierait d'utopique a fini par éclore. Alors, au moment où ce travail de thèse, financé par l'ex-région Poitou-Charentes devenu Nouvelle Aquitaine, prend les formes de la finitude, il me parait impérieux de témoigner de ma gratitude à toutes ces personnes sans qui l'utopie prendrait tout son sens.

Je tiens donc à dire un grand merci à mes directeurs de thèse Cédric Albinet et Michel Audiffren, je vous témoigne ici ma plus grande reconnaissance car par vos qualités humaines et surtout scientifiques, vous avez su forger en moi, cet esprit qui devrait animer tout aventurier du monde de la recherche.
Mes remerciements vont aussi aux différents membres du Jury avec une mention spéciale aux rapporteurs qui ont accepté de donner de leur temps pour évaluer ce travail.

Mes gratitudes vont également à la direction du Centre de Recherches sur la Cognition et l'Apprentissage (CeRCA) et de la Maison des Sciences de l'Homme et de la Société de Poitiers pour avoir mis à ma disposition les moyens nécessaires pour la réalisation de mes travaux ainsi que la diffusion de mes différents résultats.

J'ai une pensée spéciale à l'endroit de mon équipe d'accueil, composée de Michel, Yannick, Lucette, Nathalie, Christel, Abdelraiss, Geoffroy et Cécile, qui à travers les séminaires d'équipe m'ont apporté d'énormes connaissances scientifiques qui je crois me seront utiles durant toute ma carrière. Je tiens également à dire un merci spécial à Lucette qui a été la première à croire en moi et qui m'a donné l'envie de tenter l'aventure.

Mes remerciements vont également à Jean, David, Yves, Cédric et Jean-Claude pour m'avoir assisté dans la mise en place des différentes tâches utilisées au cours de cette thèse mais également dans le traitement de mes données. Vos efforts n'ont pas été inutiles car vous avez été l'une des pierres indispensables à la réalisation de ce travail. Mes gratitudes vont également à l'endroit de Marie-Françoise pour ses relectures qui sans doute ont été d'une importance capitale.

A mes amis Appolinaire, Harol, Brassens, Martino, Abdel, Bachard, Line, Edi, Judith, Hermance et Frédérique qui m'ont permis de ne pas végéter dans la solitude en dehors de mes heures passées au laboratoire. Je vous dis du fond du cœur Merci. A mes collègues du Bureau 0.34 Yvanna, Sophie-Anne et Virginie, car votre rencontre a été un plus pour moi et surtout merci pour les différents échanges. A vous et aux autres doctorants je vous souhaite une fin de thèse qui soit à la hauteur de vos espérances.

A mes parents ainsi qu'à mes frères et sœurs qui m'ont soutenu de manière infaillible durant tout le temps qu'a duré cette aventure, je vous dis également merci. J'ose croire que vous serez fier de votre fils, de votre frère car un autre pas est franchi même si la route reste encore longue.

Au fond, l'effort de tous ceux que j'ai cités en amont aurait été vain si des jeunes adultes ainsi que des seniors sans comprendre les enjeux de nos travaux ne s'étaient pas prêtés au jeu de la recherche scientifique. Je tiens donc ici à les remercier pour m'avoir permis de commencer par aplanir le tortueux chemin de la compréhension des mécanismes explicatifs des effets prophylactiques de l'exercice physique sur le vieillissement cognitif.

Sommaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE **13**

CADRE THÉORIQUE **16**

Chapitre 1 : Vieillissement exécutif et modèles neurophysiologiques **17**

Partie 1 - Vieillissement et fonctions exécutives **18**
I. Le vieillissement **18**
II. Les principales fonctions exécutives et leur vieillissement normal **19**
II.1. La fonction d'inhibition **21**
II.1.a. Définition 21
II.1.b. Mesure 22
II.1.c. Effets du vieillissement 23
II.1.d. Substrats neuronaux 24
II.2. La fonction de mise à jour de la mémoire de travail **26**
II.2.a. Définition 26
II.2.b. Mesure 27
II.2.c. Effets du vieillissement 27
II.2.d. Substrats neuronaux 29
II.3. La gestion de la double-tâche **31**
II.3.a. Définition 31
II.3.b. Mesure 32
II.3.c. Effets du vieillissement 33
II.3.d. Substrats neuronaux 35

Partie 2 - Les modèles neurophysiologiques du vieillissement cognitif **40**
I. Réorganisation intra-hémisphérique ou modèle PASA **40**
II. Dédifférenciation inter-hémisphérique ou modèle HAROLD **41**
III. Utilisation compensatoire de circuits neuronaux ou modèle CRUNCH **43**
IV. L'hypothèse de l'efficience neurale **44**
V. La théorie de l'échafaudage du vieillissement cognitif ou modèle STAC **45**

Chapitre 2 : Exercice physique & vieillissement cognitif **48**

Partie 1 - Exercice physique et fonctions exécutives **49**
I. L'exercice physique et ses composantes **49**
II. Condition physique cardiorespiratoire **50**
II.1. La notion de condition physique cardiorespiratoire **50**
II.2. Mesures de la condition physique cardiorespiratoire **50**
II.2.a. Test de laboratoire 50
II.2.b. Tests de terrain 51
II.2.c. Questionnaires 51
II.3. Effets du vieillissement et de l'exercice physique sur la condition physique cardiorespiratoire **53**
III. Condition physique sensorimotrice **54**
III.1. La notion de condition physique sensorimotrice **54**
III.2. Mesures de la condition physique sensorimotrice **54**
III.2.a. Le test de souplesse des membres inférieurs et supérieurs 54
III.2.b. Le test d'agilité 54
III.2.c. Le test de marche sur la poutre et le test d'équilibre sur une jambe 55
III.2.d. Le test de Perdue Pegboard 55

III.3. Effets du vieillissement et de l'exercice physique sur la condition physique sensorimotrice **56**
IV. Effets prophylactiques de l'exercice physique sur les fonctions exécutives **56**
IV.1. Exercice physique et inhibition **58**
IV.2. Exercice physique et mise à jour de la mémoire de travail **60**
IV.3. Exercice physique et double-tâche **61**

Partie 2 - L'hypothèse cardiorespiratoire et mécanismes sous-jacents **63**
I. L'hypothèse cardiorespiratoire **63**
II. Les mécanismes impliqués dans l'hypothèse cardiorespiratoire **64**

Chapitre 3 : Spectroscopie proche de l'infrarouge **70**

Partie 1 - Bases et principes **71**
I. Définition, intérêts et limites **71**
I.1. La spectroscopie proche de l'infrarouge **71**
I.1.a. Définition 71
I.1.b. Type de SPIR 71
I.1.c. Principe 72
I.2. Intérêts et limites **73**
I.2.a. Intérêts 73
I.2.b. Limites 74
II. La réponse hémodynamique **74**
II.1. Le pattern d'activation **74**
II.2. Base physiologique de la réponse hémodynamique **76**
III. Les principaux facteurs influençant la réponse hémodynamique **78**
III.1. L'âge **79**
III.2. Le style de vie **79**
III.3. La charge mentale **81**

Partie 2 - Traitements du signal hémodynamique **83**
I. La méthode de l'aire sous la courbe **84**
II. La méthode de l'amplitude **85**
III. La méthode de la pente **85**
IV. La méthode de la fenêtre autour du pic **85**

Chapitre 4 : Problématique et objectifs **88**

CONTRIBUTIONS EXPÉRIMENTALES **92**

Chapitre 5 : Travaux expérimentaux **93**

Partie 1 - Activité hémodynamique cérébrale : effet de la tâche, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire **94**
I. Etude 1A **94**
I.1. Introduction **94**
I.2. Méthode **96**
I.3. Résultats **105**
I.4. Discussion **114**
I.5. Conclusion **117**
II. Etude 1B **119**
II.1. Introduction **119**
II.2. Méthode **120**
II.3. Résultats **128**

II.4. Discussion **137**
II.5. Conclusion **142**

Partie 2 - Activité hémodynamique cérébrale et coût attentionnel : effet de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire **144**
I. Etude 2 ..... **144**
I.1. Introduction **144**
I.2. Méthode **145**
I.3. Résultats **156**
I.4. Discussion **170**
I.5. Conclusion **175**

Chapitre 6 : Synthèse **177**

Partie 1 - Discussion générale des travaux expérimentaux **178**
Partie 2 - Apports et limites **185**
Partie 3 - Perspectives **188**

CONCLUSION GÉNÉRALE **191**

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES **193**

ANNEXES **215**

Article **223**

Index des Figures

Figure 1: Représentation du modèle théorique unitaire/diversifié des fonctions exécutives……..……... 20
Figure 2 : Aires cérébrales impliquées dans les processus d'inhibition chez les jeunes adultes et les seniors…….……..…..……. 26
Figure 3 : Aires cérébrales impliquées dans la mise à jour de la mémoire de travail chez les jeunes adultes et les seniors…….…..…….. 30
Figure 4 : Aires cérebrales impliquées dans la procédure de la double-tâche avec une tâche motrice fine chez les jeunes adultes et les seniors……..……. 38
Figure 5 : Les tailles d'effets de l'exercice physique sur différentes fonctions cognitives…….……..…….. 57
Figure 6 : Principaux mécanismes susceptibles de sous-tendre l'hypothèse cardiorespiratoire……...……..…….…… 68
Figure 7 : Les différents types de SPIR……..……. 72
Figure 8 : Réponse hémodynamique classique…….…….……. 75
Figure 9 : Modèle explicatif du CNV dans le cerveau……...…….…… 77
Figure 10 : Modèle explicatif du CNV intégrant le neurone……..……. 78
Figure 11: Différentes méthodes d'estimation de l'activation hémodynamique.… 86
Figure 12 : Schéma du déroulement de la n-back……...……..…….. 97
Figure 13: La tâche de Génération Aléatoire de Chiffres (GAC)……...…… 98
Figure 14 : Schéma du déroulement expérimental……...……..……. 100
Figure 15: Placement des optodes sur le front d'un jeune adulte……..…….. 101
Figure 16 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes lors de la GAC…….…… 103
Figure 17 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes lors de la n-back…….……. 104
Figure 18: Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la complexité et de la tâche……..… 106
Figure 19 : Evolution du TR (A) et du score A′ de précision (B) en fonction de la complexité durant la tâche n-back…….….. 107
Figure 20 : Evolution de l'adjacence (A) et du taux de réussite (B) en fonction de la complexité durant la tâche GAC…….…… 107
Figure 21 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la complexité sur les différents canaux durant la n-back……..…..…. 109
Figure 22 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la complexité sur les différents canaux durant la GAC…….……..……. 110
Figure 23 : Corrélation entre l'ASC de [O_2Hb] du CPF et le score A′ de précision. …….……..…….. 112
Figure 24: Placement des optodes sur le front d'une participante senior……..... 122
Figure 25 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes et des seniors durant la n-back……...…….……...… 126
Figure 26 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction du groupe et de la complexité…….…….. 128

Figure 27 : Evolution du TR (A) et du score A′ de précision (B) en fonction du groupe et de la complexité…….. 129
Figure 28 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction du groupe, de la complexité et de l'hémisphère.……..……..…… 131
Figure 29 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la complexité et de la condition physique cardiorespiratoire chez les seniors…..... 132
Figure 30 : Evolution du score A′ de précision en fonction de la condition physique cardiorespiratoire et de la complexité chez les seniors……..….... 133
Figure 31 : Evolution du TR en fonction de la condition physique cardiorespiratoire et de la complexité chez les seniors……..….. 133
Figure 32 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la condition physique cardiorespiratoire et de la complexité…..……..….. 134
Figure 33 : Relation entre les performances comportementales et la [O_2Hb] chez les jeunes adultes et les seniors à haut niveau de VO_2max durant la 3-back... 136
Figure 34 : Tablette graphique……...…….…..…….. 148
Figure 35 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes et des seniors durant la GAC et la tâche de Fitts modifiée en simple tâche et en double-tâche..... 155
Figure 36 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée……..…….. 159
Figure 37 : Evolution du TM en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée.……..……... 160
Figure 38 : Evolution du taux de réussite en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée…..……. 161
Figure 39 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée……... 163
Figure 40 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la condition, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire lors de la GAC……. 165
Figure 41 : Evolution du taux de réussite en fonction de la condition, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire lors de la GAC……..... 167
Figure 42 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] lors de la réalisation de la GAC en fonction des conditions, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire…. 169

Liste des abréviations et sigles

AA : Acide Arachidonique

ACSM : American College of Sports Medicine

ASC : Aire Sous Courbe

Ca^{2+} : Ion calcium

CCA : Cortex Cingulaire Antérieur

CNT : Contrôle

CNV : Couplage Neurovasculaire

CPF : Cortex Préfrontal

CPFDL : Cortex Préfrontal Dorsolatéral

CPFVL : Cortex Préfrontal Ventrolatéral

CRUNCH : Compensation Related Utilization of Neural Circuits Hypothesis

EEG : Electroencéphalographie

EET : Acide Epoxyeicosatrienoique

GAC : Génération Aléatoire de Chiffres

GFI : Gyrus Frontal Inférieur

20-HETE : 20-Hydroxyeicosatetraenoique

HLAQ : Historical Leisure Activity Questionnaire

HAROLD : Hemispheric Asymmetry Reduction in Old Adults

[O_2Hb] : Concentration d'oxyhémoglobine

[HHb] : Concentration de déoxyhémoglobine

[Tot Hb] : Concentration de l'Hémoglobine Totale

IGF-1 : Facteur de croissance de l'insuline

IRMf : Imagerie fonctionnelle par Résonance Magnétique

IMC : Indice de Masse Corporelle

MAQ : Modifiable Activity Questionnaire

MARA : Algorithme de Réduction d'Artefacts de Mouvement

mGluR : Récepteur glutamate metabotropique

NMDAR : N-méthyl-D-Aspartate

NO : Oxyde Nitrique

nNOS : Oxyde Nitrique Synthase

OMS : Organisation Mondiale de la Santé

PASA : Posterior-Anterior Shift in Aging

PRP: Période Réfractaire Psychologique

PG : Prostaglandine

DSCR : Débit Sanguin Cérébral Régional

s : Seconde

SC : Score de Comptage

SPIR : Spectroscopie Proche de l'Infrarouge

STAC : Scaffolding Theory of Aging and Cognition

TEP : Tomographie par Emission de Positron

TM : Temps de Mouvement

TR : Temps de Réponse

VEGF : Facteur de croissance de l'endothélium vasculaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les avancées technologiques dans le domaine médical ont contribué à l'allongement de l'espérance de vie aussi bien dans les pays du nord que dans les pays du sud. Cet allongement de l'espérance de vie est à la base d'une évolution régulière du taux de personnes de plus de 60 ans, qui, selon l'organisation mondiale de la santé (OMS), atteindra 22 % de la population mondiale d'ici 2050. La question du vieillissement est donc devenue préoccupante dans les différentes sociétés en raison des coûts financiers importants que nécessite la prise en charge des pathologies chroniques liées au vieillissement (Bähler, Huber, Brüngger, & Reich, 2015). Divers travaux de recherches ont été menés sur le vieillissement pour mieux cerner ses effets sur les fonctions vitales de l'être humain (Weale, 1993). Sur le plan cognitif, grâce aux études effectuées dans le domaine neuropsychologique, il est bien établi que l'une des caractéristiques du vieillissement normal est le déclin des fonctions cognitives, notamment des fonctions exécutives (Andrés & Van Der Linden, 2000; Fjell, McEvoy, Holland, Dale, & Walhovd, 2014). Les principales causes sous-jacentes de ce déclin des fonctions exécutives sont d'une part la perte accrue du volume de matière grise du cortex préfrontal (CPF) (Anderton, 2002 ; Raz et al., 2005) qui est le cortex largement associé aux fonctions exécutives (Leh, Petrides, & Strafella, 2010), et d'autre part la réduction du débit sanguin cérébral dans certaines régions cérébrales comme le cortex frontal, le cortex préfrontal et l'hippocampe (Asllani et al., 2009). Depuis quelques années, les recherches se sont orientées sur les différents moyens qui permettraient de réduire la détérioration des fonctions exécutives observée avec l'avancée de l'âge. L'exercice physique a été identifié comme l'un des moyens pouvant jouer ce rôle (Boucard et al., 2012 ; Colcombe & Kramer, 2003 ; Erickson, Hillman, & Kramer, 2015). L'effet prophylactique de l'exercice physique sur le déclin des fonctions exécutives s'explique dans la littérature par plusieurs hypothèses (pour revue voir Audiffren, André, & Albinet, 2011). Mais l'une des hypothèses explicatives la plus utilisée est l'hypothèse cardiorespiratoire. En effet, selon cette hypothèse, l'exercice physique améliore l'aptitude aérobie, et donc augmenterait le flux sanguin cérébral et conduirait à une meilleure oxygénation du cerveau (Dustman et al., 1984; Hillman, Erickson, & Kramer, 2008). Quelques travaux ont apporté la preuve de cette augmentation du flux sanguin cérébral chez des personnes physiquement actives grâce à l'investigation de la conductance de l'artère cérébrale moyenne par le Doppler transcranien à ultrason (Ainslie et al., 2008 ; Brown et al., 2010). De plus, de récentes études ayant eu recours à la technique de la Spectroscopie Proche de l'Infrarouge (SPIR), ont constaté que les seniors ayant une bonne condition physique cardiorespiratoire montrent une forte oxygénation du cortex préfrontal (CPF) ainsi que de meilleures performances exécutives

(Albinet, Mandrick, Bernard, Perrey, & Blain, 2014 ; Dupuy et al., 2015). De plus, Albinet et al. (2014) ont établi une relation entre la forte oxygénation du CPF et la performance exécutive.

Dans le champ du vieillissement, plusieurs travaux en imagerie ont exploré l'activité hémodynamique cérébrale. D'une manière plus spécifique, quelques-uns de ces travaux ont investigué l'effet de la charge mentale sur l'activité hémodynamique du cerveau avec l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique (IRMf) (Mattay et al., 2006; Nagel et al., 2011; Nyberg, Dahlin, Stigsdotter Neely, & Bäckman, 2009 ; Reuter-Lorenz & Lustig, 2005) ou la SPIR (Vermeij, van Beek, Olde Rikkert, Claassen, & Kessels, 2012). Les principaux résultats de ces travaux s'accordent sur le fait que l'activité hémodynamique diminue au fur et à mesure que la tâche devient particulièrement complexe. De plus, cette réduction de l'activité hémodynamique serait à la base des moins bonnes performances observées chez les seniors. Cependant, très peu de recherches ont exploré les possibles effets de l'exercice physique chronique sur l'activité hémodynamique cérébrale au cours de différentes tâches sollicitant des fonctions exécutives telles que l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion de la double-tâche.

L'objectif de la présente thèse est donc d'investiguer les possibles effets de l'exercice physique sur l'évolution de l'activité hémodynamique cérébrale au cours du vieillissement. Il s'agira principalement d'explorer les effets de l'exercice physique sur l'activité hémodynamique cérébrale en fonction de l'augmentation paramétrique de la charge mentale au cours de différentes tâches sollicitant les fonctions exécutives chez les jeunes adultes et les seniors avec différents niveaux de condition physique cardiorespiratoire.

Ce présent travail comporte six Chapitres. Les deux premiers Chapitres évoquent respectivement les effets délétères de l'âge sur les fonctions exécutives, et le rôle de l'exercice physique pour réduire ces effets néfastes du vieillissement. Le Chapitre 3 est consacré à la technique de la SPIR qui est un outil adapté pour examiner l'activité hémodynamique du cortex cérébral. Le Chapitre 4 accorde une attention particulière à notre problématique et à nos hypothèses. Le Chapitre 5 comporte nos différents travaux de recherches. Enfin, le dernier Chapitre fait la synthèse de nos travaux et met en exergue les principaux résultats obtenus et les nouvelles perspectives de recherches.

CADRE THÉORIQUE

Chapitre 1

Vieillissement exécutif et modèles neurophysiologiques

Partie 1 - Vieillissement et fonctions exécutives

I. Le vieillissement

L'étude du vieillissement a connu un regain d'intérêt depuis la seconde moitié du siècle dernier (Robert, 2004). Mais l'un des problèmes auquel ont été confrontés les spécialistes de ce domaine est de donner une définition sans équivoque du vieillissement. Rose (1991) a effectué cet exercice complexe et considère le vieillissement comme le déclin ou la perte d'adaptation avec l'avancée de l'âge. Dans l'optique d'apporter une compréhension plus aboutie du vieillissement, Lutzler et al. (2005) ont proposé trois différentes définitions qui sont complémentaires. La première présente le vieillissement comme l'ensemble des processus moléculaires, histologiques, physiologiques et psychologiques qui accompagnent l'avancée en âge. La deuxième précise qu'il est le processus physiologique concourant à l'ensemble des modifications physiologiques durables survenant après la phase de maturité. Enfin, la troisième explique le vieillissement comme étant un phénomène progressif, universel, inéluctable et irréversible aboutissant à la perte de la vie. Une autre définition caractérise le vieillissement par un déclin graduel des fonctions biologiques causé par un dysfonctionnement progressif des différents systèmes cellulaires de réparation et de maintien de l'homéostasie (Thorin-Trescases et al., 2010). Ces différentes définitions s'accordent sur le fait que le vieillissement se traduit par des changements progressifs et persistants des grandes fonctions de l'organisme sans pour autant préciser ce qui est de l'ordre du normal ou de pathologique dans le vieillissement.

Même s'il n'est pas toujours aisé de différencier le vieillissement normal du vieillissement pathologique, certains chercheurs comme Fozard, Metter et Brant (1990) ont essayé de faire cette démarcation entre les deux types de vieillissement. En effet, ces auteurs précisent qu'il est crucial de distinguer les processus du vieillissement du syndrome du vieillissement. Les processus du vieillissement qui relèvent du vieillissement normal sont considérés comme les changements universels qui s'opèrent avec l'âge indépendamment des influences des maladies et de l'environnement (Hershey, 1984). En revanche, le syndrome du vieillissement est intimement lié aux effets de l'environnement et des maladies (Fozard et al., 1990), et représenterait le vieillissement pathologique. Mais en dehors de ces deux principales formes de vieillissement qui soulignent les aspects délétères du vieillissement, une autre forme du vieillissement qui est le vieillissement réussi a été développée. Les

travaux de Rowe et Kahn (1997) ont permis de savoir que le vieillissement réussi se caractérise par l'absence et le faible risque de maladie, une capacité fonctionnelle physique et cognitive élevée et un fort engagement social. Qu'il soit pathologique, normal ou réussi, le vieillissement a tout de même des effets délétères plus ou moins marqués sur les différentes fonctions cognitives, notamment les fonctions exécutives qui occupent une place prépondérante dans la réalisation d'autres tâches cognitives (Park, Polk, Mikels, Taylor, & Marshuetz, 2001). Ces effets délétères sur les fonctions exécutives qui surviennent dans le cas du vieillissement normal seront donc abordés dans la partie II.

II. Les principales fonctions exécutives et leur vieillissement normal

Les fonctions exécutives font appel à des processus cognitifs de haut niveau qui, grâce à leur influence sur les processus cognitifs de bas niveau, vont permettre à une personne de réguler ses pensées et ses actions durant un comportement orienté vers un but (Friedman & Miyake, 2017). Elles mettent en jeu des processus cognitifs par lesquels les performances sont optimisées dans des situations nécessitant l'utilisation simultanée d'un certain nombre de processus différents (Leh et al., 2010). Elles constituent donc une composante essentielle de la capacité d'autorégulation qui a des implications significatives dans la vie de tous les jours (Miyake & Friedman, 2012). La nature des fonctions exécutives a fait l'objet de nombreuses études et les résultats supportent aujourd'hui un modèle unitaire et diversifié (Friedman, Miyake, Robinson, & Hewitt, 2011 ; Miyake & Friedman, 2012 ; Miyake et al., 2000), plutôt qu'un modèle unitaire unique (Baddeley, 1986 ; Norman & Shallice, 1986). Ces différents travaux qui soutiennent ce modèle théorique unitaire/diversifié ont montré par le truchement de l'analyse factorielle confirmatoire que chacune des trois principales composantes des fonctions exécutives à savoir l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la flexibilité cognitive (Miyake et al., 2000) résulterait d'une part de ce qui est commun aux trois composantes, et d'autre part de ce qui est spécifique à chacune d'elle (voir Figure 1). Dans ce modèle unitaire/diversifié, chaque fonction exécutive peut être décomposée en ce qui est commun aux trois fonctions, d'où l'aspect unitaire, et en ce qui est particulier à chaque fonction, d'où l'aspect diversifié. Toutefois, dans la partie diversifiée de ce modèle, on note que seules les fonctions de mise à jour de la mémoire de travail et de flexibilité cognitive auraient une part spécifique. Ainsi le facteur exécutif commun engloberait totalement la fonction d'inhibition. L'inhibition se retrouverait donc dans plusieurs tâches exécutives qui nécessiteraient la suppression de

réponses, de distracteurs et des représentations de la mémoire (Zacks & Hasher, 1994). Mais cette conception de l'inhibition est assez large et regrouperait des formes d'inhibition (voir la partie II.1) qui sont séparables (Friedman & Miyake, 2004).

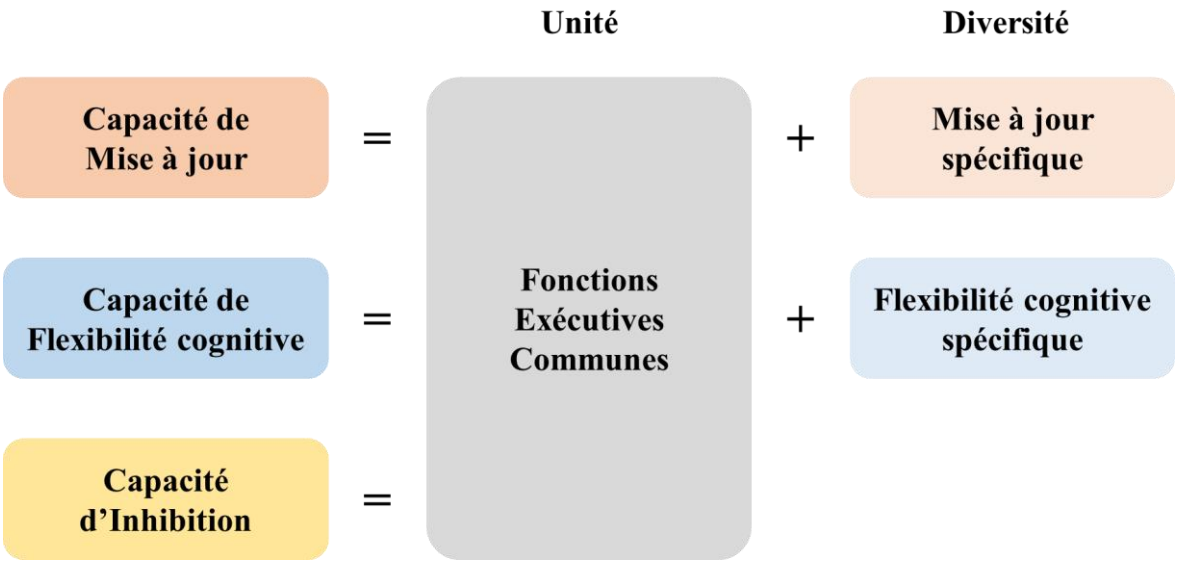


Figure 1 : Représentation du modèle théorique unitaire/diversifié des fonctions exécutives (Adapté de Miyake & Friedman, 2012).

À part ces trois principales composantes des fonctions exécutives, il existe d'autres fonctions exécutives comme la gestion de double-tâche (Baddeley, 2002 ; Miyake et al., 2000), la planification (Friedman & Miyake, 2017 ; Hobson & Leeds, 2001), la hiérarchisation et le séquençage des comportements, la prise de décision, la formulation d'un objectif et de la mise en œuvre d'une stratégie (Anderson, Jacobs, & Anderson, 2008; Banich, 2009). Dans le cadre des présents travaux de thèse, il a été fait le choix de se centrer sur l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion d'une double-tâche pour trois raisons. La première est que le déclin des trois principales composantes des fonctions exécutives semblerait ne pas être homogène. Plusieurs travaux prouvent aujourd'hui que les trois composantes des fonctions exécutives subissent les effets délétères de l'avancée de l'âge (Collette & Salmon, 2014). Mais malgré ce fait, Etienne, Marin-Lamellet et Laurent (2008) ont montré, en contrôlant la vitesse de traitement, que le déclin de l'inhibition et de la mise à jour de la mémoire de travail survient dans une proportion plus importante que celui de la flexibilité cognitive. Toutefois, ce résultat est en accord partiel avec celui de l'étude d'Albinet, Boucard, Bouquet, & Audiffren (2012). En effet, ces auteurs ont montré après avoir contrôlé la vitesse de traitement que l'âge expliquait 2.9 % de la variance de mise

à jour de la mémoire de travail et 4.3 % et 4.5 % de l'inhibition et de la flexibilité respectivement. La deuxième raison est que les seniors éprouvent des difficultés à gérer deux tâches de manière simultanée (Albinet, Tomporowski, & Beasman, 2006 ; Fraser, Li, & Penhune, 2010). Enfin, la troisième raison est que l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion de la double-tâche sont sensibles à la condition physique cardiorespiratoire (VO_2max) (Albinet et al., 2014 ; Albinet, Abou-Dest, André, & Audiffren, 2016 ; Plummer, Zukowski, Giuliani, Hall, & Zurakowski, 2015 ; Smiley-Oyen, Lowry, Francois, Kohut, & Ekkekakis, 2008).

II.1. La fonction d'inhibition

II.1.a. Définition

L'inhibition est la capacité d'un individu à éviter, stopper, ignorer délibérément les réponses dominantes, automatiques et non pertinentes lorsqu'elles sont inappropriées (Fisk & Sharp, 2004 ; Miyake et al., 2000). Elle relève d'un processus de contrôle attentionnel qui consiste à ne pas tenir compte d'éléments non pertinents afin que l'attention puisse se centrer sur les informations pertinentes (Wilkinson & Yang, 2016). Elle est l'une des fonctions exécutives les plus importantes puisqu'elle est la seule à partager un facteur commun avec le reste des fonctions exécutives (Miyake & Friedman, 2012). De plus, les déficits de la fonction d'inhibition sont reliés à une moins bonne performance dans des tâches impliquant la mémoire de travail, la mémoire épisodique et la vitesse de traitement de l'information (Wilkinson & Yang, 2016). La fonction d'inhibition peut être elle-même considérée comme un ensemble de processus spécifiques et distincts (Collette & Salmon, 2014). Différents chercheurs ont proposé une taxonomie de la fonction d'inhibition. Nous avons par exemple Hasher, Zacks et May (1999) qui ont souligné qu'il faut différencier les processus d'accès et de suppression de ceux de restriction en mémoire de travail. Dans la même logique, Dempster et Corkill (1999) ont proposé de faire la distinction entre les processus d'inhibition perceptive, motrice et linguistique. Enfin, Nigg (2000) dans sa revue de question suggère une différence entre les processus d'inhibition automatique et contrôlée. En effet, pour cet auteur, les processus d'inhibition contrôlée regroupent *le contrôle de l'interférence* qui consiste à supprimer l'interférence provenant de la compétition entre les ressources cognitives ou les stimuli, *l'inhibition cognitive* qui correspond à la suppression des informations non pertinentes dans la mémoire de travail, *l'inhibition comportementale* qui est la suppression de comportements moteurs automatisés et enfin *l'inhibition oculomotrice* qui consiste à éviter les réponses oculomotrices réflexes (Nigg, 2000). En revanche, les

processus d'inhibition automatique résultent de l'inhibition d'informations préalablement explorées (et dont l'exploration est donc devenue non pertinente) ou d'informations apparaissant dans des localisations non pertinentes pour la tâche en cours (afin de favoriser le traitement des informations pertinentes apparaissant ailleurs). On pourrait se poser la question de savoir si les processus d'inhibition automatique font partie des fonctions exécutives puisque la fonction exécutive d'inhibition nécessite du contrôle attentionnel, ce qui n'est pas réellement le cas dans l'inhibition automatique. En somme, la fonction d'inhibition apparait comme étant une fonction hétérogène et qui englobe plusieurs processus qui mettent en jeu des structures cérébrales qui sont abordées dans la section II.1.d.

II.1.b. Mesure

Dans la littérature, de nombreuses et variées tâches permettent d'évaluer la fonction d'inhibition sous ses différentes formes. Par exemple, pour évaluer le contrôle de l'interférence, les tâches qui sont généralement utilisées sont : la tâche de Stroop (Stroop, 1935), la tâche des distracteurs d'Eriksen (Eriksen & Eriksen, 1974) et la tâche de Simon (Simon & Berbaum, 1990). Par contre, pour mesurer l'inhibition cognitive, la tâche de l'oubli dirigé (MacLeod, 1998) est celle qui est préconisée. En ce qui concerne l'évaluation de l'inhibition comportementale plusieurs tâches comme la tâche signal-stop (Logan, van Zandt, Verbruggen, & Wagenmarkers, 2014; Verbruggen & Logan, 2009), la tâche Go/NoGo (Simson, Vaughan, & Ritter, 1977) et la tâche de génération aléatoire de chiffres (GAC) (Albinet, Tomporowski, & Beasman, 2006; Evans, 1978; Towse & Valentine, 1997) sont souvent utilisées. Enfin l'inhibition oculomotrice est évaluée par l'épreuve d'anti-saccades (Grandjean & Collette, 2011). Quant aux processus d'inhibition automatique, leur évaluation se fait souvent à l'aide de la tâche d'amorçage négatif (Andrés, Guerrini, Phillips, & Perfect, 2008). En somme, plusieurs tâches existent dans la littérature pour examiner l'inhibition en fonction du processus d'inhibition qui nous intéresse. Toutefois aucune de ces tâches ne permet de couvrir l'ensemble des processus que comporte la fonction d'inhibition.

II.1.c. Effets du vieillissement

Depuis les premières preuves de l'effet de l'âge sur l'inhibition (Hasher & Zacks, 1988), les travaux examinant les possibles effets du vieillissement sur l'inhibition se sont multipliés. Par exemple, Van Der Linden, Beerten et Pesenti (1998), après avoir soumis des jeunes adultes et des seniors à la GAC, ont rapporté une réduction de la capacité d'inhibition chez les seniors. Les effets de l'âge sur l'inhibition ont été également explorés en utilisant la tâche de Stroop. Cette tâche comporte trois conditions : une condition neutre durant laquelle le participant doit nommer la couleur de l'encre d'une série de caractères (par exemple xxxx écrit en vert); une condition congruente dans laquelle l'encre et la signification du mot sont les mêmes (par exemple le mot vert écrit en vert) et enfin une condition incongruente où la couleur de l'encre et la signification du mot ne sont pas concordantes (par exemple le mot bleu écrit en vert). Les études ayant utilisé ce paradigme ont montré que les seniors ont un effet d'interférence (augmentation du temps de réponse et du taux d'erreurs dans la condition incongruente) significativement plus élevé comparativement aux jeunes adultes (Davidson, Zacks, & Williams, 2003 ; Mutter, Naylor, & Patterson, 2005). En utilisant la tâche des distracteurs d'Eriksen, d'autres auteurs ont confirmé cet effet d'interférence chez les seniors (Zeef, Sonke, Kok, Buiten, & Kenemans, 1996). En effet, durant la tâche des distracteurs, on observe une augmentation du temps de réponse en condition incongruente par rapport à la condition congruente qui est plus importante chez les seniors comparativement aux jeunes adultes. Par ailleurs, une réduction des performances d'inhibition a été aussi observée chez les seniors comparativement aux jeunes adultes lors de la tâche Go/NoGo qui consiste à appuyer sur le bouton réponse le plus rapidement possible à l'apparition des stimuli cibles et à inhiber le fait d'appuyer sur le bouton réponse face à des stimuli distracteurs (Nielson, Langenecker, & Garavan, 2002). Ceci est également observé lors de la tâche de signal-stop qui est une tâche très proche de la tâche Go/NoGo (Kramer, Humphrey, Larish, Logan, & Strayer, 1994). L'effet de l'âge a été également démontré durant la tâche anti-saccade qui consiste à inhiber les saccades oculaires automatiques vers l'endroit d'apparition d'un stimulus non pertinent. En effet, les seniors ont montré une forte proportion d'erreurs de direction des saccades comparativement aux jeunes adultes (Butler, Zacks, & Henderson, 1999). Plusieurs autres travaux mettant en exergue les effets délétères de l'âge sur les processus d'inhibition ont été synthétisés dans la revue de question de Grandjean et Collette (2011).

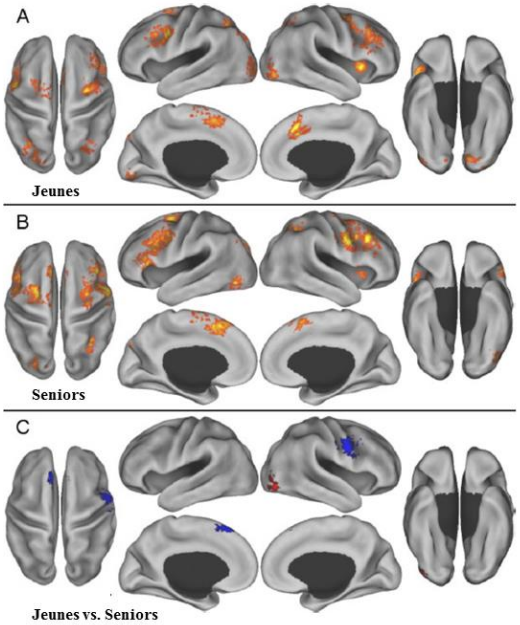
Toutefois, certains travaux n'ont pas pu mettre en évidence l'effet de l'âge sur la fonction d'inhibition. Par exemple, la différence du taux d'erreurs (échec de l'inhibition) entre les jeunes adultes et les seniors dans la condition NoGo n'a pas été observée lors de la tâche Go/NoGo (Rush, Barch, & Braver, 2006 ; Vallesi, Stuss, McIntosh, & Picton, 2009). De même, dans l'étude de Vallesi et al. (2009), les jeunes adultes et les seniors ont commis plus d'erreurs dans la condition NoGo qui reflète la capacité des participants à inhiber une réponse face aux stimuli non pertinents comparativement à la condition Go. Toutefois, lorsqu'on compare les jeunes adultes et les seniors uniquement dans la condition NoGo, il n'y a pas de différence significative. D'autres travaux ont de même montré des performances similaires entre les jeunes adultes et les seniors lors de la tâche de Stroop (Kieley & Hartley, 1997), de l'épreuve de l'oubli dirigé (Sego, Golding, & Gottlob, 2006) et de la tâche d'amorçage négatif (Connelly & Hasher, 1993).

La divergence entre les différents travaux examinant l'effet de l'âge sur les processus d'inhibition a amené certains chercheurs à examiner s'il n'existait pas un effet sélectif de l'âge sur les processus d'inhibition contrôlée et automatique. Les résultats montrent qu'avec l'avancée de l'âge, les processus d'inhibition contrôlée se détériorent contrairement aux processus d'inhibition automatique qui sont préservés (Andrés et al., 2008 ; Hogge, Salmon & Collette, 2008). L'explication de cet effet sélectif de l'âge sur les processus d'inhibition est que les processus d'inhibition contrôlée nécessiteraient plus de ressources cognitives que les processus d'inhibition automatique. Or, avec le vieillissement, on observe une réduction des ressources cognitives, (Park & Hedden, 2001) ce qui justifierait le fait que les seniors soient en difficulté dans des tâches impliquant de l'inhibition contrôlée. D'une manière générale, les résultats des différents travaux présentés dans cette partie montrent que les effets délétères de l'âge sur l'inhibition sont sélectifs et concernent particulièrement les processus d'inhibition contrôlée.

II.1.d. Substrats neuronaux

Les travaux en imagerie cérébrale ayant exploré la fonction d'inhibition avec des paradigmes différents ont démontré les implications de régions variables localisées dans les cortex cingulaire, préfrontal, pariétal et temporal (Collette, Hogge, Salmon, & Van Der Linden, 2006). D'une manière spécifique, la tâche de GAC est associée à une activation significative du cortex préfrontal dorsolatéral (CPFDL) gauche, du cortex cingulaire antérieur (CCA), du cortex pariétal supérieur bilatéralement, du cortex frontal inférieur et

des hémisphères cérébelleux droit et gauche (Jahanshahi, Dirnberger, Fuller, & Frith, 2000). En ce qui concerne la tâche Go/NoGo, le gyrus frontal inférieur (GFI) droit a été identifié pour jouer un rôle prépondérant dans l'inhibition de la réponse motrice (Banich & Depue, 2015). Quant à la tâche de Stroop, qui est la tâche la plus utilisée pour examiner la fonction d'inhibition, il a été démontré qu'en dehors de plusieurs régions cérébrales (l'aire motrice supplémentaire, le cortex pré-moteur gauche, le gyrus temporal supérieur, le putamen gauche) qui s'activent, le CCA est le cortex le plus impliqué dans cette tâche (Pardo, Pardo, Janer, & Raichle, 1990). Le CPFDL est également activé durant la tâche de Stroop (Banich, 2009). La multiplicité des aires cérébrales impliquées dans la fonction d'inhibition a amené certains chercheurs à effectuer une méta-analyse pour cerner les principales aires qui sont sollicitées durant des tâches qui nécessitent de l'inhibition chez les jeunes adultes et les seniors (Turner & Spreng, 2012). Les auteurs ont utilisé l'analyse d'estimation de la probabilité d'activation qui est une méthode statistique qui permet d'obtenir une estimation quantitative du degré de chevauchement du patron d'activation fonctionnelle de plusieurs études. Au total, 13 études utilisant la tâche de Stroop, la tâche des distracteurs d'Eriksen, la tâche de Simon et la tâche Go-NoGo ont été prises en compte dans l'analyse. Les résultats montrent chez les jeunes adultes une activation au niveau du GFI gauche, de l'aire motrice supplémentaire, des régions pariétales postérieures, du CPFDL bilatéral et de l'insula antérieure droite. Quant aux seniors, ils activent des régions cérébrales similaires aux jeunes adultes. Toutefois, les jeunes adultes activent significativement plus le cortex visuel associatif que les seniors. En revanche, les seniors ont une plus grande activation dans le GFI droit et dans l'aire motrice supplémentaire (voir Figure 2). Ces différentes aires cérébrales qui ressortent de l'analyse de Turner et Spreng (2012), comme étant les plus impliquées dans l'inhibition chez les jeunes adultes ainsi que chez les seniors, sont en accord avec les aires identifiées par Collette et al. (2006) dans leur revue de question en ce qui concerne la fonction d'inhibition.



***A** : Aires cérébrales activées chez les jeunes adultes. **B** : Aires cérébrales activées chez les seniors. **C** : Différence entre les aires des jeunes adultes et des seniors ; les zones en rouges représentent les aires que les jeunes adultes activent plus que les seniors ; les zones en bleu représentent les aires que les seniors activent plus que les jeunes adultes.*

Figure 2 : Aires cérébrales impliquées dans les processus d'inhibition chez les jeunes adultes et les seniors (Adapté de Turner & Spreng, 2012).

II.2. La fonction de mise à jour de la mémoire de travail

II.2.a. Définition

Selon Baddeley (2002), le terme mémoire de travail est utilisé pour désigner un système comportant trois composantes capables, à la fois, de stocker et de manipuler l'information. La première composante est la boucle phonologique qui assure le stockage et le traitement de l'information verbale. La deuxième composante est le calepin visuo-spatial qui intervient dans le stockage de l'information visuo-spatiale. Enfin la troisième composante est le central exécutif qui est un système de contrôle attentionnel. Elle intègre les deux premières composantes et les relie avec la mémoire à long terme pour pouvoir manipuler les informations résultantes.

La mise à jour de la mémoire de travail qui est impliquée dans plusieurs activités quotidiennes (Collette et al., 2006) consiste à coder des informations entrantes pour la pertinence de la tâche à accomplir, et ensuite à réviser les anciennes informations conservées en mémoire de travail en remplaçant les informations qui ne sont plus pertinentes avec des

nouvelles informations plus saillantes (Morris & Jones, 1990; Fisk & Sharp, 2004). La mise à jour de la mémoire de travail nécessite donc la modification permanente du contenu de la mémoire de travail sur la base de nouvelles informations entrantes (Collette et al., 2006).

II.2.b. Mesure

La mise à jour de la mémoire de travail est souvent évaluée dans la littérature par deux principales tâches, à savoir la tâche d'empan dynamique (Salmon et al., 1996; Van Der Linden et al., 1999) et la tâche n-back (Braver et al., 1997; Jonides et al., 1997; Owen, McMillan, Laird, & Bullmore, 2005). La tâche d'empan dynamique utilisée la première fois par Pollack, Johnson, et Knaff (1959) exige des participants de regarder ou d'écouter des séries de consonnes ou de chiffres de longueur inconnue et de rappeler ensuite de façon sérielle un nombre préétabli d'items (Jahanshahi, Saleem, Ho, Fuller, & Dirnberger, 2008). L'incertitude de la longueur des séries amène les participants à mettre à jour en permanence les informations de la mémoire de travail durant la tâche. La tâche n-back quant à elle, consiste à demander au participant de suivre une série de stimuli et de répondre à chaque fois qu'un stimulus est présenté, s'il est le même que celui présenté n essais précédemment (n peut prendre les valeurs 1, 2, 3, voir plus) (Owen et al., 2005).

II.2.c. Effets du vieillissement

Les évidences empiriques montrent clairement des différences liées à l'âge dans les processus de mise à jour de la mémoire de travail (Artuso, Cavallini, Bottiroli, & Palladino, 2016). L'une des premières études dans ce domaine est celle de Van Der Linden, Brédart et Beerteen (1994). En effet, ces auteurs dans leur étude (expérience 2) ont utilisé la tâche d'empan dynamique (Morris & Jones, 1990) qui consiste à présenter des listes de 6, 8, 10, 12 consonnes à des jeunes adultes (âge moyen = 22.8 ans) et des seniors (âge moyen = 65.4 ans) et à leur demander de rappeler dans l'ordre de leur apparition les six dernières consonnes. Les résultats ont montré que les seniors ont rappelé significativement moins de consonnes que les jeunes adultes sur la liste de 12 consonnes. Dans la même veine, De Beni et Palladino (2004) ont administré à différentes catégories (55 à 65 ans et 66 à 75 ans) de seniors (expérience 1) une tâche de mise à jour qui consistait à rappeler les trois plus petits items dans chacune des 20 listes de 10 items. Pour réussir la tâche, les participants devaient mettre à jour efficacement les informations et réduire les interférences venant des items non pertinents. Les résultats ont montré que les seniors plus âgés avaient de moins bonnes performances de mise à jour de la mémoire de travail et faisaient un grand nombre d'erreurs

d'intrusion c'est-à-dire qu'ils rappelaient des items se trouvant dans d'autres listes. Ce grand nombre d'erreurs d'intrusion, s'expliquerait par la réduction de la capacité des seniors plus âgés à supprimer les informations non pertinentes (Palladino & De Beni, 1999).

L'utilisation du paradigme n-back a permis également à Sorel et Pennequin (2008) d'examiner l'effet de l'âge sur le processus de mise à jour de la mémoire de travail. Ces auteurs ont montré que les seniors de différentes moyennes d'âge (68 ans et 78 ans) ont un taux de réussite significativement plus faible comparativement aux jeunes adultes durant la 1-back. Ils ont également observé que le déclin de la fonction de mise à jour est plus marqué chez les seniors avec une moyenne d'âge de 78 ans par rapport aux seniors avec une moyenne d'âge de 68 ans. D'autres travaux ayant également utilisé la même tâche ont confirmé l'effet de l'âge sur la mise à jour de la mémoire de travail. En effet, ces travaux ont montré qu'au fur et à mesure que la complexité de la tâche n-back augmente, les seniors mettent plus de temps pour répondre et font plus d'erreurs (Mattay et al., 2006 ; Nagel et al., 2011), ce qui traduirait la réduction des processus de mise à jour de la mémoire de travail chez les seniors. Une série d'études effectuée par Vermeij et ses collaborateurs en s'appuyant toujours sur la tâche n-back montre également les effets de l'âge sur la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. En effet, dans une première étude, ces auteurs ont montré sur le plan comportemental que les seniors (70.7 ± 5.2 ans) ont un faible score de précision durant les conditions 1 et 2-back comparativement à la condition 0-back ce qui n'est pas le cas des jeunes adultes (25.9 ± 3 ans). Toutefois les Temps de Réponses (TR) augmentent en fonction de la complexité chez les seniors ainsi que chez les jeunes adultes (Vermeij et al., 2012). Dans une deuxième étude (Vermeij, van Beek, Reijs, Claassen, & Kessels, 2014), les auteurs ont mis en évidence l'existence d'une variabilité interindividuelle qui fait que certains seniors sont meilleurs que d'autres lors de la réalisation de la tâche n-back. Cette différence de performance est liée selon les auteurs au fait que l'activité hémodynamique du CPF diffère selon que l'on soit bon ou mauvais performeur de la tâche n-back (Voir partie II.2.d). Dans une troisième étude (Vermeij et al., 2016), les auteurs ont testé l'influence d'un entraînement cognitif sur l'effet délétère de l'âge sur les performances comportementales de la tâche n-back chez des seniors sains et des seniors souffrant de déficience cognitive légère. En effet, avant et après 5 semaines d'entraînement cognitif, ils ont effectué des mesures comportementales et des mesures hémodynamiques lors des conditions 0, 1, 2, 3-back. Les résultats observés avant l'entraînement montrent au plan comportemental une réduction du taux de réussite au fur et à mesure que la tâche devient complexe chez les deux groupes de

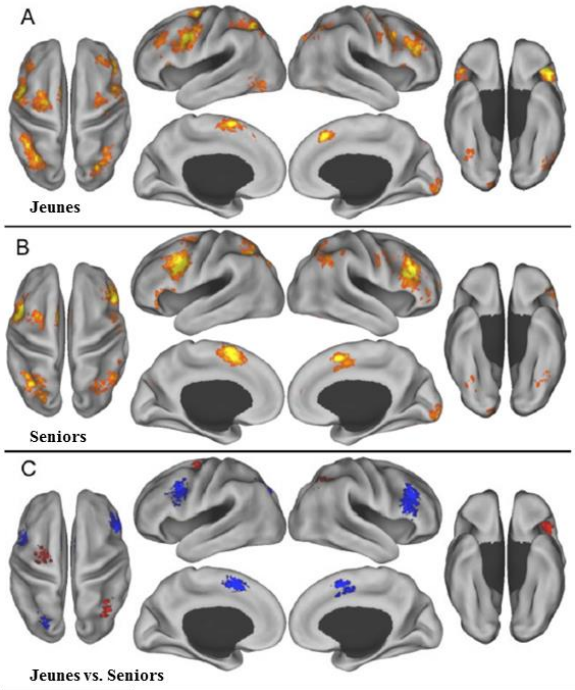
seniors. Mais, après l'entraînement, seuls les seniors souffrant de déficience cognitive légère ont montré une amélioration de performance durant les conditions 0 et 1- back. Les résultats de cette étude ont donc confirmé chez les seniors sains la réduction de la mise à jour de la mémoire de travail que l'entraînement cognitif n'a pas permis de contrecarrer.

Enfin, certains chercheurs ont investigué la capacité de mise à jour de la mémoire de travail chez les seniors durant des tâches verbale et visuo-spatiale. Ils sont parvenus à la conclusion qu'indépendamment de la tâche, les seniors ont un déclin des processus de mise à jour (Fiore, Borella, Mammarella, & De Beni, 2011). L'ensemble des études, à l'exception de celle de Verhaeghen et Basak, (2005) s'accordent donc sur l'effet délétère de l'âge sur la mise à jour de la mémoire de travail. Le déclin de cette fonction au cours de l'âge est attribué à la faible capacité des seniors à moduler l'activation des informations, ce qui les empêche ainsi de maintenir l'attention sur les informations pertinentes et d'inhiber les informations moins pertinentes (Cornoldi, Bassani, Berto, & Mammarella, 2007).

II.2.d. Substrats neuronaux

Le réseau neuronal impliqué dans la mise à jour de la mémoire de travail a été investigué dans la littérature par deux tâches cognitives principales, à savoir la tâche n-back et la tâche d'empan dynamique. Dans le cas de la tâche n-back, les aires cérébrales qui sont activées sont le CPFDL, le CCA, le cortex pariétal postérieur et le GFI (Collette et al., 2006). Récemment, en se servant de la SPIR, Vermeij et al. (2014) ont montré que le patron d'activité hémodynamique se différencie selon qu'on soit bon ou mauvais performeur. En effet, les seniors qui ont de meilleures performances comportementales montrent une activité hémodynamique plus importante sur le CPFDL droit, tandis que les seniors avec une faible performance comportementale montrent une forte activité hémodynamique sur le CPFDL droit et gauche. Quant à la tâche d'empan dynamique, Salmon et al. (1996), en utilisant la Tomographie par Emission de Positron (TEP), ont montré que durant cette tâche les aires cérébrales antérieures comme le CPFDL droit, le cortex frontopolaire et le cortex pariétal sont activées. De plus, il y a l'implication des aires cérébrales postérieures comme le gyrus pariétal inférieur droit, le gyrus angulaire et le gyrus supramarginal gauche. Toutefois, lorsque la charge en mémoire est importante, l'activation cérébrale devient proéminente sur le cortex frontopolaire gauche et se propage au cortex frontal moyen gauche ainsi qu'au cortex frontopolaire droit (Collette & Van Der Linden, 2002; Van Der Linden et al., 1999).

De la méta-analyse de Turner et Spreng (2012), il ressort que la mise à jour de la mémoire de travail est associée chez les jeunes adultes à des recrutements significatifs sur le CPFDL gauche et droit, le cortex préfrontal ventrolatéral (CPFVL) gauche, les régions pariétales bilatérales, le cortex visuel associatif et le noyau sous-cortical. Chez les seniors, le patron d'activation est significatif sur les CPFDL et CPFVL de façon bilatérale. Mais cette activation est plus importante sur le CPFDL droit, le pariétal postérieur et le cortex visuel associatif ventral. La comparaison de l'activation neuronale entre jeunes adultes et seniors au cours des tâches exécutives évaluant la mise à jour de la mémoire de travail met en exergue des différences significatives dans le patron d'activation. En effet, au niveau de l'hémisphère gauche, les jeunes adultes recrutent davantage la partie postérieure du CPF tandis que les seniors activent de manière plus importante la partie antérieure du CPF. Le même patron d'activation se retrouve sur l'hémisphère droit puisque les jeunes sollicitent davantage la partie postérieure du CPFDL alors que les seniors montrent une activation significativement plus grande dans la partie antérieure du CPFDL (voir Figure 3).



***A** : Aires cérébrales activées chez les jeunes adultes. **B** : Aires cérébrales activées chez les seniors. **C** : Différence entre les aires des jeunes adultes et des seniors ; les zones en rouges représentent les aires que les jeunes adultes activent plus que les seniors ; les zones en bleu représentent les aires que les seniors activent plus que les jeunes adultes.*

Figure 3 : Aires cérébrales impliquées dans la mise à jour de la mémoire de travail chez les jeunes adultes et les seniors (Adapté de Turner & Spreng, 2012).

II.3. La gestion de la double-tâche

II.3.a. Définition

La double-tâche peut être définie comme le traitement simultané de deux tâches nécessitant des processus sensoriels et cognitifs disparates (Colette et al., 2006). La double-tâche peut être réalisée suivant deux consignes données au participant (Abernethy, 1988). La première consigne consiste à préciser au participant de réaliser le mieux possible les deux tâches qui composent la double-tâche (tâche concurrente). La seconde consigne insiste sur le fait que le participant doit prioriser une des deux tâches qui sera la tâche primaire et l'autre sera alors la tâche secondaire (double-tâche). Durant la double-tâche, le participant doit maintenir constante la performance de la tâche primaire entre les conditions simple et double-tâche alors que la performance de la tâche secondaire est mesurée (Ebersbach, Dimitrijevic, & Poewe, 1995). Les auteurs supposent qu'une tâche primaire très exigeante occupera de manière importante les capacités de traitement du participant, ce qui induira une détérioration de la performance de la tâche secondaire. Cette dégradation de la performance de la tâche secondaire constitue une mesure du coût attentionnel de la tâche primaire. La double-tâche est considérée comme sollicitant une fonction exécutive complexe (Baddeley, 1996 ; Baddeley, 2002). En dépit du fait qu'il existe un accord commun dans la littérature sur le fait que la gestion de la double-tâche sollicite des processus du contrôle exécutif, les processus spécifiques impliqués dans la gestion de la double-tâche sont actuellement peu clairs (Miyake & Shah, 1999). Toutefois, l'attention, et plus particulièrement l'attention divisée qui se réfère à la capacité de distribuer efficacement l'attention entre deux ou plusieurs tâches, joue un rôle important dans la gestion de la double-tâche (Yogev-Seligmann, Hausdorff, & Giladi, 2008).

La procédure de la double-tâche peut impliquer une tâche motrice et une tâche cognitive. Plusieurs travaux ont utilisé cette forme de double-tâche (Albinet, Tomporowski, & Beasman, 2006 ; Fraser, Li, & Penhune, 2010 ; LaRoche, Greenleaf, Croce, & McGaughy, 2014 ; Patel, Lamar, & Bhatt, 2014 ; Van Impe, Coxon, Goble, Wenderoth, & Swinnen, 2011). Toutefois la procédure de la double-tâche peut également être réalisée avec deux tâches cognitives en se basant sur la période réfractaire psychologique (PRP) qui est le retard de réponse observé suite à l'apparition du second stimulus lorsqu'on présente deux stimuli avec un intervalle interstimulus très court. Dans la littérature, cette forme de double-tâche est appelée le protocole PRP. Ce protocole PRP consiste à faire deux tâches distinctes au cours du même essai (Maquestiaux, 2012; Strobach, Schütz, & Schubert, 2015) et nécessite

la présentation de deux stimuli S1 et S2 séparés par un intervalle de temps contrôlé (entre 50 et 1500 ms) qui est appelé le SOA (pour *stimulus onset asynchrony*) (Maquestiaux, Hartley, & Bertsch, 2004). Dans le cadre de notre thèse, nous allons nous centrer sur la procédure de la double-tâche qui implique une tâche motrice et une tâche cognitive. Ce choix se justifie par le fait que dans le domaine du vieillissement, cette procédure est souvent utilisée lorsqu'on s'intéresse à la relation entre la fonction motrice et la fonction cognitive avec l'avancée de l'âge (Woollacott & Shumway-Cook, 2002).

II.3.b. Mesure

La procédure de la double-tâche est souvent utilisée pour estimer le coût attentionnel de la motricité globale comme la marche (LaRoche et al., 2014 ; Patel et al., 2014) ou la motricité fine (Albinet et al., 2006 ; Fraser et al., 2010 ; Van Impe et al., 2011). Cette procédure repose sur le principe que deux tâches effectuées simultanément vont interférer si elles font appel aux mêmes sous-systèmes fonctionnels et/ou cérébraux (Pashler, 1994). Cette interférence va induire des modifications de performances de l'une ou des deux tâches lorsqu'on va comparer les performances entre la condition simple tâche et la condition double-tâche (Beauchet & Berrut, 2006). Plusieurs catégories de modèles, à savoir le modèle de *partage des capacités* et les modèles de *goulot d'étranglement* et *d'interférence* expliqueraient cet effet d'interférence (Beauchet & Berrut, 2006). Le modèle '*partage des capacités*' soutient l'hypothèse que les ressources attentionnelles centrales sont épuisées par la tâche primaire qui est prioritaire, ce qui laisse peu de ressources à la réalisation de la tâche secondaire. Ce modèle explique le maintien de la performance de la tâche primaire et la détérioration de performance à la tâche secondaire dans la procédure de la double-tâche. En ce qui concerne le modèle du '*goulot d'étranglement'*, il part du principe que certaines opérations mentales exigent qu'un seul mécanisme leur soit consacré pendant un certain temps. Et lorsque deux tâches nécessitent ce mécanisme en même temps, un goulot d'étranglement se produit, et une ou les deux tâches se détériorent. Enfin, selon le modèle 'd'*interférence'*, l'interférence pourrait dépendre du contenu des informations à traiter. Ainsi lorsqu'on doit réaliser deux tâches qui impliquent des informations similaires, cela pourrait induire une certaine difficulté qui serait à la base de l'altération de la performance d'une ou des deux tâches (Beauchet & Berrut, 2006 ; Pashler, 1994).

L'interférence dans la procédure de la double-tâche est souvent influencée par la nature et la complexité de la tâche secondaire (Al-Yahya et al., 2011 ; Beurskens & Bock, 2012). En effet, la méta-analyse d'Al-Yahya et al. (2011) montre que lors de la procédure de double-tâche, la tâche motrice est plus perturbée lorsque la tâche cognitive sollicite les fonctions exécutives ou de mémoire (par exemple la tâche de fluence verbale) que lorsque la tâche cognitive est simple (tâche de temps de réaction ou de discrimination). Ce résultat, selon les auteurs, s'expliquerait par le fait que les tâches qui sollicitent les fonctions exécutives, partagent un même réseau neuronal que le contrôle de la tâche motrice qu'est la marche, ce qui n'est pas le cas des tâches de temps de réaction ou de discrimination qui sollicitent des processus de bas niveau. En ce qui concerne l'effet de la complexité, Muir et al. (2012) ont montré que lorsqu'on demande à des seniors souffrant de déficiences cognitives de décompter de 7 en 7 à partir de 100 ou de nommer des noms d'animaux tout en marchant, sans prioriser l'une des deux tâches, la performance de la marche se détériore davantage que lorsqu'on leur demande de décompter de 1 en 1 à partir de 100. Il ressort de ce résultat que chez les seniors souffrant de déficiences cognitives, la complexité de la tâche secondaire induit une instabilité de la marche durant la double-tâche. L'explication de ce résultat par les auteurs est que la condition durant laquelle les participants doivent décompter de 1 en 1 est plus rythmée avec la marche, ce qui favoriserait la marche, alors que dans les deux autres conditions ce rythme est moins probant, ce qui induit la détérioration de la performance de la marche.

L'indice qui reflète l'interférence durant la procédure de la double-tâche est le coût lié à la double-tâche. Ce coût lié à la double-tâche est déterminé en utilisant la formule suivante : Coût double-tâche = (D - S) / S (Beurskens & Bock, 2012) *avec D = performance dans la double-tâche et S = performance dans la simple tâche*. Comme la procédure de double-tâche implique une tâche motrice et une tâche cognitive, ce coût peut être calculé pour la tâche cognitive (coût sur le versant cognitif), mais aussi pour la tâche motrice (coût sur le versant moteur).

II.3.c. Effets du vieillissement

Les effets du vieillissement normal sur la procédure de la double-tâche ont été mis en évidence par plusieurs travaux qui ont été effectués lors des deux dernières décennies (pour une revue voir Beurskens & Bock, 2012). Une grande partie de ces travaux ont investigué le coût de la double-tâche impliquant la marche comme tâche motrice (Hollman, Kovash, Kubik, & Linbo, 2007; Lindenberger, Marsiske, & Baltes, 2000). Dans le cadre du

vieillissement, ces travaux sont d'une importance capitale puisqu'ils apportent des indices nécessaires, par exemple les marqueurs de l'instabilité de la marche chez les seniors, pour pouvoir affiner les stratégies de prévention de la chute chez ces derniers. D'une manière générale, les résultats de ces travaux montrent que le coût de la double-tâche augmente en fonction de l'âge, ce qui traduit la réduction de l'efficience de la performance de la tâche motrice durant la condition de la double-tâche. Contrairement à ces travaux qui ont utilisé la marche comme tâche motrice, quelques rares travaux ont utilisé des tâches motrices fines pour aborder la même question (Albinet et al., 2006; Fraser et al., 2010). Albinet et al. (2006) ont examiné si la réalisation d'une tâche motrice fine (Tâche de Fitts modifiée) de façon concurrente avec une tâche cognitive (GAC) entrainerait un coût lié à la double-tâche plus important chez les seniors comparativement aux jeunes adultes, et de manière plus spécifique, si cette différence se retrouve sur la performance cognitive (versant cognitif) ou sur la performance motrice (versant moteur). Les résultats de cette étude ont montré que les seniors ont un coût de la double-tâche important sur le versant cognitif, ce qui n'a pas été observé chez les jeunes adultes. Dans la même veine, Fraser et al. (2010), en utilisant une tâche motrice fine qui consiste à répondre avec plusieurs doigts et une tâche de jugement sémantique, ont montré que le fait de réaliser les deux tâches de façon concurrente a eu plus d'impact sur les performances motrices des seniors que sur celles des jeunes adultes. En effet, les seniors ont un coût de double-tâche plus important que les jeunes adultes sur le versant moteur, précisément sur le taux de réussite. Cette différence de résultats entre les deux travaux serait certainement due au fait que la méthodologie utilisée était différente. En effet, Albinet et al. (2006) ont manipulé la complexité de la tâche motrice tandis que Fraser et al. (2010) ont manipulé la complexité de la tâche cognitive. Mais nonobstant cette différence de résultats, les deux études montrent qu'avec l'avancée de l'âge, il existe un lien entre le contrôle moteur et le contrôle exécutif.

En revanche, quelques travaux n'ont pas pu établir l'effet de l'âge sur le coût de la double-tâche (Koskas, Saad, Belqadi, & Drunat, 2010 ; Sparrow, Begg, & Parker, 2006). En effet, Koskas et al. (2010), en utilisant la marche et la tâche de calcul (décompter de 2 en 2 à partir de 100) comme double-tâche, n'ont pas pu observer une différence significative entre les jeunes adultes et les seniors. De même, en ayant recours à une méthodologie utilisée dans une étude antérieure (Sparrow, Bradshaw, Lamoureux, & Tirosh, 2002) qui avait montré un effet de l'âge sur le coût de la double-tâche sur la marche, Sparrow et al. (2006) n'ont pas pu répliquer, dans une nouvelle étude, l'effet de l'âge sur le coût de la double-tâche, même

si les seniors montraient un temps de réaction plus long dans la condition double-tâche. L'absence de résultat s'expliquerait par le fait que dans leur première étude, les auteurs ont utilisé une tâche de marche normale alors que dans l'étude de 2006, ils ont utilisé la marche sur tapis roulant. Les divergences qui existent entre les résultats de la littérature proviendraient de la différence méthodologique entre les différents travaux, et plus particulièrement de la nature des tâches utilisées durant la double-tâche. Par exemple Bock, Engelhard, Guardiera, Allmer et Kleinert (2008) ont étudié l'effet de la tâche secondaire sur le coût de la double-tâche en combinant les tâches suivantes : épeler des mots de 18 à 21 lettres ; se rappeler des séquences de symboles ; fermer les boutons d'une veste ; accomplir une tâche de temps de réaction et marcher à vitesse maximale ou sur des sentiers larges/étroits ; marcher sur un tapis roulant ; éviter les obstacles qui ont été présentés sur un tapis roulant à des intervalles irréguliers. Les résultats de leur étude ont montré que la seule combinaison de tâches dans laquelle les performances à la double-tâche étaient nettement plus faibles chez les seniors comparativement aux jeunes adultes était la combinaison nécessitant le traitement temporel de l'information visuelle (par exemple, éviter des obstacles et en même temps réaliser une tâche de temps de réaction visuelle). A notre avis, ce résultat pourrait s'expliquer plus par un conflit sensoriel ou bien par le fait que les seniors ont du mal à passer d'une information à une autre en utilisant le même canal visuel. Dans une deuxième étude, Bock (2008) a exploré l'effet de différentes tâches de marche (marche sur tapis roulant et marche dans un couloir) sur le coût de la double-tâche. Ils sont parvenus à la conclusion que contrairement à la marche normale, la marche sur tapis roulant n'a pas induit un effet de l'âge sur le coût de la double-tâche. En somme, les données de la littérature montrent qu'il y a un effet de l'âge sur le coût de la double-tâche et que cet effet semble dépendre de la nature des tâches impliquées dans la procédure de la double-tâche.

II.3.d. Substrats neuronaux

Les substrats neuronaux qui sont impliqués dans la gestion de la double-tâche, loin d'être spécifiques à une aire cérébrale, dépendraient d'une forte activité ou de l'interaction des zones cérébrales qui sont activées préalablement lors de la réalisation individuelle des tâches qui composent la procédure de la double-tâche (Bunge, Klingberg, Jacobsen, & Gabrieli, 2000 ; Klingberg, 1998). L'un des premiers travaux à examiner le réseau neuronal impliqué dans la gestion de la double-tâche est l'étude de D'Esposito et al. (1995). En utilisant deux tâches cognitives (jugement sémantique et une tâche de rotation spatiale), ces auteurs ont mis en évidence à l'aide de l'IRMf une activation du CPFDL et du CCA durant

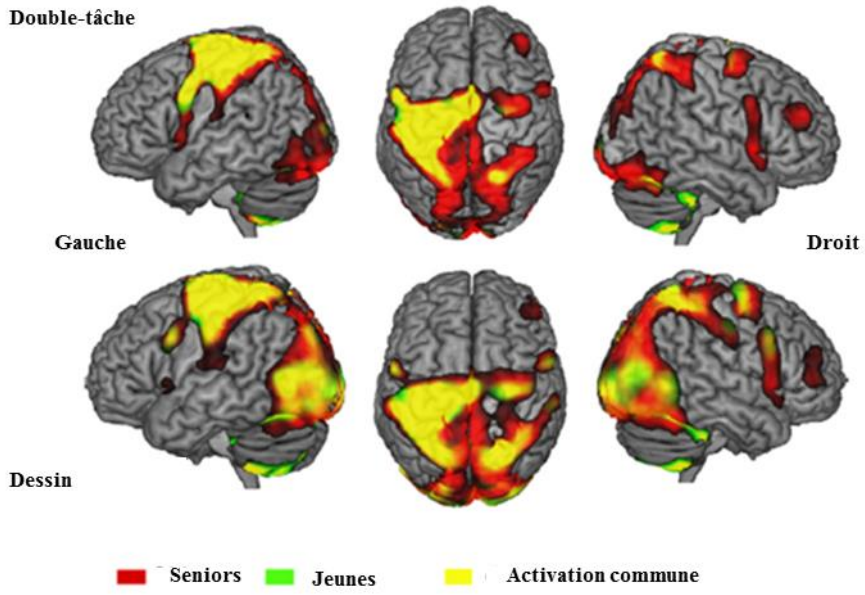
la procédure de la double-tâche. Une autre étude ayant utilisé également deux tâches cognitives (une version visuelle et une version auditive de la tâche de mémoire de travail) a montré, grâce à la TEP, que, durant la condition de la double-tâche, on observe des activations qui se chevauchent entre le CPFDL, le cortex pariétal et le cortex cingulaire (Klingberg, 1998). Il ressort de ces deux travaux que durant la double-tâche impliquant deux tâches cognitives, le CPFDL et le cortex cingulaire jouent un rôle important.

Contrairement à ces premiers travaux qui n'ont utilisé que des tâches cognitives, d'autres études ont examiné les substrats neuronaux de la gestion de la double-tâche avec des tâches cognitivo-motrices chez des jeunes adultes et des seniors. Toutefois l'exploration des substrats neuronaux lors de la double-tâche impliquant de la locomotion est extrêmement complexe à cause des bruits éventuels que les mouvements peuvent induire sur le signal cérébral. Mais le développement de la SPIR, qui est de nos jours l'outil d'imagerie cérébrale le plus approprié pour investiguer les substrats neuronaux durant des tâches motrices, a permis d'aborder cette question. Par exemple, Holtzer et al. (2011) ont montré une activation du CPF durant la condition simple tâche (marche) et lors de la condition de la double-tâche (marcher + donner des lettres de l'alphabet aléatoirement toutes les secondes). Toutefois, l'activation du CPF est significativement plus importante durant la condition de la double-tâche comparativement à la condition simple tâche. De plus, les jeunes adultes ont une activation significativement plus importante que les seniors en condition double-tâche. Ces différents résultats montrent d'une part, que la condition de la double-tâche nécessite plus d'activité hémodynamique que la condition simple tâche et, d'autre part, que cette activité hémodynamique est moins importante chez les seniors comparativement aux jeunes adultes. Tout récemment, en utilisant la tâche n-back et la marche, Fraser, Dupuy, Pouliot, Lesage et Bherer (2016) ont confirmé que durant la procédure de la double-tâche, l'activité hémodynamique était plus importante durant la double-tâche comparativement à la simple tâche chez les jeunes adultes et les seniors. Dans la même veine, Beurskens, Helmich, Rein et Bock (2014) ont investigué l'activité hémodynamique du CPF de jeunes adultes et de seniors en ayant recours à deux tâches différentes dans la procédure de la double-tâche. D'abord, ils ont utilisé les mêmes tâches (marcher et donner des lettres) que Holtzer et al. (2011) et, ensuite, ils ont utilisé la marche et une tâche visuelle complexe. Les résultats montrent que l'activité hémodynamique au niveau du CPF est peu différente entre la condition simple tâche (marche) et les deux conditions de double-tâche (marche + donner des lettres et marche + tâche visuelle) chez les jeunes adultes. En ce qui concerne les seniors,

l'activité hémodynamique sur le CPF entre la simple tâche et la condition marche + donner des lettres n'est pas différente. En revanche, durant la condition marche + tâche visuelle complexe, l'activité hémodynamique sur le CPF diminue (désactivation). Cette désactivation du CPF durant la double-tâche a été également observée chez les jeunes adultes lorsqu'ils ont réalisé simultanément une tâche de locomotion et une tâche exécutive de mise à jour de la mémoire de travail (Lin & Lin, 2016). Même si les mécanismes qui sous-tendent cette désactivation sont difficiles à déterminer, la désactivation traduirait un transfert des ressources de traitement du CPF à d'autres régions cérébrales lorsque les seniors ou les jeunes adultes sont confrontés à la procédure de la double-tâche avec une tâche secondaire exigeante (Lin & Lin, 2016). Ainsi, il serait possible que différentes stratégies d'activation entre les régions cérébrales liées à la gestion de la double-tâche se mettent en place, conduisant à la désactivation du CPF durant la double-tâche. Mais dans ces deux études, le système SPIR utilisé ne permettait pas de mesurer l'activité hémodynamique dans toutes les zones cérébrales pour investiguer ces stratégies d'activation. Par ailleurs, d'autres travaux ont montré que durant la double-tâche (soulever alternativement les pieds et réaliser une tâche de calcul), les seniors peuvent avoir une activité hémodynamique du CPF plus importante comparativement aux jeunes adultes (Ohsugi, Ohgi, Shigemori, & Schneider, 2013). Cette augmentation de l'activité hémodynamique a été interprétée par les auteurs comme étant celle nécessaire pour maintenir l'attention nécessaire à la réalisation de la double-tâche. Cette augmentation d'activation a été aussi observée par Maidan et al. (2016) chez des seniors sains comparativement à leurs homologues atteints de la maladie de Parkinson durant la double-tâche. En effet, en soumettant les deux groupes de seniors à la procédure de la double-tâche (marche + tâche de soustraction), les auteurs ont démontré que durant la condition de double-tâche, seuls les seniors sains ont une augmentation de l'activité hémodynamique sur le CPF, mais également un faible coût de la double-tâche. Ces résultats soulignent le rôle de l'intégrité du CPF dans la gestion de la double-tâche. En somme, les différentes études ayant exploré l'activité cérébrale lors de la procédure de la double-tâche impliquant des tâches cognitivo-motrices montrent des résultats divergents en ce qui concerne l'activité du CPF. Cette divergence pourrait s'expliquer par le niveau d'exigence des tâches. En effet, si les tâches sont trop exigeantes, il pourrait y avoir une désactivation du CPF au profit d'autres aires cérébrales qui, pour le moment, ne sont pas encore identifiées.

L'une des rares études ayant examiné l'activité cérébrale durant la procédure de la double-tâche impliquant une tâche motrice fine à l'aide de l'IRMf est l'étude de Van Impe

et al. (2011). En effet les auteurs ont demandé à des jeunes adultes et des seniors de réaliser en simple tâche et en double-tâche une tâche de calcul (addition) et le dessin d'un cercle, en explorant les substrats neuronaux dans les différentes conditions. Les résultats ont montré que durant la tâche de dessin, les jeunes adultes ainsi que les seniors ont activé l'aire sensorimotrice, l'aire motrice supplémentaire mais aussi le cortex occipital. En plus de ces aires cérébrales, les seniors ont sollicité le CPFVL et l'aire pré-motrice. Durant la tâche de calcul, l'activation a été observée dans l'aire motrice supplémentaire, l'aire pré-motrice supplémentaire et enfin dans l'aire de Broca. En ce qui concerne l'exécution de la double-tâche, les aires cérébrales activées sont les mêmes que celles activées lors de la réalisation de chacune des tâches en condition simple tâche (voir Figure 4). Les résultats de cette étude ont montré qu'il n'y a pas d'aires cérébrales spécifiques dédiées à la réalisation de la double-tâche. Les auteurs suggèrent de prendre en compte le réseau neuronal impliqué dans chaque tâche qui compose la procédure de la double-tâche pour pouvoir examiner le degré d'implication de ces réseaux dans la réalisation de la double-tâche.



***En rouge** : les aires cérébrales activées uniquement chez les seniors - **En vert** : les aires cérébrales activées uniquement chez les jeunes adultes - **En jaune** : les aires cérébrales activées chez les jeunes adultes et les seniors.*

Figure 4 : Aires cérébrales impliquées dans la procédure de la double-tâche avec une tâche motrice fine chez les jeunes adultes et les seniors (Extrait de Van Impe et al., 2011).

Les différents travaux qui portent sur la procédure de la double-tâche (marche/tâche motrice fine et une tâche cognitive) s'accordent sur l'influence de l'âge sur le coût de la double-tâche. Toutefois, cet effet semble dépendre de la nature des tâches qui composent la double-tâche. Par exemple, l'influence de l'âge sur la performance de la double-tâche est plus marquée lorsque les deux tâches qui composent la double-tâche sollicitent du traitement visuel. En ce qui concerne les substrats neuronaux qui sont impliqués dans la double-tâche, l'ensemble des travaux tend à montrer que le réseau neuronal dépendrait principalement de ceux impliqués dans les tâches qui constituent la double-tâche.

Dans cette première partie de notre Chapitre nous avons eu pour but de faire le point sur les effets du vieillissement sur les fonctions exécutives, particulièrement sur l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion de la double-tâche. La synthèse des travaux présentés dans cette partie montrent d'une manière générale que le vieillissement induit une réduction de ces différentes fonctions exécutives. Toutefois, en ce qui concerne la fonction d'inhibition, l'effet de l'âge est plus marqué sur l'inhibition contrôlée que l'inhibition automatique. De plus, dans le cadre de la gestion de la double-tâche, la méthodologie utilisée (choix des tâches de la double-tâche) semble déterminante pour observer l'effet de l'âge. Un autre point important qui ressort des différents travaux portant sur les différentes fonctions exécutives est que, même s'il y a plusieurs aires cérébrales qui ont été identifiées dans les réseaux neuronaux qui sous-tendent les fonctions exécutives, le CPF reste le cortex qui est commun aux différents réseaux neuronaux.

Partie 2 - Les modèles neurophysiologiques du vieillissement cognitif

Le développement des techniques d'imagerie cérébrale a permis d'explorer en détail les réseaux neuronaux qui sont impliqués dans la réalisation de différentes tâches exécutives. L'ensemble de ces travaux a permis de se rendre compte que l'activité cérébrale chez les seniors est caractérisée, d'une part, par des sur-activations et sous-activations de certaines aires cérébrales et, d'autre part, par des activations additionnelles et des changements de régions d'activations cérébrales. Afin de mieux rendre compte de ces modifications fonctionnelles, plusieurs modèles neurophysiologiques ont été établis. Dans cette deuxième partie de notre premier Chapitre, nous allons aborder ces différents modèles neurophysiologiques.

I. Réorganisation intra-hémisphérique ou modèle PASA

Le modèle PASA (*Posterior-Anterior Shift in Aging*), présenté pour la première fois par Grady et al. (1994), suggère que les seniors recrutent davantage les aires cérébrales antérieures afin de compenser la réduction d'activation des aires cérébrales postérieures (Davis, Dennis, Daselaar, Fleck, & Cabeza, 2008). Pour objectiver ce modèle, les auteurs se sont servis de l'IRMf durant des tâches de récupération en mémoire épisodique et de perception visuelle. Toutefois, ce patron d'activation a été déjà observé dans diverses études ayant utilisé différentes tâches ayant recours à des fonctions cognitives comme l'attention (Madden et al., 2002) ; la perception visuelle (Grady, 2000) ; le traitement visuo-spatial (Meulenbroek, Petersson, Voermans, Weber, & Fernandez, 2004) ; la mémoire de travail (Rypma & D'Esposito, 2000) ; l'encodage en mémoire épisodique (Dennis, Daselaar, & Cabeza, 2007) ; et la récupération en mémoire épisodique (Cabeza et al., 2004). Mais à la différence de ces travaux, l'étude de Davis et al. (2008) a abordé trois points majeurs qui ont permis de mieux cerner le modèle PASA. D'abord, les auteurs ont cherché à confirmer que le modèle PASA reflète réellement les effets de l'âge plutôt que les effets de la difficulté de la tâche. Pour ce faire, ils ont apparié des jeunes adultes et des seniors en se basant sur leurs performances dans la tâche de récupération en mémoire épisodique et dans la tâche de perception visuelle. L'analyse des activations a été effectuée chez les jeunes adultes et les seniors qui avaient des performances similaires. Les résultats ont montré qu'indépendamment de la difficulté de la tâche, l'activation au niveau occipital était plus prononcée chez les jeunes adultes comparativement aux seniors. Par contre, au niveau du

CPF, l'activation était plus importante chez les seniors. Ce résultat montre que les changements de patron d'activation dans le modèle PASA ne sont pas dus à la difficulté des tâches. Les auteurs ont également testé les prédictions du modèle par des analyses corrélationnelles. Ils ont observé une corrélation positive entre l'activité du CPF et la performance comportementale, et une corrélation négative entre l'activité du CPF et l'activité du cortex occipital, uniquement chez les seniors. Ceci confirme que l'activation du CPF vient compenser la faible activation du cortex occipital durant les tâches cognitives. Enfin, les auteurs ont démontré que le modèle PASA s'observe également dans le réseau par défaut (*default mode network*), composé de certaines aires frontales, pariétales, médio-temporales et occipitales, qui est connu pour être activé à l'état de repos et se désactiver durant des tâches cognitives (Angel & Isingrini, 2015). En effet, les auteurs ont constaté que chez les seniors, durant la réalisation des tâches de l'étude, la désactivation de la région médiane postérieure (précuneus) était réduite alors que la désactivation de la région médiane antérieure (CPF médian) était plus importante. Ce résultat a amené les auteurs à suggérer que le modèle PASA ne s'observe pas uniquement sur les activations mais également sur les désactivations.

II. Dédifférenciation inter-hémisphérique ou modèle HAROLD

Le modèle HAROLD (*Hemispheric Asymmetry Reduction in Old Adults*), proposé par Cabeza (2002), montre que, dans les mêmes circonstances, l'activité préfrontale durant des tâches cognitives tend à être moins latéralisée chez les seniors que chez les jeunes adultes. Par exemple, Cabeza et al. (1997) en étudiant l'effet de l'âge sur l'encodage et le rappel en mémoire épisodique ont constaté que, durant le rappel, les jeunes adultes activaient le CPF droit alors que les seniors activaient le CPF de manière bilatérale. Les preuves ou démonstrations de ce modèle ont été données à travers d'autres études qui ont investigué plusieurs domaines cognitifs comme la récupération en mémoire épisodique (Bäckman et al., 1997), l'encodage en mémoire épisodique (Stebbins et al., 2002), la mémoire de travail (Reuter-Lorenz et al., 2000), la perception (Grady, Bernstein, Beig, & Siegenthaler, 2002) et le contrôle d'inhibition (Nielson et al., 2002). Les possibles fonctions de cette réduction de la latéralisation hémisphérique sont abordées dans la littérature par deux hypothèses : l'hypothèse compensatoire et l'hypothèse de dédifférenciation. L'hypothèse compensatoire soutient le fait que cette réduction de latéralisation aiderait les seniors à compenser les déficits neurodégénératifs (Cabeza et al., 1997). Cette hypothèse s'appuie principalement sur la relation entre les performances cognitives et l'activité cérébrale. Par exemple, l'une

des preuves de cette hypothèse est que les seniors qui montrent une activation bilatérale du CPF ont une performance comportementale meilleure (temps de réaction plus court) durant une tâche de mémoire de travail que leurs homologues qui n'activent pas le CPF de façon bilatérale (Reuter-Lorenz et al., 2000). Ainsi, il se peut que pour faire face à l'exigence de la tâche, ces seniors sollicitent d'autres aires cérébrales. La dédifférenciation représente le phénomène inverse de la différenciation fonctionnelle qui s'opère au cours de l'enfance. La dédifférenciation a été utilisée à la base pour expliquer l'augmentation de la corrélation entre les mesures comportementales chez les seniors (Baltes & Lindenberger, 1997). Elle a été adoptée en neuro-imagerie parce qu'elle semble caractériser également l'activité cérébrale chez les seniors. L'hypothèse de dédifférenciation dans le cadre du modèle HAROLD soutient l'idée que le manque de latéralisation observé chez les seniors n'est qu'un effet du vieillissement et que l'activation bilatérale n'aurait aucune fonction spécifique. En d'autres termes, la bilatéralisation reflèterait la difficulté de recruter des mécanismes neuronaux spécialisés (Li & Lindenberger, 1999). La preuve de cette dédifférenciation a été donnée par Dennis et Cabeza (2011). En effet, les auteurs en utilisant l'IRMf ont examiné l'effet de l'âge sur les régions cérébrales activées lors d'un apprentissage explicite et d'un apprentissage implicite. Ils ont constaté que sur le plan comportemental les jeunes adultes ne se sont pas différenciés des seniors durant les deux formes d'apprentissage. Sur le plan cérébral, les résultats montrent que les jeunes adultes et seniors ont activé la région médiane du lobe temporal lors de l'apprentissage explicite et le striatum durant l'apprentissage implicite. Cependant ces activations sont significativement plus importantes chez les jeunes adultes comparativement aux seniors. Par ailleurs, les seniors ont recruté en plus du striatum, la région médiane du lobe temporal lors de l'apprentissage implicite. Enfin, une interaction entre le type d'apprentissage et l'âge a été observée sur les activations. Cette interaction montre que les jeunes adultes activent préférentiellement la région médiane du lobe temporal pour l'apprentissage explicite et le striatum pour l'apprentissage implicite. Cette préférence n'a pas été observée chez les seniors en ce qui concerne le recrutement des aires lors des apprentissages. Sur la base de ces résultats, les auteurs suggèrent alors qu'au cours du vieillissement les réseaux neuronaux impliqués dans les deux formes d'apprentissages deviennent moins spécialisés.

Les travaux de Cabeza, Anderson, Locantore et McIntosh (2002) ont testé ces deux hypothèses en contrastant des seniors ayant une bonne ou une moins bonne performance, et des jeunes adultes, sur une tâche de rappel de mémoire et en examinant leurs patrons

d'activation cérébrale respectifs au niveau du CPF. Les résultats de cette étude penchent pour l'hypothèse compensatoire. En effet, sur le plan comportemental, les résultats ont montré que les jeunes adultes et les seniors bons performeurs ont une performance comportementale significativement supérieure à celle des seniors mauvais performeurs. Au niveau cérébral, durant la tâche de rappel, les jeunes adultes montrent une activation significative sur le CPFDL et le frontopolaire droits. Quant aux seniors mauvais performeurs, ils activent exactement les mêmes régions que les jeunes adultes, bien que l'activation du CPFDL soit plus faible que chez les jeunes adultes et que l'activation frontopolaire soit plus forte que chez les jeunes adultes. En ce qui concerne les seniors bons performeurs, ils ont également montré une activation plus forte que les jeunes adultes dans le frontopolaire droit, mais pas dans le CPFDL droit. Par ailleurs, les seniors bons performeurs ont montré une activation au niveau du frontopolaire gauche qui n'est pas observée chez les jeunes adultes ni chez les seniors mauvais performeurs. Ces résultats suggèrent qu'en termes de compensation fonctionnelle, une activité supplémentaire dans le même hémisphère est moins efficace que le recrutement de régions homologues dans l'hémisphère contralatéral. D'autres travaux ont montré que le modèle HAROLD ne s'observe pas uniquement au niveau des lobes préfrontaux mais aussi aux niveaux temporal et pariétal (Grady, McIntosh, Horwitz, & Rapoport, 2000) et sous-cortical (Maguire & Frith, 2003).

III. Utilisation compensatoire de circuits neuronaux ou modèle CRUNCH

Le modèle CRUNCH (*Compensation-Related Utilization of Neural Circuits Hypothesis*) vise à clarifier les sous-activations et les sur-activations cérébrales observées chez les seniors dans certaines conditions (Angel & Isingrini, 2015). Ce modèle développé par Reuter-Lorenz et Cappell (2008) explique que l'inefficacité du traitement due au vieillissement du cerveau entraîne, chez les seniors, le recrutement d'autres aires cérébrales (sur-activation) pour atteindre le même niveau de performance que les jeunes adultes. Cette sur-activation s'observe durant des tâches cognitives à faible charge mentale au niveau du CPF, ce qui permet aux seniors d'avoir des performances comportementales équivalentes ou s'approchant de celles des jeunes adultes. En revanche, lorsque la tâche devient complexe, l'activation chute (sous-activation) et la performance comportementale des seniors diminue. En somme, l'activation compensatoire est efficace à de faibles charges mentales. Mais, lorsque la charge mentale augmente, un plafond de ressources est atteint, conduisant à un traitement insuffisant et par conséquent à des diminutions des performances

comportementales chez les seniors lors de tâches très difficiles (Reuter-Lorenz & Cappell, 2008). Les auteurs suggèrent également que la capacité compensatoire est améliorée par l'exercice physique et autres interventions appliquées à l'âge adulte ou tout au long de la vie. Les prédictions de sous-activation et de sur-activation du modèle CRUNCH ont été confirmées par d'autres travaux qui ont utilisé prioritairement des tâches de mémoire de travail (Cappell, Gmeindl, & Reuter-Lorenz, 2010 ; Carp, Gmeindl, & Reuter-Lorenz, 2010 ; Mattay et al., 2006 ; Schneider-Garces et al., 2010). D'autres travaux comme par exemple celui d'Angel, Fay, Bouazzaoui et Isingrini (2011) ont confirmé les prédictions du modèle CRUNCH durant une tâche de mémoire épisodique au niveau pariétal. En effet, ces derniers ont constaté que l'activation des deux hémisphères a permis l'augmentation de la performance comportementale chez les seniors et que le degré de latéralité médiatise les différences de performances comportementales chez les seniors.

IV. L'hypothèse de l'efficience neurale

L'hypothèse de l'efficience neurale a été introduite dans la littérature pour expliquer les différences individuelles en ce qui concerne les capacités cognitives humaines (Haier, Siegel, Tang, Abel, & Buchsbaum, 1992b). Selon les auteurs, cette efficience dériverait de la réduction de l'activité des zones cérébrales non pertinentes pour la réalisation d'une tâche cognitive ainsi qu'une utilisation plus ciblée des zones cérébrales spécifiques à une tâche cognitive. L'efficience neurale signifierait donc que le cerveau des meilleurs performeurs utiliserait moins de ressources énergétiques pour faire face à une tâche cognitive en ne sollicitant que les aires cérébrales indispensables pour réaliser cette tâche (Neubauer & Fink, 2009). Plusieurs facteurs comme par exemple le genre, la nature de la tâche (Jaušovec & Jaušovec, 2005) et la complexité de la tâche (Neubauer & Fink, 2009) peuvent modifier l'efficience neurale. Les quelques études qui ont abordé la question du genre ont montré que l'effet du genre sur l'efficience neurale dépendrait de la nature de la tâche. En effet, ces études ont montré une corrélation négative entre l'activation cérébrale et la performance chez les hommes durant une tâche spatiale (Neubauer, Fink, & Schrausser, 2002) alors que cette corrélation négative a été observée chez les femmes durant une tâche verbale (Neubauer, Grabner, Fink, & Neuper, 2005). Un autre facteur qui peut impacter l'efficience neurale est la complexité de la tâche. Dans la littérature, il a été montré que les bons performeurs ont une activation cérébrale faible durant une tâche cognitive à faible niveau de difficulté, et que cette activation cérébrale augmente lorsque la tâche cognitive devient complexe. Toutefois, le phénomène inverse se produit chez les mauvais performeurs

(Neubauer & Fink, 2009). Récemment avec la SPIR, Di Domenico, Rodrigo, Ayaz, Fournier et Ruocco (2015) ont constaté, en manipulant le niveau de difficulté d'une tâche de prise de décision, que les bons performeurs ont une activité hémodynamique faible sur le gyrus frontal inférieur durant le niveau de difficulté faible alors que cette activité hémodynamique augmente lors du niveau de difficulté élevé. En revanche, chez les mauvais performeurs, l'activité hémodynamique est élevée au niveau de difficulté faible et diminue légèrement lorsque le niveau de difficulté augmente. Enfin, il a été démontré que l'apprentissage peut modifier l'efficience neurale (Haier et al., 1992a). En effet, après 4 à 8 semaines d'entraînement à une tâche visuo-spatiale, les auteurs ont constaté que l'activation cérébrale diminue significativement par rapport à l'activation cérébrale avant l'apprentissage chez les meilleurs performeurs. L'hypothèse de l'efficience neurale a reçu la preuve des travaux qui ont utilisé des tâches comme la tâche n-back (Micheloyannis et al., 2006) ou la tâche de résolution de problème (Jaušovec, 2000). D'autres travaux ayant soutenu cette hypothèse ont été recensés dans la revue de littérature de Neubauer et Fink (2009). Bien que l'hypothèse de l'efficience neurale soit une hypothèse intéressante, quelques travaux ont obtenu des résultats qui ne confirment pas cette dernière (Neubauer & Fink, 2009). Par exemple Lamm, Fischmeister et Bauer (2005) ont examiné l'activité cérébrale chez des bons et mauvais imageurs durant une tâche d'imagerie visuo-spatiale qui consistait à présenter en 3D deux cubes aux participants. Les participants devaient dire si les deux cubes étaient identiques ou pas. Contrairement à l'hypothèse de l'efficience neurale, les auteurs n'ont observé aucune différence significative d'activation cérébrale entre les bons et les mauvais imageurs durant la réalisation de la tâche.

V. La théorie de l'échafaudage du vieillissement cognitif ou modèle STAC

Le modèle STAC (*Scaffolding Theory of Aging and Cognition*) proposé par Park et Reuter-Lorenz (2009) intègre à la fois les détériorations neurocognitives et la plasticité cérébrale qui s'opèrent au cours de la vie. L'échafaudage est un processus normal qui implique l'utilisation et le développement de circuits neuronaux complémentaires pour atteindre un objectif cognitif particulier. Ce modèle suggère que la performance comportementale est maintenue à un niveau relativement élevé avec l'avancée de l'âge, malgré la détérioration fonctionnelle cérébrale, en raison de l'engagement des échafaudages compensatoires. Le modèle STAC est représenté par des sur-activations principalement dans le cortex frontal, mais peut inclure d'autres aires au niveau pariétal, médio-temporal et occipital (Reuter-Lorenz & Park, 2010). Pour les auteurs, les mécanismes de neurogénèse,

de synaptogenèse et d'angiogenèse restent toujours fonctionnels même à un âge avancé pour forger de nouveaux circuits de remplacements. De plus, cet échafaudage de nouveaux circuits neuronaux serait influencé par les expériences de la vie (le niveau d'éducation, l'entraînement, une activité mentale stimulante). Les auteurs de ce modèle précisent que l'aspect le plus important de ce modèle est qu'il ne s'opère pas uniquement au cours du vieillissement puisque, tout au long de la vie, l'individu est confronté à des défis auxquels il doit s'adapter de façon permanente. Les défis peuvent être extrinsèques (nouveauté, situation imprévue, augmentation de la complexité d'une tâche) ou intrinsèques (altération métabolique ou structurelle du circuit neuronal) (Park & Reuter-Lorenz, 2009). Ce modèle STAC pourrait donc être observé tout au long de la vie lorsque les exigences de l'environnement deviennent particulièrement importantes. Un argument empirique en faveur de ce modèle peut être trouvé dans une étude antérieure menée par Petersen, Van Mier, Fiez et Raichle (1998). En effet, les auteurs ont examiné l'activité cérébrale lors de l'acquisition de nouvelles compétences verbales (générer des verbes suite à la présentation d'un nom) et motrices (tracé d'un labyrinthe). Ils ont constaté, au début de l'acquisition, que l'activité cérébrale était significative sur le cortex frontal gauche, le cortex cingulaire et l'hémisphère cérébelleux. En revanche, lorsque les compétences sont acquises, l'activité s'observe sur le cortex insulaire. Ces résultats montrent que pour acquérir une nouvelle compétence, un ensemble initial de circuits neuronaux doit être engagé et développé pour servir de réseau neuronal de base pour la performance des tâches dans les premières étapes d'acquisition. Toutefois, lorsque l'apprentissage progresse, le réseau neuronal de base devient moins large. Il faut noter que très peu de travaux aujourd'hui apportent des preuves empiriques directes de ce modèle récent.

En résumé

Les différents travaux exposés dans ce premier Chapitre montrent :

- Les effets délétères de l'avancée de l'âge sur l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion de la double-tâche. D'une manière générale, les performances durant des tâches impliquant ces différentes fonctions sont réduites chez les seniors. Toutefois, au niveau de l'inhibition, l'effet de l'âge est sélectif puisque seuls les processus d'inhibition contrôlée vont être touchés, alors que les processus d'inhibition automatique vont être préservés. En ce qui concerne la gestion de la double-tâche, les effets délétères de l'âge vont être surtout observés en fonction de la nature des tâches utilisées dans la procédure de la double-tâche.

- Le réseau neuronal impliqué dans l'inhibition contrôlée, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion de la double-tâche est un réseau composé de plusieurs aires cérébrales. Mais le cortex préfrontal est une aire cérébrale qui joue un rôle prépondérant dans ces trois fonctions.

- Enfin, il existe dans la littérature plusieurs modèles neurophysiologiques (PASA, HAROLD, CRUNCH, STAC et l'efficience neurale) pour caractériser l'activation cérébrale chez les seniors durant la réalisation de tâches cognitives. Parmi ces modèles neurophysiologiques, le modèle CRUNCH est celui qui émet réellement des prédictions sur l'évolution de l'activité cérébrale en fonction de la complexité de la tâche. Comme dans notre thèse nous avons fait le choix d'examiner l'évolution de l'activité hémodynamique en fonction de la complexité de la tâche, ce modèle nous apparaît être le modèle adéquat actuellement.

Chapitre 2

Exercice physique & vieillissement cognitif

Partie 1 - Exercice physique et fonctions exécutives

I. L'exercice physique et ses composantes

Aujourd'hui, dans la littérature, plusieurs travaux ont prouvé d'une manière générale qu'il existe une influence positive de l'exercice physique sur la cognition (Brown et al., 2010 ; Smiley-Oyen et al., 2008 ; Voelcker-Rehage, Godde, & Staudinger, 2010). Afin de mieux comprendre les effets de l'exercice physique sur la cognition, il est important de définir certains termes spécifiques comme l'activité physique, l'exercice, la condition physique.

L'activité physique est définie comme tout mouvement du corps produit par les muscles squelettiques et qui induit une augmentation substantielle de la dépense énergétique (Caspersen, Powell, & Christenson, 1985). En dépit du fait que les termes activité physique et exercice physique sont souvent utilisés de manière interchangeable, il est important de préciser la différence entre les deux termes. En effet, l'exercice physique est un sous-ensemble d'activités physiques qui est planifié, structuré et répétitif dont le but est d'améliorer ou de maintenir la condition physique (Shephard & Balady, 1999). Selon les mêmes auteurs, la condition physique est un ensemble d'attributs que les personnes ont ou atteignent et qui se rapportent à la capacité à réaliser une activité physique. La condition physique est un concept qui regroupe notamment la condition physique cardiorespiratoire et la condition physique sensorimotrice. La condition physique cardiorespiratoire inclut les activités d'endurance tandis que la condition physique sensorimotrice inclut la souplesse, l'agilité, l'équilibre et la coordination motrice fine. Parmi les composantes de la condition physique, la condition physique cardiorespiratoire est la composante qui est souvent en relation avec les améliorations des fonctions exécutives (Brown et al., 2010 ; Smiley-Oyen et al., 2008). Mais en plus de la condition physique cardiorespiratoire, il y a aussi la condition physique sensorimotrice qui joue un rôle non négligeable sur les fonctions cognitives, surtout dans des tâches qui évaluent la vitesse de la perception visuelle (Voelcker-Rehage et al., 2010). Dans les sections qui vont suivre nous allons donc aborder ces deux composantes de la condition physique plus en détail en les définissant et en exposant les moyens qui permettent de les mesurer.

II. Condition physique cardiorespiratoire

II.1. La notion de condition physique cardiorespiratoire

L'*American College of Sports Medicine* (ACSM) définit la condition physique cardiorespiratoire comme la capacité à réaliser une activité physique dynamique qui sollicite les grands groupes musculaires de façon prolongée avec une intensité modérée à élevée (ACSM, 2006). Elle dépend étroitement de l'intégrité des systèmes cardiovasculaire, respiratoire et musculo-squelettique (Hayes, Hayes, Cadden, & Verfaellie, 2013). La condition physique cardiorespiratoire est évaluée par différentes méthodes qui peuvent être soit des tests de laboratoire, soit des tests de terrain, soit des questionnaires.

II.2. Mesures de la condition physique cardiorespiratoire

II.2.a. Test de laboratoire

La méthode de référence qui permet d'évaluer la condition physique cardiorespiratoire est l'épreuve d'effort maximal qui s'effectue sur un tapis roulant ou sur un cycloergomètre (Hayes et al., 2013). Au cours de ce test, il est demandé au participant d'effectuer un effort physique à charge incrémentielle. La consommation maximale d'oxygène (VO_2max) du participant durant ce test est déterminée par l'analyse des gaz contenus dans l'air inspiré et expiré. Le meilleur critère qui permet de s'assurer que le participant a atteint la VO_2max est l'observation d'un plateau d'extraction d'oxygène (< 1.5 $ml.kg.min^{-1}$) malgré l'augmentation de la charge (Vandewalle, 2004). Toutefois, ce plateau n'est pas toujours observé (Doherty, Nobbs, & Noakes, 2003) et donc l'atteinte de la VO_2max va se baser sur la réunion d'autres critères comme : la fréquence cardiaque supérieure à 95% de la fréquence cardiaque maximale théorique, le quotient respiratoire supérieur ou égal à 1.1 ou encore le taux de lactatémie supérieur à 8 mmol/L (Lacour & Flandrois, 1977). En l'absence de test de laboratoire qui est un protocole coûteux, individuel et coûteux en temps, les tests de terrain (maximaux ou sous-maximaux) peuvent être utilisés pour pouvoir estimer la consommation maximale d'oxygène. L'utilisation des tests de terrain se justifie aussi par le fait que les sédentaires et les personnes âgées n'atteignent pas souvent les critères de maximalité, et l'épreuve d'effort peut être dangereuse pour ces personnes.

II.2.b. Tests de terrain

Les tests de terrain sont des tests reconnus par l'ACSM mais également par la Société Française de Médecine de l'Exercice et du Sport pour compléter les tests de laboratoire. Ils sont utilisés dans plusieurs travaux pour pouvoir mesurer indirectement la VO_2max. Ils peuvent être à charge incrémentée (test triangulaire) ou constante (test rectangulaire). Les tests de terrain qui sont souvent utilisés dans les travaux qui visent à évaluer la VO_2max sont : le test Vameval (Cazorla, 1990) ; le test de marche de 2 km (Oja, Laukkanen, Pasanen, Tyry, & Vuori, 1991) ; le test de Rockport (Kline et al., 1987) ; et le step test (Petrella & Wight, 2000). Dans le cadre de nos travaux, nous avons utilisé le test de Vameval pour évaluer la VO_2max chez les jeunes adultes dans l'étude 1A.

Le test Vameval

Le test Vameval est une épreuve progressive de course qui permet d'évaluer la vitesse maximale aérobie. Le test commence à une vitesse de 8 Km/h et cette vitesse est progressivement incrémentée par paliers d'une minute avec un incrément de 0.5 Km/h toutes les minutes. Durant ce test, le participant doit courir sur une piste d'athlétisme sur laquelle sont disposés des plots tous les 20 mètres. Le rythme de la course que doit respecter le participant est donné par une bande sonore qui émet des sons à intervalles réguliers. Lorsque le participant n'arrive plus à respecter ce rythme de course (retard de 2 à 3 m), il s'arrête, et cette vitesse permettra d'extrapoler sa VO_2max.

II.2.c. Questionnaires

En l'absence des tests de laboratoire et de terrain, les questionnaires d'activités physiques auto-rapportés peuvent être utilisés pour estimer la VO_2max. Même si les questionnaires sont soumis à des incertitudes et surtout à de la subjectivité (Rzewnicki, Vanden Auweele, & de Bourdeaudhuij, 2003 ; Shephard, 2003), ils sont corrélés avec des mesures objectives de VO_2max (Bowles, Fitzgerald, Morrow, Jackson, & Blair, 2004). Plusieurs questionnaires ont été utilisés dans le cadre de nos travaux. Plus précisement nous avons utilisé l'échelle de Jackson (Jackson et al., 1990) afin d'estimer la VO_2max. Dans le souci de compléter les données de ce premier questionnaire, nous avons utilisé deux autres questionnaires qui, même s'ils ne mesurent pas la VO_2max, méritent d'être présentés dans cette partie. Il s'agit du '*Modifiable Activity Questionnaire*' (MAQ) (Kriska et al., 1990) qui mesure le niveau d'activité physique durant les 12 derniers mois, et du '*Historical Leisure*

Activity Questionnaire' (HLAQ), qui mesure quant à lui le niveau d'activité physique tout au long de la vie (Kriska et al., 1988).

L'échelle de Jackson

L'échelle de Jackson (voir Annexe 1) consiste à demander au participant d'estimer sa pratique d'activité physique sur les six derniers mois sur une échelle qui va de 0 à 7 (8 niveaux). L'estimation du participant constitue le score de Jackson. Pour déterminer la VO_2max, on utilise l'équation de Jackson : $VO_2max = 56.363 + 1.92 \times$ (score de Jackson) - $0.381 \times$ (âge) - 0.754 (IMC) + $10.987 \times$ (femme = 0, homme = 1), qui se base sur l'âge, le sexe, le score après remplissage de l'échelle et l'indice de masse corporelle (IMC). Cette échelle a été développée et validée par Jackson et al. (1990) sur une population de 2009 personnes dont l'âge était compris entre l8 et 70 ans. De plus, les auteurs ont montré qu'elle a une bonne précision en comparant l'estimation de VO_2max faite avec cette échelle avec celle effectuée avec le test sous-maximal d'Astrand[1] (Astrand & Rhyming, 1954). Une adaptation de ce questionnaire a été développée et validée par d'autres équipes de recherche (Jurca et al., 2005 ; Mailey et al., 2010). Dans le domaine de la recherche, ce questionnaire a été utilisé pour estimer le niveau cardiorespiratoire des seniors dont l'âge moyen était de 65.14 ans (McAuley et al., 2011).

HLAQ

Le HLAQ (voir Annexe 2) développé et validé par Kriska et al. (1988) permet de quantifier la pratique d'activité physique de loisirs et d'évaluer la dépense énergétique moyenne par semaine tout au long de la vie. Elle s'exprime en Mets-h/semaine. Durant le remplissage de ce questionnaire, il est demandé au participant de rapporter la fréquence, le type, l'intensité et le nombre d'heures d'activité physique qu'il a fait durant différentes périodes d'âge (6 à 18 ans - 19 à 34 ans - 35 à 54 ans - 55 ans et plus). La dépense énergétique est calculée en suivant trois étapes. La première étape consiste à estimer en heures par semaine la participation moyenne pour chaque activité réalisée dans une période d'âge. Ensuite la deuxième étape consiste à multiplier la participation moyenne de chaque activité par sa dépense énergétique qui se trouve dans le compendium établi par Ainsworth et al. (2000) pour obtenir la dépense énergétique par activité dans la période d'âge. Cette dépense

[1] Le test sous-maximal d'Astrand consiste à déterminer la valeur probable de la VO_2max à partir de la mesure de la fréquence cardiaque maximale lors d'un travail musculaire sous-maximal pendant 6 minutes sur un ergomètre. Après un échauffement, le test est réalisé avec une incrémentation de charge constante par paliers de 2 -3 minutes. Enfin la VO_2max est déterminée à partir du monogramme d'Astrand & Rhyming (1954).

énergétique s'exprime alors en Mets-H/semaine. Enfin la dernière étape consiste à faire la somme de la dépense énergétique de toutes les activités. Dans la littérature, ce questionnaire a été utilisé pour distinguer des seniors actifs et sédentaires (Boucard et al., 2012 ; Canivet et al., 2015).

MAQ

Le MAQ (voir Annexe 3), très proche du HLAQ, utilise le même principe que ce dernier. A l'inverse du HLAQ, il ne mesure pas la dépense énergétique tout au long de la vie, mais seulement au cours des douze derniers mois. Ainsi, il complète les informations recueillies avec le HLAQ particulièrement sur la dernière année. Comme le HLAQ, la dépense énergétique calculée par le MAQ s'exprime en Mets-h/semaine. Ce questionnaire a été développé et validé par des travaux qui ont porté sur une population âgée de 10 à 59 ans (Kriska et al., 1990 ; Schulz, Harper, Smith, Kriska & Ravussin, 1994). La mesure effectuée par ce questionnaire corrèle positivement (r = 0.31) avec celle réalisée avec un podomètre (Berger et al., 2013). Ce questionnaire a permis de suivre le niveau d'activité physique d'adultes (45-64 ans) pendant trois ans (Touvier et al., 2010).

II.3. Effets du viellissement et de l'exercice physique sur la condition physique cardiorespiratoire

Les effets du vieillissement et de l'exercice physique sur la condition physique cardiorespiratoire sont bien documentés (Jackson, Sui, Hébert, Church, & Blair, 2009). L'étude longitudinale de Fleg et al. (2005) effectuée chez 375 femmes et 435 hommes sur une durée de 20 ans a montré que le pic de consommation d'oxygène par unité de temps diminue chez les deux sexes. En effet, cette diminution est de 3 % à 6 % tous les 10 ans entre la deuxième décennie et la troisième décennie de la vie. Mais, après 70 ans, cette diminution passe à plus de 20 % tous les 10 ans. Contrairement à l'effet délétère de l'âge, l'exercice physique va permettre d'améliorer la condition physique cardiorespiratoire (Dunn et al., 1999 ; Ogawa et al., 1992).

III. Condition physique sensorimotrice

III.1. La notion de condition physique sensorimotrice

La condition physique sensorimotrice regroupe la souplesse, l'agilité, l'équilibre et surtout la coordination motrice fine (Voelcker-Rehage et al., 2010 ; Voelcker-Rehage & Niemann, 2013). Elle nécessite des processus perceptifs et cognitifs de haut niveau qui permettent d'assurer les aspects anticipatifs et adaptatifs du contrôle postural et de la coordination motrice (Voelcker-Rehage et al., 2010).

III.2. Mesures de la condition physique sensorimotrice

La condition physique sensorimotrice étant composée de plusieurs aspects, il faut différents tests spécifiques pour mesurer chacun de ses aspects que sont la souplesse, l'agilité, l'équilibre et la coordination motrice fine. Dans cette partie nous allons présenter de façon non exhaustive quelques tests qui permettent d'évaluer ces aspects. Parmi ces tests, nous avons utilisé dans le cadre de nos travaux le test de Perdue Pegboard.

III.2.a. Le test de souplesse des membres inférieurs et supérieurs

La souplesse est définie comme la capacité à avoir une plus grande amplitude de mouvement autour de l'articulation (Cress et al., 2005). Dans la littérature, deux tests servant à mesurer la souplesse au niveau des membres inférieurs et supérieurs ont été développés et validés sur une population âgée de 60 à 94 ans par Rikli et Jones (1999a, b). Au niveau des membres inférieurs, le test de souplesse des membres inférieurs (*chair sit-and-reach*) consiste à demander au participant de s'asseoir sur l'avant d'une chaise avec la jambe tendue et les mains tendues vers les orteils ; la distance entre les doigts et les orteils est mesurée. En ce qui concerne le test de souplesse des membres supérieurs (*back scratch*), le participant, dans une position debout, doit passer par exemple la main droite par-dessus l'épaule, la gauche étant positionnée sur le dos, la distance entre les deux majeurs est ensuite mesurée.

III.2.b. Le test d'agilité

L'agilité se définit comme la capacité à effectuer un mouvement rapide avec changement de vitesse ou de direction en réponse à un stimulus (Sheppard & Young, 2006). Pour pouvoir mesurer l'agilité, Adrian (1981) a développé un test chez les seniors. Durant ce test, le participant, à partir d'une position assise sur une chaise, doit se lever et marcher autour d'un plot à droite, et revenir s'asseoir complètement sur la chaise, puis refaire la même

chose, mais cette fois autour d'un second plot à gauche. Le temps mis pour compléter les deux parcours est mesuré. Une variante de ce test (foot up-and-go test) a été développée et validée chez les seniors âgés de 60 à 94 ans par Rikli et Jones (1999 a, b). Ce test respecte les mêmes principes que celui d'Adrian (1981), à la différence que le participant contourne un seul plot placé en face de la chaise à une distance de 2,44 m.

III.2.c. Le test de marche sur la poutre et le test d'équilibre sur une jambe

L'équilibre est la capacité à maintenir le contrôle du corps sur un support afin d'éviter la chute (Cress et al., 2005). L'équilibre est souvent mesuré dans la littérature par le test de marche sur une poutre (*backward beam walk*). Ce test consiste à demander au participant de marcher en arrière le long de trois poutres d'équilibre différentes, avec des niveaux croissants de difficulté en raison de la diminution de la largeur des poutres de 6 à 4,5 à 3 cm respectivement. Le nombre de pas sur chaque poutre est compté (8 pas au maximum). A la base, ce test a été développé et validé chez les enfants par Kiphard et Schilling (1974, 2007). Ce test a été utilisé chez une population de seniors âgée de 62 à 79 ans dans quelques travaux (Godde & Voelcker-Rehage, 2010 ; Voelcker-Rehage et al., 2010). Un autre test utilisé est le test d'équilibre sur une jambe (*one-leg stand*), qui consiste à demander au participant de se tenir debout sur une jambe avec la deuxième jambe légèrement fléchie. Ce test a été validé chez une population saine âgée de 20 à 64 ans avec une bonne corrélation avec la mesure d'équilibre effectuée sur une plateforme de force (Ekdahl, Jarnlo, & Andersson, 1989). Ce test a été également utilisé dans les travaux de Godde et Voelcker-Rehage (2010) et de Voelcker-Rehage et al. (2010).

III.2.d. Le test de Perdue Pegboard

Le test de Perdue Pegboard est un outil d'évaluation de la dextérité manuelle fine (coordination motrice fine) développé dans les années 1940, avec l'objectif initial de servir d'outil de sélection des individus pour travailler dans les industries (Tiffin & Asher, 1948). Ce test a une bonne fiabilité (Buddenberg & Davis, 2000). Lors de sa réalisation, il est demandé au participant de placer autant de tiges en métal que possible dans des trous qui sont disposés en deux rangées verticales. Le test se réalise d'abord avec la main dominante, ensuite avec la main non dominante et enfin avec les deux mains simultanément. Le participant dispose pour chaque essai de 30 secondes. Les normes de la performance de ce test ont été établies sur une population saine âgée de 40 à 85 ans par Agnew, Bolla-Wilson, Kawas et Bleeker (1988). Ces auteurs ont observé que chez les femmes la performance était

de 13-16 tiges pour la main dominante, de 11-15 tiges pour la main non dominante et de 9-13 tiges pour les deux mains. En ce qui concerne les hommes du même groupe d'âge, les performances étaient généralement inférieures d'un point. Ce test nous a permis de vérifier si, dans le cadre de notre thèse, nos participants n'avaient pas de déficiences sensorimotrices fine majeures.

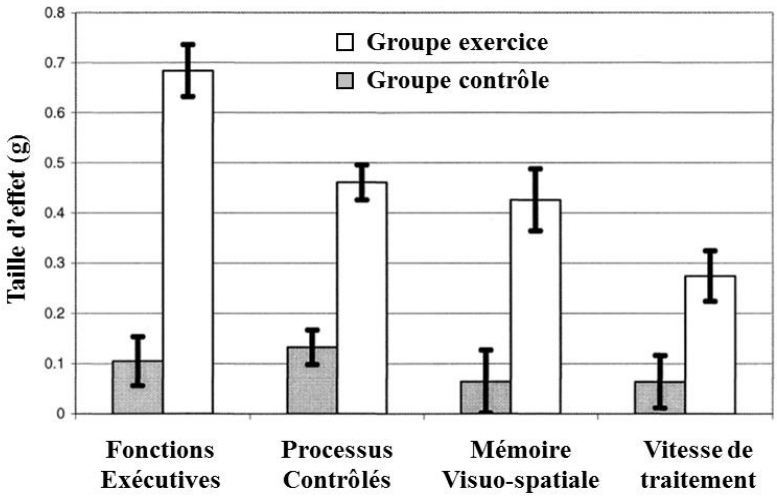
III.3. Effets du viellissement et de l'exercice physique sur la condition physique sensorimotrice

De manière analogue à la condition physique cardiorespiratoire, les effets du vieillissement sur la condition physique sensorimotrice sont délétères. Contrairement aux jeunes adultes, ces effets chez les seniors vont se traduire par une difficulté de coordination (Seidler, Alberts, & Stelmach, 2002), une forte variabilité du mouvement (Contreras-Vidal, Teulings, & Stelmach, 1998), une augmentation du temps de mouvement (Diggles-Buckles, 1993) et des difficultés d'équilibre et de marche (Tang & Woollacott, 1996). Quelques études ont examiné l'effet de l'exercice physique que la condition sensorimotrice chez les seniors. Les résultats de ces études ont montré que les seniors actifs montrent de meilleures performances par rapport à leurs homologues sédentaires durant des tâches nécessitant les membres inférieurs comme l'équilibre (Krampe, Smolders, & Douma, 2014). La même chose s'observe durant des tâches qui sollicitent les membres supérieurs avec un fort contrôle moteur fin (suivi d'un mouvement avec les doigts) (Bakken et al., 2001).

IV. Effets prophylactiques de l'exercice physique sur les fonctions exécutives

Lorsqu'on fait le point des travaux ayant investigué les effets de l'exercice physique sur le fonctionnement cognitif, on parvient indubitablement à trois conclusions majeures (Erickson et al., 2015). D'abord, l'exercice physique est un moyen certain pour stimuler la plasticité cérébrale. Ensuite, les effets de l'exercice physique sur les fonctions cognitives ne sont pas uniformes. Enfin, plusieurs hypothèses regroupant différents mécanismes pourraient expliquer les effets bénéfiques de l'exercice physique sur les fonctions cognitives. L'hétérogénéité des effets de l'exercice physique sur les fonctions cognitives a été soulignée par la méta-analyse de Colcombe et Kramer (2003), qui a regroupé 18 études interventionnelles publiées de 1966 à 2001. Les résultats de cette méta-analyse ont montré que la taille d'effet moyenne (g) de l'exercice physique est plus prononcée sur les fonctions exécutives (g = 0.68) que sur d'autres fonctions cognitives comme le traitement spatial (g =

0.426), la vitesse de traitement (g = 0.274) ou les processus contrôlés (g = 0.461) (voir Figure 5).



Dans leur méta-analyse, Colcombe et Kramer ont catégorisé dans les fonctions exécutives les tâches d'inhibition, de planification ; dans les processus contrôlés les tâches de temps de réaction de choix ; dans la mémoire visuo-spatiale les tâches visuo-spatiales (Tache de rétention de Benton) ; et enfin dans la vitesse de traitement une tâche de vitesse de réponse manuelle.

Figure 5 : Les tailles d'effets de l'exercice physique sur différentes fonctions cognitives (Adapté de Colcombe & Kramer, 2003).

En dehors de cette première méta-analyse, une deuxième a été effectuée par Smith et al. (2010) sur 29 essais randomisés contrôlés publiés sur la période de 1966 à 2009. Les auteurs ont regroupé dans la méta-analyse les tâches expérimentales utilisées dans les études en quatre domaines cognitifs, à savoir : (1) l'attention et la vitesse de traitement, (2) les fonctions exécutives, (3) la mémoire déclarative et (4) la mémoire de travail. Les résultats montrent un effet positif de l'exercice physique (entraînement aérobie) sur l'attention et la vitesse de traitement (g = 0.158), les fonctions exécutives (g = 0.123) et la mémoire déclarative (g = 0.128). Toutefois, l'effet de l'exercice physique sur la mémoire de travail n'a pas pu être mis en évidence dans cette méta-analyse. Une autre méta-analyse a été réalisée par Kelly et al. (2014) sur 25 essais randomisés contrôlés qui ont utilisé différents programmes d'exercice physique (entraînement aérobie, renforcement musculaire et Tai Chi). L'objectif de cette méta-analyse était d'examiner l'effet des différents programmes sur les fonctions cognitives divisées en deux domaines que sont la mémoire (reconnaissance, rappel immédiat, rappel différé) et les fonctions exécutives (la mémoire de travail, la fluence verbale, le raisonnement et la vitesse de traitement). Les résultats montrent que les programmes de renforcement musculaire ont un effet sur le raisonnement, tandis que les

programmes de Tai Chi ont un effet sur l'attention et la vitesse de traitement. En revanche, les programmes aérobies n'ont eu aucun effet significatif sur les différentes fonctions cognitives. Enfin, une méta-analyse qui a inclut 12 études interventionnelles publiées entre 1989 et 2012 a été effectuée par Young, Angevaren, Rusted et Tabet (2015). Dans cette méta-analyse, les auteurs ont distingué différents types de programmes d'entraînement (aérobie et non aérobie) et 11 fonctions cognitives (la vitesse de traitement, plusieurs types de mémoires, les fonctions exécutives, la perception, l'inhibition cognitive, l'attention visuelle et auditive, la motricité fine). Les résultats ont révélé qu'il n'y a aucun effet du programme aérobie sur les différentes fonctions cognitives. En résumé, lorsqu'on regarde de manière spécifique l'effet de l'exercice physique sur les fonctions exécutives, il ressort des différentes méta-analyses des résultats contradictoires. En effet, certaines de ces méta-analyses révèlent un effet significatif de l'exercice physique sur les fonctions exécutives (Colcombe & Kramer, 2003 ; Smith et al., 2010), tandis que d'autres ne retrouvent pas cet effet (Kelly et al., 2014; Young et al., 2015). Les résultats divergents entre ces méta-analyses proviendraient des différences méthodologiques qui existent entre ces méta-analyses. Sans rentrer dans les détails, nous pouvons mettre l'accent sur quelques-unes de ces différences. Par exemple la manière dont la taille d'effet est calculée dans ces méta-analyses n'est pas la même. Dans la méta-analyse de Colcombe et Kramer (2003), la taille d'effet a été calculée en prenant en compte les performances pré et post interventions, alors que dans la méta-analyse de Kelly et al. (2014) la taille d'effet est calculée en se basant uniquement sur les performances post intervention. Un autre point important est que la composition des fonctions exécutives diverge d'une méta-analyse à une autre. En effet, Colcombe et Kramer (2003) ont considéré les fonctions exécutives comme une unité tandis que Young et al. (2015) ont dissocié l'inhibition cognitive des autres fonctions exécutives. Toutefois, la nature multifactorielle des fonctions exécutives nécessite que l'on fasse un aperçu sur l'effet de l'exercice physique sur les différentes composantes des fonctions exécutives abordées dans le cadre de nos travaux de thèse.

IV.1. Exercice physique et inhibition

L'une des premières études interventionnelles à avoir exploré l'effet de l'exercice physique sur l'inhibition est celle de Dustman et al. (1984). Les auteurs ont assigné des seniors sédentaires à trois différents groupes, à savoir : un groupe de marche rapide, un groupe d'entraînement musculaire et de souplesse, et enfin un groupe contrôle. Les deux premiers groupes faisaient trois séances d'une heure d'entraînement pendant 4 mois. La

comparaison des temps de réaction lors de la tâche de Stroop recueillis avant et après le programme d'exercice physique montre que seul le groupe de marche rapide avait réduit significativement l'effet d'interférence. Une autre étude ayant utilisé la même tâche a confirmé cet effet prophylactique de l'exercice physique sur l'inhibition (Smiley-Oyen et al., 2008). Dans cette étude, les auteurs ont réparti des seniors sédentaires soit dans un groupe d'exercice aérobie, soit dans un groupe d'entraînement combiné (renforcement musculaire et étirements). Les participants réalisaient trois séances de 30 min par semaine pendant 10 mois. La tâche de Stroop a été administrée avant, pendant et à la fin du programme d'activité physique. Les résultats de cette étude ont montré qu'après cinq mois d'entraînement, la précision en condition interférence s'était améliorée uniquement pour le groupe aérobie. De plus, après 10 mois d'exercice physique, les analyses ont montré une amélioration importante du temps de réaction et de la précision uniquement pour le groupe aérobie. Toutefois les améliorations de ces performances comportementales (temps de réaction et précision) n'étaient pas corrélées aux augmentations de niveau de VO_2max. D'autres études interventionnelles ont montré cet effet de l'exercice physique sur l'inhibition après 2 mois (Berryman et al., 2014), 5 mois (Albinet et al., 2016) et 6 mois (Colcombe et al., 2004 – étude 2 ; Kramer et al., 2001) d'intervention. En plus de ces études interventionnelles, d'autres travaux transversaux ont également montré l'effet de la condition physique sur la fonction d'inhibition en utilisant la tâche des distracteurs d'Eriksen (Colcombe et al., 2004 - étude 1) ; un score composite de trois différentes tâches d'inhibition (la tâche de Simon, la tâche de Stroop, la tâche de GAC) (Boucard et al., 2012) ; la tâche de Stroop (Abou-Dest, Albinet, Boucard, & Audiffren, 2012 ; Dupuy et al., 2015) ; la tâche de GAC (Albinet et al., 2014). Toutefois l'exercice physique semble ne pas avoir d'effet sur la performance de la tâche Go/No-Go (Smiley-Oyen et al., 2008). En effet les auteurs ont comparé le taux d'erreur (échec d'inhibition) durant la tâche Go/NoGo de deux groupes ayant suivi respectivement un programme aérobie et un programme de flexibilité pendant 10 mois. Le programme aérobie se faisait trois fois par semaine sur une durée de 20 à 30 min avec une intensité qui augmentait progressivement de 45 à 80 % de la fréquence cardiaque de réserve. Le programme de flexibilité se faisait également trois fois par semaine sur une durée de 20 à 30 min et comportait des exercices de Tai chi. Les résultats ont montré qu'il n'y a pas de différence entre les deux groupes. Les auteurs suggèrent que l'effet de l'exercice physique dépendrait du dégré de contrôle exécutif que nécessite la tâche réalisée.

En résumé, les différents travaux ont montré que l'inhibition est une fonction exécutive qui bénéficie de la pratique régulière de l'exercice physique avec l'avancée en âge ou d'un bon niveau de condition physique cardiorespiratoire. Toutefois, cet effet de l'exercice physique semble dépendre de la nature de la tâche d'inhibition utilisée. Les quelques travaux presentés dans cette partie revèlent que l'effet de l'exercice physique s'observe sur des tâches exécutives comme la tâche de Stroop, la tâche des distracteurs d'Eriksen et la GAC. Tandis que sur la tâche Go/NoGo on ne retrouve pas cet effet de l'exercice physique. On pourrait donc se poser la question de savoir si ces différentes tâches ont un degré de contrôle exécutif différent et si l'effet bénéfique de l'exercice physique dépendrait de ce degré de contrôle exécutif.

IV.2. Exercice physique et mise à jour de la mémoire de travail

Les travaux ayant examiné et établi les effets de l'exercice physique sur la mémoire de travail, précisément sur la fonction de la mise à jour, sont très peu nombreux. Dans la littérature, la plupart des études sont transversales et examinent l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la fonction de la mise à jour de la mémoire de travail. Par exemple, en contrastant des seniors actifs (2 à 43 ans de pratique, fréquence de 2 à 5 fois par semaine, durée moyenne de 45 à 100 minutes) avec des seniors sédentaires, Abou-Dest et al. (2012) ont montré une différence significative entre les performances exécutives des deux groupes de seniors. En effet, les seniors actifs donnaient moins de réponses incorrectes que leurs homologues sédentaires durant la tâche d'empan dynamique. De plus, cette performance corrélait positivement avec la condition physique cardiorespiratoire (VO_2max) évaluée avec le test de Rockport. Lors de la même année, d'autres auteurs ont utilisé l'approche multitâche (la tâche d'empan dynamique et la 2-back) pour examiner l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la mise à jour de la mémoire de travail (Boucard et al., 2012). Ils sont parvenus à la conclusion que le niveau de condition physique cardiorespiratoire a un effet tendanciel ($p = 0.07$) sur le score composite de la mise à jour de la mémoire de travail. L'état actuel de la littérature montre qu'il y a un manque crucial d'études interventionnelles pour explorer l'effet de l'exercice physique sur la mise à jour de la mémoire de travail. A notre connaissance, la seule étude ayant abordé la question est celle d'Albinet et al. (2016). En effet, les auteurs ont assigné aléatoirement des seniors soit dans un programme de natation soit dans un programme d'étirement pendant 21 semaines et ont examiné l'effet de ce programme sur plusieurs fonctions cognitives dont la mise à jour de la mémoire de travail. Les résultats de leur étude révèlent que les seniors qui ont suivi un

programme de natation ont une meilleure performance exécutive à la fin du programme durant la tâche d'empan dynamique verbale (nombre de réponses correctes) par rapport aux seniors du groupe étirement entre les 10 et 21 semaines.

En résumé, si l'on se base sur les travaux transversaux, les résultats démontrent que l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la mise à jour de la mémoire de travail est mitigé. La seule étude interventionnelle révèle l'effet prophylactique de l'exercice physique sur la mise à jour de la mémoire de travail chez les seniors. Toutefois il apparait important que d'autres études interventionnelles soient faites pour confirmer l'effet de l'exercice physique sur la mise à jour de la mémoire de travail.

IV.3. Exercice physique et double-tâche

Avec l'avancée de l'âge, la marche devient cognitivement plus coûteuse (Chen et al., 1996). Ainsi, lorsque les seniors se retrouvent dans une situation de multitâches, la performance de la marche risque de se détériorer, ce qui peut se traduire par une chute. Afin d'identifier les moyens pouvant prévenir la chute, plusieurs travaux se sont centrés sur cette problématique. Ainsi, l'effet de l'exercice physique sur la performance de la double-tâche a été majoritairement examiné dans des travaux dont la double-tâche a pour tâche primaire la marche. Dans leur méta-analyse, Plummer et al. (2015) ont examiné les effets de l'exercice physique sur la performance de la double-tâche durant la marche chez les seniors. De manière spécifique, ils ont examiné l'effet de l'exercice physique sur la vitesse de la marche en simple et en double-tâche et sur le coût relatif de la double-tâche déterminé avec la formule suivante : [le coût relatif de la double-tâche = (vitesse simple tâche / vitesse double-tâche) * 100]. Ils ont ainsi examiné 21 études publiées entre 2006 et 2014. Les travaux impliqués dans la méta-analyse avaient utilisé la marche comme tâche primaire, la tâche secondaire variant en fonction des études. Les tâches secondaires étaient : la tâche de comptage à rebours par pas de 1 ou de 7, la tâche de fluence verbale, la tâche de calcul (soustraction et addition), porter un verre d'eau, porter une bille sur un plateau et enfin porter des anneaux à l'aide d'un bâton. Dans ces études d'une durée de 4 à 12 semaines, l'exercice physique avait de multiples composants (marche, exercice d'équilibre, exercice de renforcements musculaires, étirements, coordination). La fréquence était de 1 à 3 séances/semaine avec une durée variable entre 30 et 90 min. Après avoir pris en compte 14 des 21 études pour effectuer leur méta-analyse, les auteurs ont constaté une différence significative entre le groupe exercice physique et le groupe contrôle sur la vitesse de marche

en condition simple tâche (0.06 m/s), la vitesse de marche en condition double-tâche (0.11 m/s), et sur le coût relatif de la double-tâche (diminution de 5.23% chez le groupe exercice physique). Cette diminution du coût relatif de la double-tâche traduit une augmentation de la vitesse de marche dans la condition double-tâche comparativement à la simple tâche chez les seniors ayant suivi un programme d'exercice physique. Cette méta-analyse montre que l'exercice physique améliore de manière significative la vitesse de marche en simple et double tâches ainsi que le coût relatif de la double-tâche.

Cependant, la méta-analyse de Wang et al. (2015) ne rapporte pas les mêmes résultats que Plummer et al. (2015). Dans cette méta-analyse, les auteurs ont contrasté 30 études publiées de 1974 à 2013. Leur objectif était de comparer la vitesse de marche en condition simple tâche et en condition double-tâche entre un groupe intervention (marche / équilibre / + tâche de calcul) et un groupe contrôle (marche / équilibre / renforcements musculaires ou pas d'intervention). Lors de la marche en simple tâche, la méta-analyse a inclu 12 études et les résultats ne montrent aucune différence entre le groupe intervention et le groupe contrôle. En ce qui concerne la marche en condition double-tâche, la méta-analyse a inclu 8 études et les résultats ne révèlent aucune différence significative entre les deux groupes. L'absence d'effet que souligne cette méta-analyse proviendrait de deux raisons principales. D'abord, dans le groupe contrôle, les auteurs ont inséré quelques travaux dont les participants ont subi les mêmes activités que le groupe intervention à part la tâche de calcul. La deuxième raison est que le nombre d'études pris en compte dans la méta-analyse de chaque condition est inférieur au nombre d'études utilisé par Plummer et al. (2015). Ces deux raisons méthodologiques, nous amènent à penser que les résultats de Plummer et al. (2015) reflètent mieux les effets de l'exercice physique sur la double-tâche.

En revanche, à travers les deux méta-analyses, on peut noter qu'il n'existe pas de travaux ayant testé l'effet de l'exercice sur la procédure de la double-tâche en utilisant comme tâche primaire une tâche motrice fine. Or, on peut noter dans la littérature qu'en dehors de la détérioration de la performance de la marche (tâche motrice globale) lors de la double-tâche, la performance de la tâche motrice fine diminue également dans les mêmes conditions (Fraser et al., 2010). Il serait donc important d'explorer dans quelle mesure l'exercice physique pourrait contrecarrer cette réduction de la performance motrice fine durant la double-tâche.

Partie 2 - L'hypothèse cardiorespiratoire et mécanismes sous-jacents

I. L'hypothèse cardiorespiratoire

La première partie de notre deuxième Chapitre a permis de résumer les possibles effets de l'exercice physique sur les fonctions exécutives comme l'inhibition, la mise à jour de la mémoire de travail et la gestion de la double-tâche. Cet effet de l'exercice physique s'expliquerait par plusieurs hypothèses proposées dans la littérature, à savoir l'hypothèse neurotrophique, l'hypothèse inflammatoire et l'hypothèse cardiorespiratoire (voir Audiffren et al., 2011 ; Lista & Sorrentino, 2010 ; Nascimento et al., 2014 ; Dustman et al., 1984 ; Hillman et al., 2008). Dans le cadre de notre thèse, nous allons nous centrer sur l'hypothèse cardiorespiratoire, qui est l'hypothèse la plus récurrente pour expliquer les effets prophylactiques de l'exercice physique chez l'homme. Cette hypothèse a été proposée pour la première fois par Dustman et al. (1984). Elle stipule que l'augmentation de la VO_2max suite à l'exercice physique régulier d'intensité au moins modérée induirait une augmentation du flux sanguin cérébral dans certaines zones cérébrales (frontale et pariétale), ce qui permettrait une meilleure oxygénation de ces zones qui subissent les effets délétères du déficit de flux sanguin qui s'opère avec le vieillissement (Dustman et al., 1984 ; Hillman et al., 2008). Cette augmentation du flux sanguin cérébral améliorerait le transport d'oxygène et de glucose vers le cerveau ce qui augmente les ressources métaboliques dans l'environnement cérébral (Marmeleira, 2013). La disponibilité de ressources métaboliques permettrait ainsi l'amélioration de l'efficacité des réseaux neuronaux qui sous-tendent les fonctions exécutives. Les supports empiriques de cette hypothèse ont été donnés chez l'homme par de récents travaux (Albinet et al., 2014 ; Dupuy et al., 2015). Dans leurs travaux, les auteurs ont utilisé une technique d'imagerie cérébrale optique pour examiner l'effet de la condition physique cardiorespiratoire (VO_2max) sur l'activité hémodynamique cérébrale durant des tâches exécutives (GAC et tâche de Stroop). Les résultats de leurs travaux ont montré globalement qu'un bon niveau de condition physique cardiorespiratoire impacte positivement la fonction exécutive d'inhibition. Cette hypothèse, qui est à la base de l'augmentation du débit sanguin cérébral régional (DSCR) et par conséquent de l'augmentation de l'approvisionnement du cerveau en glucose et en oxygène, est sous-tendue par plusieurs mécanismes neurophysiologiques que sont l'angiogenèse, la plasticité vasculaire et l'amélioration de la santé vasculaire. Ces mécanismes seront abordés dans la partie ci-dessous.

II. Les mécanismes impliqués dans l'hypothèse cardiorespiratoire

L'angiogenèse

L'angiogenèse est un mécanisme primaire de la formation de nouveaux vaisseaux sanguins à partir des vaisseaux sanguins existants (Schmidt, Endres, Dimeo, & Jungehulsing, 2013). En dehors de la période développementale, la formation de nouveaux vaisseaux pourrait se produire dans le cerveau sous l'influence de la stimulation de l'exercice physique (Voss, Vivar, Kramer, & van Praag, 2013). La pratique régulière de l'activité physique induit la prolifération du facteur de croissance de l'endothélium vasculaire (VEGF) qui est un précurseur principal de l'angiogenèse (Audiffren et al., 2011 ; Lista & Sorrentino, 2010). Mais en plus du VEGF, l'hormone peptidique qu'est le facteur de croissance de l'insuline (IGF-1) sécrétée par le foie joue également un rôle non négligeable dans le mécanisme de l'angiogenèse (Ding et al., 2004). En effet, elle permet non seulement la croissance des vaisseaux sanguins au niveau cérébral mais influence également la régulation du VEGF (Lopez-Lopez, LeRoith, & Torres-Aleman, 2004).

La preuve empirique du mécanisme de l'angiogenèse a été donnée à travers des travaux effectués chez les rongeurs. Plusieurs travaux portant sur ces derniers ont montré que l'exercice physique volontaire induit l'angiogenèse dans le cortex moteur (Kleim, Cooper, & VandenBerg, 2002), dans le gyrus dentelé (Creer, Romberg, Saksida, van Praag, & Bussey, 2010) et dans le cortex cérébelleux (Black, Isaacs, Anderson, Alcantara, & Greenough, 1990). Chez l'humain, les travaux de Bullitt et collaborateurs (2009) ont permis de cerner le rôle de l'exercice physique dans l'angiogenèse. En effet, ces auteurs, après avoir exploré l'ensemble de la circulation cérébrale avec la technique de la Résonnance Magnétique par Angiographie sans injection du gadolinium, sont parvenus à des résultats très concluants. Ils ont constaté que les seniors actifs (64±5 ans) qui font au moins 180 min d'activité physique (tennis, natation, course, triathlon, marathon, randonnée, cyclisme, basket-ball) par semaine à une intensité modérée (70% du rythme cardiaque maximal) ont un nombre plus important de petits vaisseaux (diamètre inférieur à 0.5mm) que leurs homologues sédentaires (Bullitt et al., 2009). Pour les auteurs, le nombre important de vaisseaux sanguins observé chez les seniors actifs serait à la base de l'augmentation du débit sanguin (quantité de millilitres de sang circulant par seconde) observée suite à la pratique de l'exercice. Par exemple, Burdette et al. (2010) ont montré une augmentation du débit sanguin régional dans l'hippocampe des seniors suite à un programme aérobie (marche, vélo stationnaire) de 4 mois à raison de deux séances par semaine avec une durée de 40 minutes

par séance et une intensité de 12 à 14 sur l'échelle de Borg qui va de 6 à 20 (Borg & Kaijser, 2006). Les différents résultats des travaux présentés dans cette partie sont en accord avec l'hypothèse cardiorespiratoire puisque, d'une part, ils montrent que chez l'animal l'exercice physique induit une augmentation de la perfusion cérébrale[2], et d'autre part, une augmentation du débit sanguin cérébral chez l'homme, ce qui assurerait la disponibilité des ressources métaboliques (oxygène et glucose) pour le fonctionnement du cerveau. Toutefois, l'angiogenèse n'est pas le seul mécanisme qui entraine une augmentation du débit sanguin cérébral. Dans la littérature, un autre mécanisme susceptible de jouer ce rôle est la plasticité vasculaire.

La plasticité vasculaire

L'avancée en âge s'accompagne de l'augmentation de la rigidité des vaisseaux sanguins (Tanaka et al., 2000), qui est une des causes de la réduction du débit sanguin cérébral (Fabiani et al., 2014). Mais inversement, la pratique régulière d'exercice physique atténue cette rigidité qui survient avec l'avancée en âge (Tanaka et al., 2000). La plasticité vasculaire pourrait être définie comme la capacité des vaisseaux sanguins à recouvrir leur compliance (c'est-à-dire leur élasticité) sous l'effet d'un stimulus comme l'exercice physique. Afin d'examiner la plasticité vasculaire, la mesure de la vitesse de propagation de l'onde de pouls grâce à des techniques comme l'imagerie à ultrasons (Tanaka et al., 2000) est souvent utilisée. Très peu de travaux ont apporté la preuve de la plasticité vasculaire au niveau cérébral. Chez l'humain, Tanaka et al. (2000) ont montré qu'un programme d'activité physique améliore la compliance de l'artère carotide de seniors sédentaires. Dans une première expérience transversale, les auteurs ont contrasté des jeunes adultes et des seniors de différents niveaux de condition physique cardiorespiratoire (VO_2max), et ont comparé la compliance de leur artère carotide. Ils ont constaté que chez les jeunes adultes, il n'y a pas de différence entre les sédentaires et les actifs. Par contre chez les seniors, les résultats révèlent que les actifs ont une compliance significativement plus grande que les seniors sédentaires. De plus la VO_2max corrèle positivement ($r = 0.44$) avec la compliance. Ce qui traduit que la compliance et la VO_2max évoluent dans le même sens chez les seniors. Cette corrélation entre la VO_2max et la compliance a déjà été observée par Vaitkevicius et al. (1993) qui ont utilisé une méthodologie très similaire. Dans une deuxième expérience,

[2] La perfusion cérébrale reflète le réseau de vaisseaux sanguins qui irrigue le tissu cérébral. Ainsi, la création de nouveaux vaisseaux sanguins va augmenter la densité de ce réseau, et c'est cette augmentation de la densité que nous appelons ici augmentation de la perfusion cérébrale.

Tanaka et al. (2000) ont proposé aux seniors sédentaires un programme d'exercice physique composé principalement de marche sur 13 semaines. La fréquence de ce programme était de 5 séances de 42 min chacune par semaine avec une intensité de 70 à 75% du rythme cardiaque maximal. Les résultats de cette deuxième expérience montrent qu'après les 13 semaines d'exercice physique, la compliance des seniors a augmenté significativement. Il ressort de ces travaux que l'amélioration de la compliance des vaisseaux sanguins est donc un autre argument plausible qui pourrait expliquer l'augmentation du DSCR suite à la pratique de l'exercice physique. Le processus par lequel l'exercice physique induit une meilleure compliance des artères a été investigué par des travaux effectués chez les rongeurs. La récente étude de Steppan et al. (2014) a permis de mieux comprendre ce processus. Les résultats de cette étude montrent que la pratique régulière de l'exercice physique conduit à une biodisponibilité de l'oxyde nitrique ou monoxyde d'azote en français (NO) qui est une enzyme qui joue un rôle vasodilatateur. Les auteurs suggèrent que cette biodisponibilité du NO va inhiber l'activité de la transglutaminase qui est le principal agent de la rigidité des vaisseaux, ce qui permettrait d'améliorer la fonction vasodilatatrice des vaisseaux sanguins (compliance). Chez l'humain, l'effet de la NO sur le vaisseau sanguin est fonction de la nature aiguë ou chronique de l'exercice physique (Di Francescomarino, Sciartilli, Di Valerio, Di Bladassarre, & Gallina, 2009). En effet, l'exercice physique aigu induit une vasodilatation transitoire du vaisseau sanguin tandis que l'exercice physique chronique est associé à un remodelage du vaisseau sanguin, qui se traduit par l'augmentation du diamètre de la lumière du vaisseau sanguin. Une récente revue systématique incluant 21 études randomisées contrôlées a montré que l'exercice physique aérobie ou combiné avec des exercices de résistance induit effectivement des réductions significatives (différence moyenne standard de -0.52 m/s) de la rigidité des artères (Montero, Vinet, & Roberts, 2015).

L'amélioration de la santé vasculaire

En dehors de ces deux mécanismes, un troisième mécanisme susceptible d'augmenter le DSCR est l'amélioration de la santé vasculaire. L'exercice physique permet de diminuer les dysfonctionnements vasculaires qui peuvent s'opérer avec l'avancée de l'âge (Albinet, Fezzani, & Thon, 2008). Au nombre de ces dysfonctionnements nous avons l'apparition des plaques d'athérome (Mokdad et al., 2004) qui peuvent être à la base de l'hypertension artérielle, l'apoptose des cellules endothéliales (Barton, 2014). Dans leur méta-analyse, Cornelissen et Fagard (2005) ont montré que l'exercice physique aérobie diminue la tension artérielle grâce à la réduction de la résistance vasculaire et réduit donc les

risques de maladie cardiovasculaire. De plus, l'exercice physique va également réduire l'apoptose des cellules endothéliales grâce à son action positive sur les télémorases des cellules endothéliales (Werner et al., 2009). L'ensemble des effets de l'exercice physique sur le système vasculaire va permettre un meilleur fonctionnement de ce dernier afin d'assurer une augmentation du DSCR.

La synthèse des travaux présentés dans cette sous partie qui concerne les mécanismes sous-jacents de l'hypothèse cardiorespiratoire nous permet d'établir trois caractéristiques principales des programmes d'exercice physique qui y sont utilisés. D'abord, les activités incluses dans ces programmes sont de nature aérobie. Ensuite, ces activités sont pratiquées à une intensité de 70 à 75% du rythme cardiaque maximal ou entre 12 et 14 de perception de difficulté sur l'échelle de Borg, ce qui correspond à une intensité modérée. Et enfin, leur fréquence de pratique est de 2 à 5 fois par semaine. Ces caractéristiques sont tout à fait comparables à celles des programmes susceptibles d'induire une augmentation de la condition physique cardiorespiratoire. Sur la base de ces résultats, on pourrait suggérer que l'hypothèse cardiorespiratoire est sous-tendue par une cascade de mécanismes neurophysiologiques (voir Figure 6) qui vont contribuer à l'augmentation du DSCR et de la perfusion cérébrale, ce qui va assurer une meilleure oxygénation, et par conséquent une augmentation des ressources métaboliques nécessaires pour le bon fonctionnement des réseaux neuronaux qui sous-tendent les fonctions cognitives.

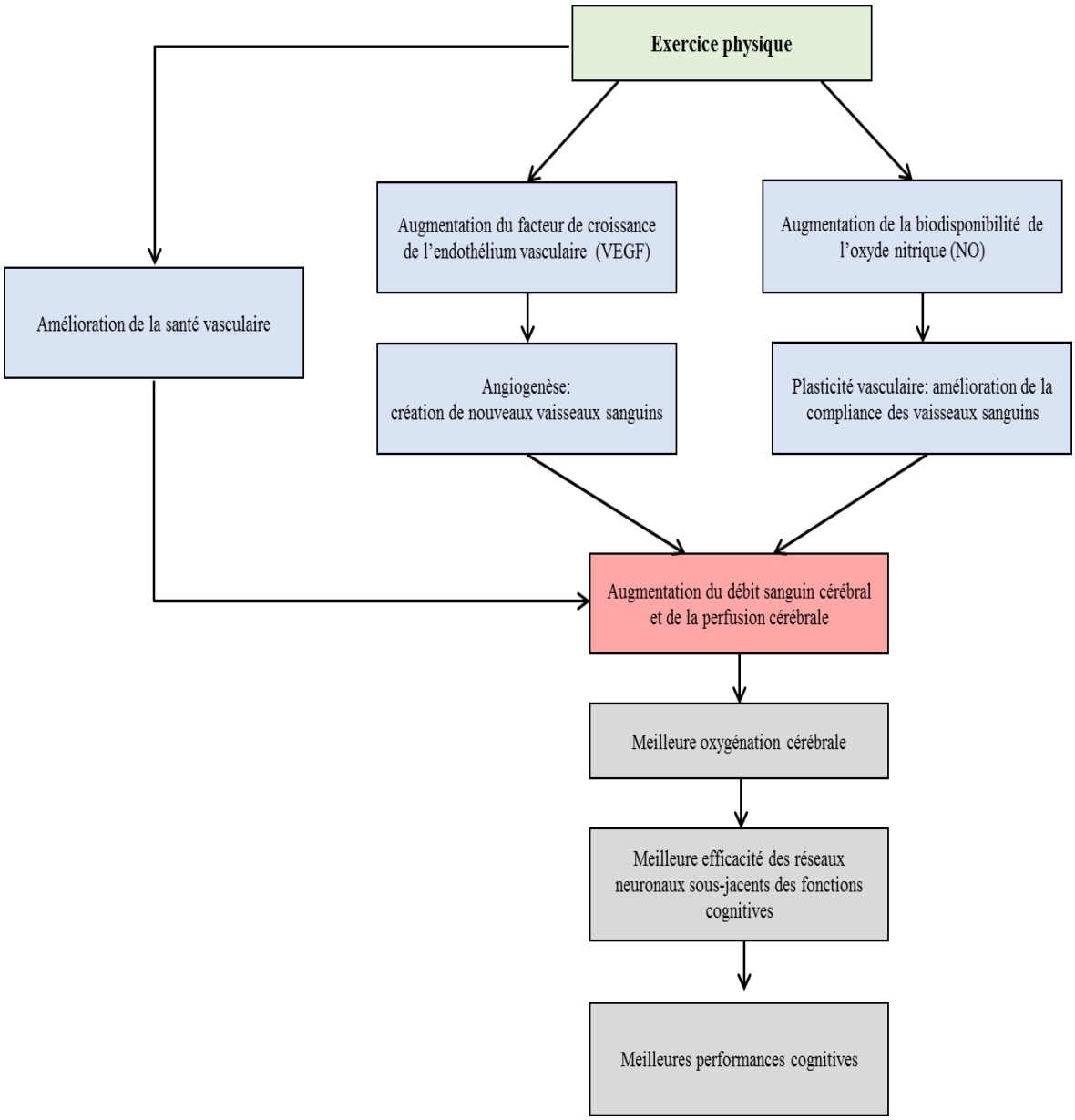


Figure 6 : Principaux mécanismes susceptibles de sous-tendre l'hypothèse cardiorespiratoire.

En résumé

Dans ce deuxième Chapitre, les différents travaux présentés nous permettent de dégager les points importants suivants :

- Des études interventionnelles et transversales ainsi que des méta-analyses montrent que l'exercice physique pourrait jouer un rôle réducteur des effets délétères de l'âge sur les fonctions exécutives. De plus, il y a très peu d'études interventionnelles qui ont examiné l'effet de l'exercice physique sur la fonction de mise à jour de la mémoire de travail.

- Plusieurs hypothèses explicatives des effets bénéfiques de l'exercice physique existent dans la littérature. La plus utilisée est l'hypothèse cardiorespiratoire qui est sous-tendue par trois mécanismes, à savoir l'angiogenèse et la plasticité vasculaire et l'amélioration de la santé vasculaire.

Chapitre 3

Spectroscopie proche de l'infrarouge

Partie 1 - Bases et principes

I. Définition, intérêts et limites

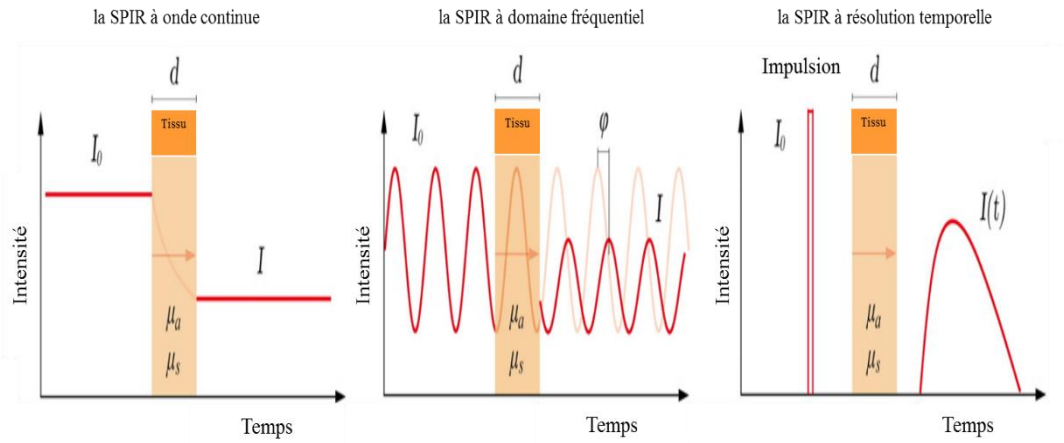
I.1. La spectroscopie proche de l'infrarouge

I.1.a. Définition

La SPIR a été utilisée pour la première fois par Jöbsis (1977) pour surveiller de manière non invasive le niveau d'oxygène, de cytochrome, au niveau cérébral chez le chat et chez l'homme. Mais il a fallu attendre les années 90 pour que cette nouvelle technique prenne son essor (Scholkmann et al., 2014). La SPIR est une technique d'imagerie optique, non invasive, non ionisante (Boas, Elwell, Ferrari, & Taga, 2014), qui, grâce à la lumière proche de l'infrarouge se trouvant dans la fenêtre optique allant de 700 nm à 900 nm (Ekkekakis, 2009), permet de quantifier la concentration de certains constituants du tissu biologique. Ces constituants sont entre autres l'oxyhémoglobine (hémoglobine chargée en oxygène), la déoxyhémoglobine (hémoglobine dépourvue d'oxygène), l'eau, les lipides et le cytochrome oxydase (Perrey, 2008).

I.1.b. Types de SPIR

Trois principaux types de SPIR sont développés et utilisés dans le domaine de la recherche de nos jours (voir Figure 7). Il s'agit de la SPIR à onde continue, la SPIR à résolution temporelle et la SPIR à domaine fréquentiel (Ekkekakis, 2009). La SPIR à onde continue permet d'obtenir une mesure relative des concentrations d'oxyhémoglobine ([O_2Hb]) et de déoxyhémoglobine ([HHb]). En revanche, les deux autres types de SPIR permettent d'avoir des valeurs absolues de [O_2Hb] et de [HHb] en mesurant à la fois l'intensité de la lumière et le temps qu'elle met pour traverser le tissu (Scholkmann et al., 2014). La SPIR à onde continue est le type de SPIR majoritairement utilisé dans la recherche. Plusieurs raisons peuvent expliquer l'expansion de la SPIR à onde continue dans le domaine de la recherche. D'une part, elle est la moins coûteuse des trois types de SPIR et peut être miniaturisée. D'autre part, elle est la seule à pouvoir déterminer de faibles changements hémodynamiques lors de l'activation cérébrale (Scholkmann et al., 2014). L'exploration de ces faibles changements hémodynamiques par les deux autres types de SPIR est presque impossible car la mesure du temps de parcours de la lumière constitue un bruit supplémentaire qui masque les changements fonctionnels faibles.



La SPIR à onde continue émet de la lumière à une intensité constante et ne mesure que les changements d'intensité de la lumière qui a traversé le tissu. La SPIR à domaine fréquentiel module l'intensité lumineuse émise, puis mesure l'intensité de la lumière détectée ainsi que le déphasage qui correspond au temps de parcours. La SPIR à résolution temporelle émet une impulsion de lumière extrêmement courte dans le tissu et mesure le temps d'arrivée des photons qui émergent du tissu. I_0 : lumière incidente, I : lumière transmise, d : épaisseur moyen du tissu, μ_a : coefficient d'absorption, μ_s: coefficient de diffusion, φ : délai de phase, I(t) : fonction de dispersion temporel de la lumière transmise.

Figure 7 : Les différents types de SPIR (Extrait de Scholkmann et al., 2014).

I.1.c. Principe

Lorsque la lumière proche de l'infrarouge entre en contact avec un tissu biologique, sa transmission dépend de trois facteurs principaux à savoir : la réflexion, la diffusion et l'absorption (Jöbsis, 1977). La réflexion est la quantité de lumière réfléchie par une surface lorsque cette dernière reçoit une source lumineuse. La diffusion est la déviation de la lumière dans toutes les directions. L'absorption est un phénomène optique par lequel l'énergie lumineuse est absorbée par une substance quelconque. La SPIR se base sur les propriétés d'absorption de la lumière dans la fenêtre optique proche de l'infrarouge. L'intérêt de cette fenêtre optique selon McCully et Hamaoka (2000) se résume en trois points. D'abord, dans cet intervalle de longueurs d'ondes, on observe une bonne pénétration de la lumière dans la plupart des tissus biologiques. Ensuite, les groupes hème[3] de l'hémoglobine, sur lesquels est fixé l'oxygène, sont les absorbants primaires de la lumière émise. Enfin, les caractéristiques d'absorption optique de l'hémoglobine sont distinctes selon que son hème est chargé ou déchargé en oxygène. En effet, le pic d'absorption de la déoxyhémoglobine est de 760 nm alors que celui de l'oxyhémoglobine tourne autour de 830 nm (Wray, Cope, Delpy, Wyatt,

[3] Le groupe hème est une molécule sur laquelle l'oxygène se fixe lors de l'oxygénation du sang. Il comporte des atomes d'azote, de carbone et d'hydrogène sous forme cyclique au milieu desquels se trouve un atome de fer.

& Reynolds, 1988). Dans le cas du tissu cérébral, une partie de la lumière est absorbée par l'oxyhémoglobine et la déoxyhémoglobine. La quantité de lumière absorbée par l'oxyhémoglobine et la déoxyhémoglobine dans le cas de la SPIR à onde continue est convertie en [O_2Hb] et en [HHb] grâce à la loi modifiée de Beer-Lambert - voir Eq. [1] (Villringer & Chance, 1997).

$$A = \varepsilon \times c \times d \times DPF + G \qquad [1]$$

A : Absorption de la lumière, ε : coefficient spécifique d'extinction, c : concentration du chromophore, d : distance parcourue par la lumière, DPF : facteur de correction de la distance et G : perte de lumière due à la diffusion de la lumière.

Grâce à ces caractéristiques de la fenêtre optique, on va pouvoir déterminer avec la SPIR les variations relatives de la [O_2Hb] et de la [HHb] qui reflètent l'activité hémodynamique du cerveau (réponse hémodynamique). Cette réponse hémodynamique constitue une mesure indirecte de l'activité cérébrale que nous allons aborder dans la section II de cette partie. D'autres considérations mathématiques, physiques de la SPIR sont détaillées dans un travail récent (Mandrick, 2013a)[4].

I.2. Intérêts et limites de la SPIR

I.2.a. Intérêts

La SPIR présente des intérêts par rapport aux autres techniques hémodynamiques comme la TEP et l'IRMf. La SPIR a une très bonne résolution temporelle ainsi qu'un rapport signal sur bruit acceptable même durant l'exercice physique (Ekkekakis, 2009). En effet, la fréquence d'acquisition de la SPIR peut aller jusqu'à 250 Hz, voire plus de nos jours (Lloyd-Fox, Blasi, & Elwell, 2010). Contrairement à la TEP, elle est totalement non ionisante (Perrey, 2008). Moins coûteuse que la TEP et l'IRMf, la SPIR est aujourd'hui la seule technique hémodynamique qui fournit des informations précises en même temps sur l'oxyhémoglobine et la déoxyhémoglobine (Leff et al., 2011). De plus, la SPIR a une grande validité écologique puisqu'elle peut être utilisée pour explorer l'activité hémodynamique durant des tâches impliquant du mouvement, par exemple le jeu vidéo (Ferreri, Bigand, Perrey, & Bugaïska, 2014). Enfin, elle peut être couplée avec l'IRMf (Fabiani et al., 2014 ; Heinzel et al., 2013 ; Sato et al., 2013), mais aussi avec l'électroencéphalographie (EEG) pour mesurer différents aspects de l'activité cérébrale (métabolique et électrique) grâce à la

[4] Les considérations mathématiques, physiques de la SPIR sont détaillées dans un guide proposé par Mandrick (2013a) qui comporte l'historique de la SPIR, ses principes, ses considérations optiques et l'analyse des signaux de la SPIR.

non-interférence entre les systèmes optique et électrique (Giacometti & Diamond, 2013 ; Peng et al., 2013).

I.2.b. Limites

Quant aux limites de la SPIR, d'abord elle ne permet pas d'investiguer les structures sous corticales puisque la lumière proche de l'infrarouge ne descend pas en dessous de 3 cm de la surface corticale (Ekkekakis, 2009 ; Perrey, 2008 ; Strangman, Boas, & Sutton, 2002). Comparativement à la TEP et à l'IRMf qui sont les techniques de référence en neuroimagerie, la SPIR a une résolution spatiale moins bonne, qui est de 1 cm (Perrey, 2008). Ainsi, la résolution spatiale ainsi que la surface cérébrale que la SPIR est capable d'investiguer dépendent fortement du nombre de canaux disponibles. Enfin, avec cette technique il n'est pas possible de fournir des images anatomiques ou d'effectuer des mesures directes d'anatomie (Lloyd-Fox et al., 2010 ; Strangman et al., 2002). Malgré ses limites, la SPIR apparaît aujourd'hui comme le moyen le plus réaliste pour investiguer l'activité corticale chez les seniors. Car en plus de ses nombreux avantages, elle est moins contraignante, facile d'utilisation, et ne nécessite pas une immobilisation totale du sujet. De ce fait, plusieurs travaux ont utilisé cette technique pour examiner l'activité hémodynamique chez des seniors durant des tâches variées (pour revue voir Agbangla, Audiffren, & Albinet, 2017).

II. La réponse hémodynamique

II.1. Le pattern d'activation

Le cerveau humain représente 2% de la masse corporelle mais consomme au repos 20% de l'oxygène disponible au niveau de l'organisme. Cette forte consommation d'oxygène est cruciale pour le bon fonctionnement du cerveau (Attwell et al., 2010). L'activation d'une partie du cerveau va nécessiter davantage de ressources métaboliques dans la zone cérébrale sollicitée (oxygène et glucose). Afin d'assurer la disponibilité des ressources métaboliques au cerveau, il va se produire une vasodilatation des artères régionales qui induit à la fois une augmentation du volume et du débit sanguin. Ce phénomène est appelé le couplage neurovasculaire (CNV). La mesure de la [O_2Hb] et de la [HHb] avec la SPIR au niveau d'une aire cérébrale où se produit le CNV se traduit alors par une augmentation de la [O_2Hb] suivie par une légère diminution de la [HHb] et par conséquent une augmentation de la concentration de l'hémoglobine totale [TotHb]

(Villringer & Chance, 1997). Cette réponse hémodynamique spécifique (voir Figure 8) caractérise de manière indirecte l'activité cérébrale. Toutefois, il est important de noter que cette réponse hémodynamique n'est pas toujours celle que l'on obtient dans la pratique. À l'opposé de la réponse hémodynamique classique on peut observer une réponse inverse, c'est-à-dire une augmentation de la [HHb] suivie d'une diminution de [O_2Hb]. Cette réponse est appelée dans la littérature une désactivation cérébrale (Obrig & Villringer, 2003). Cette désactivation peut refléter un simple artefact de mouvement ou un changement de l'hémodynamique systémique ou extra-cérébrale (Obrig & Villringer, 2003).

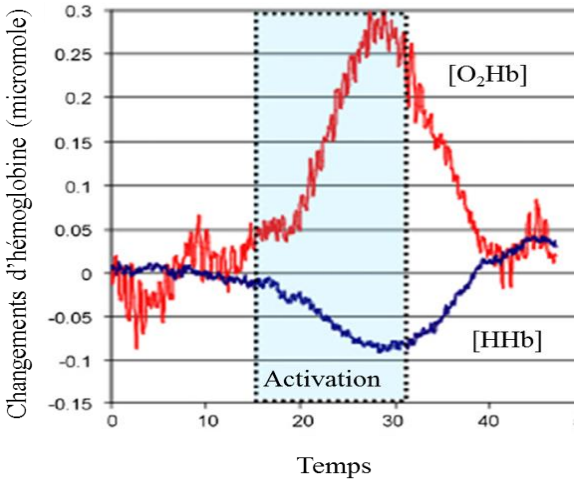


Figure 8 : Réponse hémodynamique classique (modifiée de Lloyd-Fox et al., 2010).

La présentation simultanée des changements de [O_2Hb] et de [HHb] est fortement recommandée lorsqu'on a recours à la SPIR pour pouvoir interpréter convenablement les résultats expérimentaux (Tachtsidis & Scholkmann, 2016). Toutefois certains chercheurs préconisent de se baser uniquement sur les changements de la [HHb] (Obrig & Villringer, 2003), car une augmentation de [O_2Hb] reflèterait aussi un changement de la pression artérielle ou une augmentation du volume sanguin de la peau. L'article d'opinion de Tachtsidis et Scholkmann (2016) suggère quelques méthodes pour exclure ou minimiser ces changements extra-cérébraux. La première méthode est d'avoir une condition de base pour pouvoir soustraire l'activité hémodynamique de cette dernière de celle de la condition expérimentale. Une autre méthode est d'utiliser, lors de l'acquisition des signaux hémodynamiques, des canaux supplémentaires avec une petite distance inter-optode (8.4 mm) et d'utiliser ces signaux pour faire des analyses de régression. En plus de ces deux méthodes, il y en a une troisième qui propose de coupler la mesure de l'activité

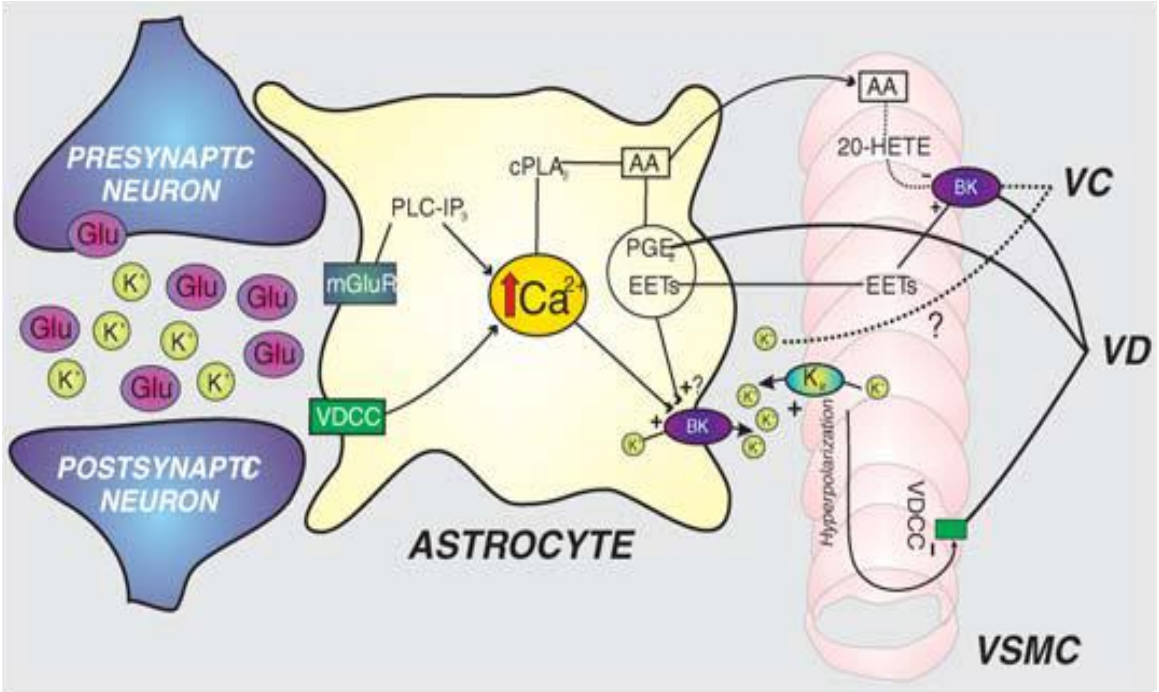
hémodynamique par la mesure d'autres variables systémiques comme la conductance de la peau, la fréquence cardiaque, la fréquence respiratoire, la pression partielle du CO_2. Si certains chercheurs préconisent de n'interpréter que les changements de la [HHb], d'autres chercheurs penchent pour l'utilisation unique de l'augmentation de [O_2Hb] (Hoshi, Kobayashi, & Tamura, 2001 ; Hoshi, 2005). En effet, ces auteurs ont montré que l'oxyhémoglobine est un indicateur plus sensible à la faible variation du DSCR. Ainsi les changements de [O_2Hb] refléteraient mieux les changements survenus au niveau du DSCR. Dans le cadre de cette thèse, nous avons fait le choix de présenter les données de la [O_2Hb] et de la [HHb] pour une vue globale des résultats hémodynamiques de nos travaux.

II.2. Base physiologique de la réponse hémodynamique

La réponse hémodynamique à l'activation neuronale implique une interaction complexe de processus qui va conduire non seulement à des changements de perfusion cérébrale, mais également à des changements dans le métabolisme glycolytique et la consommation d'oxygène (Boas, Jones, Devor, Huppert, & Dale, 2008). L'interprétation physiologique de la réponse hémodynamique nécessite donc une compréhension détaillée du phénomène de CNV.

Actuellement, le modèle explicatif le plus plausible du CNV est le modèle tripartite (voir Figure 9) composé de synapse, d'astrocyte et du vaisseau sanguin (Araque, Parpura, Sanzgiri, & Haydon, 1999). Dans ce modèle, les cellules gliales, particulièrement les astrocytes, jouent un rôle crucial. En effet, lorsqu'il y a une activité synaptique élevée, l'astrocyte répond par une augmentation des ions calcium ($Ca2^+$) intracellulaires qui est médiatisée par l'activation des récepteurs glutamate metabotropique (mGluR). Ces ions vont ensuite se propager vers les pieds astrocytaires qui sont en contact avec le vaisseau sanguin (Filosa & Blanco, 2007). Cette réponse des astrocytes est associée dans la littérature à la vasodilatation (Filosa, Bonev, & Nelson, 2004 ; Takano et al., 2006). En effet, l'augmentation de la concentration des ions $Ca2^+$ intracellulaire des astrocytes, va induire deux signaux principaux (Filosa & Blanco, 2007) qui vont permettre la vasomotricité du vaisseau sanguin. Le premier signal est biochimique et va entraîner une cascade de réactions chimiques qui va permettre la libération d'agents vasodilatateurs comme l'acide epoxyeicosatriénoique (EET), la prostaglandine (PG) ou d'agents vasoconstricteurs comme l'acide arachidonique (AA) ou l'acide 20-hydroxyeicosatetraenoique (20-HETE). Dans le cas du CNV, ce sont les agents vasodilatateurs qui seront privilégiés. Le second signal est

électrique et entraîne la libération d'ions potassium (K^+). La PG, l'EET ainsi que les ions K^+ vont enfin agir sur les cellules musculaires lisses vasculaires pour entraîner la vasodilatation. D'une manière plus précise, les ions K^+ sont responsables d'une réponse vasomotrice plus rapide suite à l'activation neuronale, tandis que les agents vasodilatateurs provenant du signal chimique maintiennent la réponse vasomotrice (Filosa & Blanco, 2007).

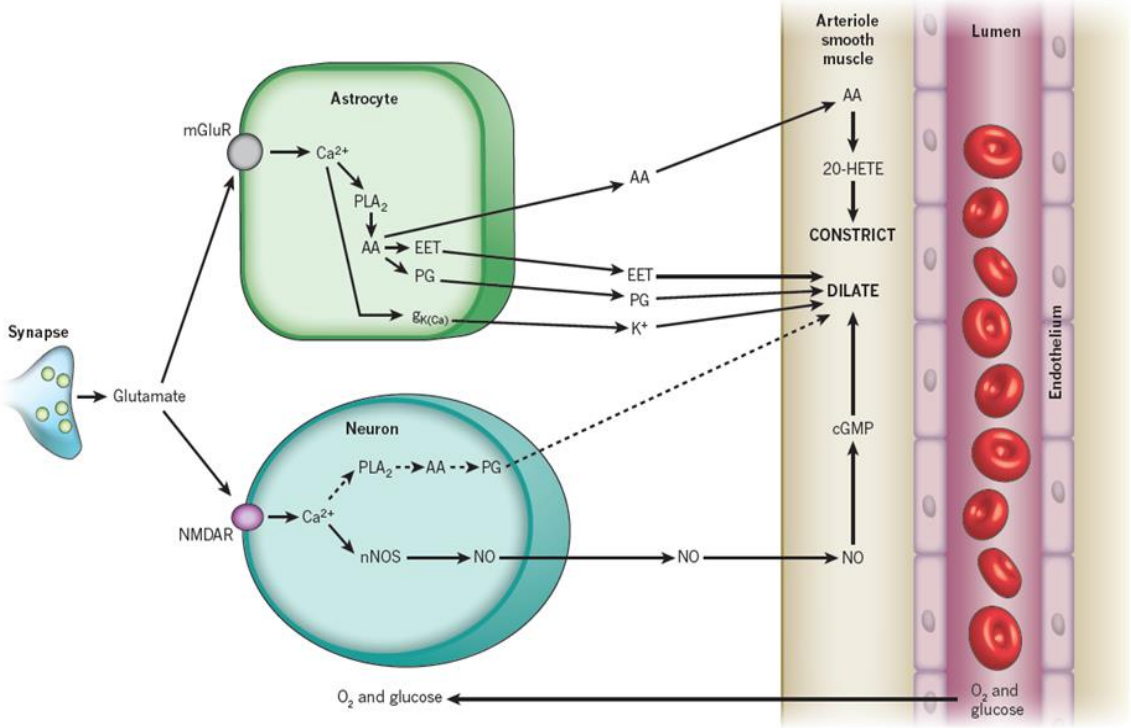


Presynaptc neuron : neurone présynaptique ; Postsynaptc neuron : neurone postsynaptique ; Glutamate (Glu) : neurotransmetteur excitateur ; Canaux calciques dépendant du voltage (VDCC) : canal ionique qui se situe au niveau de la cellule et qui permet le passage des ions calcium à travers la membrane ; Phospholipase C - inositol-3-phosphate (PLC-IP3) : l'activation de la phospholipase C qui est une enzyme transmembranaire induit une augmentation de la concentration de l'inositol-3-phosphate qui va favoriser l'ouverture des canaux calciques ; Canal BK (BK) : canal permettant la sortie des ions potassium K^+ suite à une concentration élevée de Ca^{2+} ; Vasoconstriction (VC) : processus permettant la réduction du calibre des vaisseaux sanguins ; Vasodilatation (VD) : processus permettant l'augmentation du calibre des vaisseaux sanguins ; Cellule musculaire lisse vasculaire (VSMC) : elles sont le siège de contractions qui sont régulées par des stimulations nerveuses ou hormonales.

Figure 9 : Modèle explicatif du CNV dans le cerveau (Extrait de Filosa & Blanco, 2007).

Une récente revue d'Attwell et al. (2010) a souligné le rôle non négligeable du neurone lui-même dans le CNV (voir Figure 10). Au niveau du neurone, le glutamate se fixe sur le récepteur N-méthyl-D-Aspartate (NMDAR) pour faire augmenter les ions $Ca2^+$ intracellulaires qui vont provoquer la synthèse de l'oxyde nitrique synthase neuronal (nNOS) qui est la principale source enzymatique de la NO. La nNOS va donc libérer de la NO qui

est un agent vasodilatateur qui active les muscles lisses vasculaires. La vasodilatation qui se produit suite aux actions conjointes des astrocytes et des neurones va permettre la sortie de l'oxygène et du glucose du vaisseau vers les neurones. Ces ressources métaboliques vont assurer alors la pleine activité des neurones qui sont impliqués dans une tâche donnée.



Phospholipase A_2 (PLA_2) : une enzyme qui permet la formation de la prostaglandine (PG) ; arteriole smooth muscle : muscle lisse de l'artériole ; lumen : lumière de l'artériole ; Guanosine monophosphate cyclique (GMPc) est un nucléotide qui agit comme un messager ; dilate : dilatation des muscles lisses ; constrict : contraction des muscles lisses ; neuron : neurone.

Figure 10 : Modèle explicatif du CNV intégrant le neurone (Extrait d'Attwell et al., 2010).

III. Les principaux facteurs influençant la réponse hémodynamique

La réponse hémodynamique peut subir l'influence de plusieurs facteurs. Nous avons par exemple la posture du sujet qui agit sur les oscillations de la réponse hémodynamique selon que le participant soit allongé, debout ou assis (Tachtsidis et al., 2004). Les signaux systémiques comme la pression artérielle, la pression sanguine, la vasomotricité, la circulation cérébrale de base, la fréquence respiratoire, peuvent également influencer la réponse hémodynamique (Kirilina et al., 2012 ; Orihuela-Espina, Leff, James, Darzi, &

Yang, 2010). Une autre étude a montré que la prise de glucose est aussi un facteur qui augmente momentanément la réponse hémodynamique (Gagnon et al., 2012). De plus, cette augmentation est médiatisée par la capacité de régulation du glucose des participants. Par ailleurs, d'autres facteurs comme l'âge, le style de vie et la charge mentale peuvent moduler l'amplitude de la réponse hémodynamique. Ces trois facteurs sont d'une importance capitale dans le cadre de nos travaux puisque ces derniers seront manipulés au cours de nos différentes expérimentations.

III.1. L'âge

L'une des premières études qui a montré un effet de l'âge sur la réponse hémodynamique est celle de Hock et al. (1995). Dans cette étude, les auteurs ont montré une corrélation négative entre la réponse hémodynamique mesurée avec la SPIR et l'âge des sujets. Cette corrélation négative traduit une réduction de l'amplitude de la réponse hémodynamique avec l'avancée en âge. Cette réduction de l'amplitude de la réponse hémodynamique a été confirmée par d'autres travaux ayant exploré également les effets délétères de l'âge sur la réponse hémodynamique (Heilbronner & Münte, 2013 ; Kameyama, Fukuda, Uehara, & Mikuni, 2004 ; Kwee & Nakada, 2003 ; Safonova et al., 2004). Les causes de la réduction de l'amplitude de la réponse hémodynamique sont, d'une part, l'altération du mécanisme du CNV et, d'autre part, l'activation d'autres aires cérébrales qui ne sont pas directement impliquées dans la tâche cognitive utilisée (Hock et al., 1995). Récemment Fabiani et al. (2014) ont investigué l'effet du vieillissement normal sur le CNV dans le cortex visuel primaire. Leurs résultats ont montré que le CNV est moins efficient chez les seniors comparativement aux jeunes adultes, ce qui est en accord avec les résultats antérieurs. Toutefois, cet effet peut être contrecarré en partie par un style de vie actif, comme nous le développerons ci-dessous

III.2. Le style de vie

Le style de vie peut être défini comme le mode de vie d'une personne et résulterait de la combinaison de plusieurs facteurs intrinsèques et extrinsèques. Certaines personnes peuvent avoir un style de vie actif tandis que d'autres personnes vont adopter un mode de vie sédentaire sans le moindre exercice physique. Quelques travaux ont montré que la réponse hémodynamique peut varier selon qu'on ait un style de vie actif ou sédentaire. Par exemple, durant la tâche de fluence verbale, les seniors qui ont un score élevé de mobilité (4

à 6 sorties par semaine) montrent une réponse hémodynamique dans le CPFVL qui est significativement plus importante que leurs homologues qui ont un faible score de mobilité (aucune à une sortie par semaine) (Makizako et al., 2013). D'autres travaux se sont basés sur la condition physique cardiorespiratoire pour examiner l'activité hémodynamique chez les seniors. La première étude est celle d'Albinet et al. (2014). Dans cette étude les auteurs ont contrasté des seniors (femmes) à haut niveau de VO_2max (29.8±6.5 mL/Kg/min) et des seniors (femmes) à faible niveau de VO_2max (20.8±2.7 mL/Kg/min) pour leur proposer une tâche exécutive (GAC) avec deux niveaux de complexité. Durant chaque condition, les auteurs ont déterminé la performance comportementale ainsi que l'activité hémodynamique au niveau du CPFDL. Les résultats de cette étude montrent au niveau comportemental que les seniors à haut niveau de VO_2max ont une meilleure performance comportementale que leurs homologues à faible niveau de VO_2max quel que soit le niveau de complexité de la tâche. Au niveau hémodynamique, quel que soit le niveau de complexité, les seniors à haut niveau de VO_2max montrent une augmentation de [O_2Hb] sur le CPFDL de manière bilatérale. Tandis que les seniors à faible niveau de VO_2max montrent une faible [O_2Hb] dans le CPFDL droit comparativement à leurs homologues à haut niveau de VO_2max et par rapport à leur propre [O_2Hb] sur le CPFDL gauche. Enfin, les auteurs ont observé une corrélation positive entre la VO_2max et la performance exécutive lors de la condition à complexité faible ($r = 0.38$; $p < 0.05$) et lors de la condition à complexité élevée ($r = 0.42$; $p < 0.05$). Cette corrélation entre les deux paramètres durant la condition à complexité faible est médiatisée par l'augmentation de [O_2Hb] sur le CPFDL. Les auteurs suggèrent alors qu'une bonne condition physique cardiorespiratoire chez les seniors (femmes) est liée à l'augmentation de l'apport d'oxygène au niveau du DLPFC, ce qui expliquerait les meilleures performances exécutives observées. De la même façon, Dupuy et al. (2015) ont exploré l'évolution de la performance exécutive et de l'activité hémodynamique au niveau du CPF chez des femmes (jeunes adultes et des seniors) de différents niveaux de condition physique cardiorespiratoire (Haut et faible niveaux de VO_2max) durant la tâche de Stroop avec deux niveaux de difficulté (condition congruente et condition incongruente). Les résultats de cette étude montrent au niveau comportemental qu'en condition incongruente, les participants à haut niveau de VO_2max ont un temps de réponse plus court que leurs homologues à faible niveau de VO_2max. Cette différence ne s'observe pas au niveau de la condition congruente. Sur le plan hémodynamique, les auteurs ont observé que les participants à haut niveau de VO_2max ont une augmentation de [O_2Hb] significativement plus importante que les participants à faible niveau de VO_2max, que cela soit dans la condition congruente ou

incongruente. Les auteurs suggèrent qu'une bonne condition physique cardiorespiratoire impacterait positivement les fonctions exécutives. L'ensemble de ces résultats soutient donc l'idée qu'un style de vie actif améliorerait la réponse hémodynamique, ce qui faciliterait la réalisation de tâches exécutives.

III.3. La charge mentale

La charge mentale est un concept qui reflète l'effort cérébral que fournit un individu pour répondre aux exigences d'une tâche (Ayaz et al., 2012). Elle peut être également définie comme l'effort mental exercé pour maintenir l'exécution d'une tâche à un niveau acceptable lorsque le niveau de complexité de la tâche varie (Brookhuis & De Waard, 2010). Dans cette définition, la variation de la complexité de la tâche est un élément déterminant dans la charge mentale. Les ressources dont dispose le sujet sont également cruciales (Wickens, 1992), et vont jouer à notre avis un rôle primordial dans la perception de la charge mentale. La charge mentale peut être évaluée de manière objective en utilisant par exemple la variabilité de la fréquence cardiaque (Capa, Audiffren, & Ragot, 2008 ; Durantin, Gagnon, Tremblay, & Dehais, 2014), ou d'autres mesures psychophysiologiques comme l'activité cardiaque, l'activité respiratoire (Galy, Cariou, & Mélan, 2012). Elle peut aussi être mesurée de manière subjective en utilisant des questionnaires comme le questionnaire de la perception de la difficulté de Delignières (Delignières, Famose, & Genty, 1994), le NASA-TLX (NASA Task Load Index) élaboré par Hart et Staveland (1988), ou l'échelle de Borg (Borg, 1982).

Dans le cadre de notre thèse, nous avons fait le choix d'évaluer la charge mentale avec la mesure de la perception subjective de la difficulté, car à notre avis elle est un facteur important de l'investissement du sujet lors de la réalisation d'une tâche. Nous avons donc utilisé le questionnaire de la perception subjective de la difficulté de Delignières qui est une échelle allant de 1 à 15 points, ponctuée d'expressions verbales, qui permet d'évaluer la perception de manière subjective (Voir annexe 4). Très peu de travaux ont examiné les effets de l'âge et de l'exercice physique sur la perception de la difficulté. Les premières études ont montré, que durant une tâche motrice, la perception de la difficulté augmente chez les seniors comparativement aux jeunes (Bar-Or, Skinner, Buskirk, & Borg, 1972; Sidney & Shephard, 1977). Mais la revue de Groslambert et Mahon (2006), qui ont fait la synthèse des travaux ayant porté sur la question, montre des résultats mitigés. En effet, l'influence de l'âge s'observe lorsque la charge de travail est absolue. Par contre, cette influence n'est plus significative lorsque la charge de travail est relative. En ce qui concerne l'effet de l'exercice,

dans la même revue de synthèse, les auteurs précisent que, chez les seniors, il est possible que la perception de la difficulté soit affectée non seulement par l'âge seul, mais aussi par la condition physique.

Plusieurs travaux ayant mesuré la réponse hémodynamique avec une tâche de mise à jour de la mémoire de travail (n-back) avec trois niveaux de complexité sont parvenus à la conclusion que la charge mentale influence la réponse hémodynamique. Par exemple, Fishburn, Norr, Medvedev et Vaidya (2014) en mesurant la réponse hémodynamique avec la SPIR durant la 1, 2, 3-back chez des jeunes adultes (20.3±1.7 ans), ont montré que la [O_2Hb] augmente significativement en fonction du niveau de la complexité sur le CPFDL. Ces résultats ont été confirmés par Herff et al. (2014) qui ont utilisé la même tâche avec aussi trois niveaux de difficulté au niveau du CPF. Lorsque l'on passe d'une simple tâche à des situations de double-tâche, la charge mentale n'est plus la même et ceci peut impacter la réponse hémodynamique (Holtzer et al., 2011). L'ensemble de ces travaux suggèrent que la SPIR est sensible à l'incrémentation de la charge mentale et donc adaptée pour investiguer les questions relatives à la charge mentale. Mais, à la suite de ces études qui ont montré que la charge mentale est un facteur qui influe sur l'activité hémodynamique, aucune étude n'a mesuré la charge mentale par le biais de la perception subjective de la difficulté pour explorer les possibles relations avec l'activité hémodynamique qui évolue en fonction de la charge mentale, et qui influencerait la performance cognitive.

Partie 2 - Traitements du signal hémodynamique

La réponse hémodynamique enregistrée n'est pas le reflet unique de l'activité neuronale. D'autres composantes sont aussi présentes dans les signaux hémodynamiques et sont considérées comme des bruits. Ces bruits sont habituellement regroupés en trois catégories à savoir : le bruit instrumental, le bruit expérimental et le bruit physiologique (Huppert, Diamond, Franceschini, & Boas, 2009). Le bruit instrumental proviendrait des composantes électroniques tandis que le bruit expérimental est dû à des mouvements du participant, des fibres optiques ou des optodes (émetteur/détecteur). Quant au bruit physiologique, il est causé par des signaux physiologiques dont les plus importants sont les oscillations cardiaques (0,7-1,5 Hz), respiratoires (0,15-0,35 Hz) et les ondes de Mayer[5]. Avant de déterminer le niveau d'activation, il est nécessaire de prétraiter (filtrage) les signaux hémodynamiques bruts afin de supprimer les différents bruits. Plusieurs méthodes sont utilisées dans la littérature à cette fin (pour revue voir Huppert et al., 2009 ; Scholkmann et al., 2014).

Avant de présenter les différentes méthodes utilisées pour déterminer le niveau d'activation, il est important de préciser le rôle de la condition contrôle dans la détermination du niveau d'activation. La détermination de l'état de repos (inactivité mentale et motrice) est souhaitée dans les études examinant l'activité cérébrale. Toutefois, maintenir une inactivité mentale est un challenge quasi impossible (Orihuela-Espina et al., 2010), car il n'est pas aisé de faire le vide total dans sa tête en évitant de penser. Au cours de nos différentes pré-expérimentations, nous avons fait le constat que lorsque l'on demandait aux participants de fermer les yeux et d'essayer de faire le vide dans leur tête, les signaux hémodynamiques ne reflétaient pas l'activité hémodynamique qui devrait être très stable sans augmentation significative. Afin de contrôler ce que chaque participant fait durant cette période de repos, nous avons pris comme condition de référence une tâche qui ne sollicite pas les processus cognitifs que l'on souhaitait mesurer. Cette solution nous a semblé plus

[5] Les ondes de Mayer reflètent la vasomotricité (capacité d'un vaisseau sanguin à moduler son diamètre par vasodilatation ou vasoconstriction) et s'observent dans les basses fréquences (0.08 Hz). Au niveau cérébral, la vasomotricité se produit sous l'influence des augmentations et des diminutions cycliques de la pression artérielle cérébrale qui se produisent à la fréquence de 0.05-0.1Hz. Elle peut être également induite par l'effet des barorécepteurs et des chimiorécepteurs sur le mécanisme myogénique qui est un mécanisme commun à tous les vaisseaux sanguins et entraine une contraction (dilatation ou constriction) par entrée de calcium dans les cellules musculaires lisses (Mandrick, 2013a).

adéquate qu'une condition de repos classique ou l'on demande au participant de rester assis sans bouger et de faire le vide dans sa tête. L'avantage de cette méthode est qu'elle permet de s'affranchir des activations qui peuvent survenir durant la période de repos et qui seraient dues à une activité cérébrale que l'on ne contrôle pas. Les signaux observés sont dépendants de la tâche effectivement réalisée par le participant et dont on contrôle la performance. Nous avons également rencontré un autre problème qui concerne le moment auquel il faut administrer la condition contrôle pour qu'elle soit la plus proche possible du repos. En effet, lorsque la condition contrôle est administrée au début, il pourrait y avoir un effet de nouveauté, par contre, si elle est réalisée à la fin du protocole, elle pourrait subir l'effet de la fatigue. A notre avis, il est important que de futurs travaux standardisent une condition contrôle qui servirait dans l'utilisation de la SPIR pour investiguer l'activité hémodynamique lors de la réalisation de tâches cognitives.

Dans un protocole expérimental, lorsqu'on dispose de conditions contrôle et expérimentale, la détermination de l'activation associée à la condition expérimentale se fait en soustrayant l'activation de la condition contrôle de l'activation de la condition expérimentale (Hoshi et al., 2003). Afin d'estimer l'activation de la condition contrôle et de la condition expérimentale, plusieurs méthodes de calculs sont utilisées. Parmi ces méthodes, il y en a certaines qui sont récurrentes dans la littérature. Nous retrouvons principalement la méthode de l'aire sous la courbe, la méthode de l'amplitude, la méthode de la pente et la méthode de la fenêtre autour du pic qui seront abordées ci-dessous.

I. La méthode de l'aire sous la courbe

La méthode de l'aire sous la courbe (ASC) est une méthode qui permet de déterminer la surface qui se trouve sous une courbe quelconque. Dans le cas de la réponse hémodynamique, l'ASC représente la surface sous la courbe décrite par les changements de [O_2Hb], d'une part, et de [HHb], d'autre part. Pour calculer l'ASC on utilise soit la fonction mathématique intégrale, soit la méthode des trapèzes. Cette méthode des trapèzes consiste à assimiler la surface sous la courbe à un trapèze et à calculer l'aire de ce trapèze. La méthode de l'ASC a été utilisée dans des études antérieures (Gagnon et al., 2012 ; Limongi, Di Sante, Ferrari, & Quaresima, 2009). En effet, Gagnon et al. (2012) ont préféré prendre en compte l'ASC la plus proche des amplitudes maximales et minimales pour l'oxyhémoglobine et la déoxyhémoglobine respectivement. En revanche, Limongi et al. (2009) ont utilisé l'ASC en prenant en compte l'entièreté des signaux d'oxyhémoglobine et de déoxyhémoglobine.

II. La méthode de l'amplitude

La méthode de l'amplitude consiste à faire la différence entre les moyennes de deux fenêtres temporelles distinctes qui se situent avant la période de stimulation (période de repos) et juste avant la fin de la stimulation (Perrey, 2008), ou sur la fenêtre totale de la stimulation (Hock et al., 1995). La durée de ces deux fenêtres est variable en fonction des chercheurs. Certains chercheurs préfèrent garder la même durée (10s - 10s) pour les deux fenêtres (Hagen et al., 2014 ; Kahlaoui et al., 2012 ; Makizako et al., 2013) dans un protocole où la période de stimulation est de 60 s et la période de repos de 30-60s. En revanche, d'autres chercheurs utilisent une courte fenêtre avant la période d'activation (2s - 5s) et une fenêtre plus large juste avant la fin de l'activation (6s - 10s) (Obayashi & Hara, 2013 ; Schroeter, Zysset, Kruggel, & von Cramon, 2003 ; Hyodo et al., 2012) durant un protocole où la période de stimulation est de 12-20s. La détermination de la durée de la fenêtre temporelle dépendrait alors de la période de stimulation. Ainsi, plus la période de stimulation est importante, plus la fenêtre temporelle devrait être large.

III. La méthode de la pente

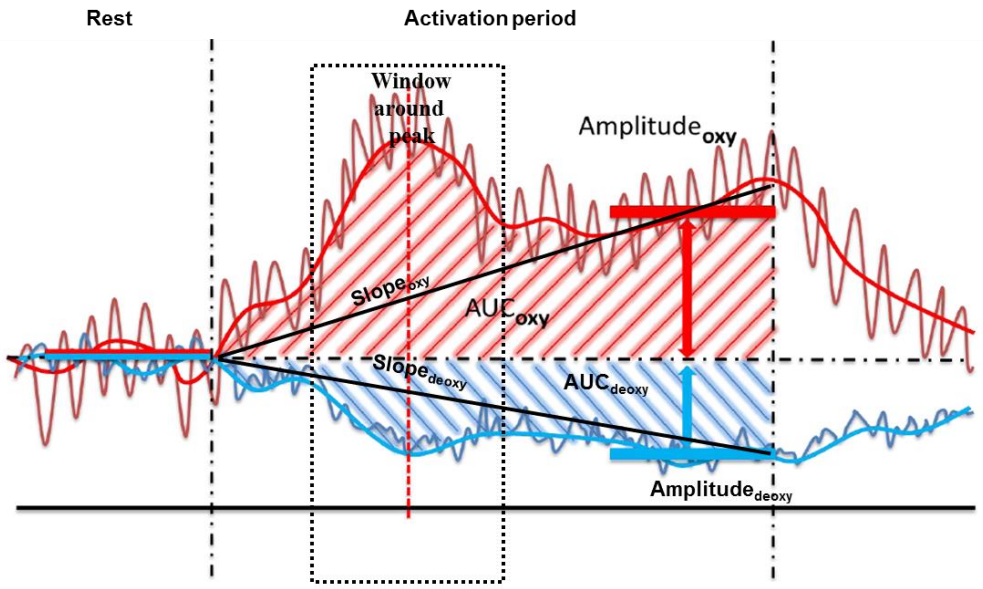
En ce qui concerne la méthode de la pente, elle consiste à appliquer sur les signaux hémodynamiques une régression linéaire afin d'obtenir le coefficient de la pente. Cette méthode de la pente semble être facile d'utilisation et plus discriminante des effets de la charge mentale sur l'activation cérébrale (Mandrick et al., 2013b). Toutefois, nonobstant ses avantages, cette méthode semble avoir quelques faiblesses. En effet, les signaux de la réponse hémodynamique subissent rarement une augmentation linéaire dans le temps. Or la méthode de la pente applique une régression linéaire, ce qui pourrait biaiser la détermination du niveau d'activation.

IV. La méthode de la fenêtre autour du pic

La méthode de la fenêtre autour du pic est une méthode qui se base sur le temps où les signaux d'oxyhémoglobine et de déoxyhémoglobine atteignent leurs maximums. Elle consiste à déterminer dans un premier temps le pic de réponse d'oxyhémoglobine et de déoxyhémoglobine durant la période de stimulation. Ensuite, il faut convenir d'une fenêtre temporelle autour de ce pic pour calculer la moyenne d'activation dans cette fenêtre temporelle. Cette méthode a été utilisée par certains chercheurs qui, après avoir déterminé le pic, ont utilisé une fenêtre temporelle de 2 s (pic ±1 s) autour de ce dernier (Watanabe,

Homae, Nakano, & Taga, 2008). Toutefois, dans la littérature, très peu de travaux ont eu recours à cette méthode.

En conclusion, plusieurs méthodes permettent de déterminer le niveau d'activation. Nous avons présenté quatre de ces méthodes qui sont résumées sur la Figure 11. Dans la littérature, il n'existe pas un consensus formel sur une méthode qui doit être utilisée pour déterminer le niveau d'activation. Néanmoins, dans le cadre de notre thèse, alors que nous les avons toutes utilisées, nous avons fait le choix de conserver deux des quatre méthodes, à savoir la méthode de l'ASC et celle de la fenêtre autour du pic. Le choix de l'ASC a été motivé par le fait que cette méthode prend en compte les signaux dans leur intégralité. En ce qui concerne la méthode de la fenêtre autour du pic, elle a l'avantage de prendre en compte les valeurs maximales au cours de la période de stimulation.



Rest *: période de repos ;* ***activation period*** *: période d'activation ;* ***Slope$_{oxy\text{-}deoxy}$*** *: pente d'oxyhémoglobine et de déoxyhémoglobine ;* ***AUC$_{oxy\text{-}deoxy}$*** *: aire sous la courbe d'oxyhémoglobine et de déoxyhémoglobine ;* ***Amplitude$_{oxy\text{-}deoxy}$*** *: méthode d'amplitude sur l'oxyhémoglobine et de déoxyhémoglobine ;* ***window around peak*** *: fenêtre autour du pic.*

Figure 11: Différentes méthodes d'estimation de l'activation hémodynamique (modifiée de Mandrick, 2013a).

En résumé

Dans ce troisième Chapitre, il a été question de la présentation de la SPIR. Les différents travaux ont montré que :

- La SPIR est une technique d'imagerie optique non-invasive, non-ionisante, avec un rapport signal sur bruit acceptable, qui permet de mesurer l'activité hémodynamique du cortex cérébral durant des tâches cognitives ou durant l'exercice physique chez des populations variées (enfants, jeunes adultes, seniors, patients).

- La réponse hémodynamique est basée sur le phénomène de couplage neurovasculaire. La détermination du niveau d'activation après la phase d'acquisition se fait dans la littérature avec plusieurs méthodes (méthode de la pente, méthode de l'amplitude, méthode de l'aire sous la courbe, méthode de la fenêtre autour du pic …) sans qu'il n'y ait de consensus établi.

- La réponse hémodynamique subit l'influence de plusieurs facteurs dont les principaux sont l'âge, la charge mentale, le style de vie.

Chapitre 4

Problématique et objectifs

Dans la partie théorique de ce travail, nous avons observé que le vieillissement induit le déclin des fonctions cognitives et plus particulièrement des fonctions exécutives. Par exemple, durant une tâche exécutive, les seniors comparativement aux jeunes adultes montrent une performance comportementale significativement moins bonne. De plus, cette différence entre les seniors et les jeunes adultes au plan comportemental va s'amplifier lorsque la complexité de la tâche est incrémentée. Plusieurs travaux ayant utilisé les techniques d'imagerie cérébrale ont montré que cette détérioration des fonctions exécutives serait due non seulement à la perte du volume cortical, mais surtout à une réduction du débit sanguin des régions cérébrales qui assurent les fonctions exécutives. Afin de résumer ces différences observées aux niveaux comportemental et cérébral entre jeunes adultes et seniors, plusieurs modèles comme PASA, HAROLD, CRUNCH et STAC sont proposés dans la littérature (voir Chapitre 1 - Partie 2). A l'inverse de l'avancée de l'âge qui détériore les fonctions exécutives, l'exercice physique permet de compenser cette réduction des fonctions exécutives. L'hypothèse la plus utilisée pour expliquer les mécanismes qui sous-tendent cet effet prophylactique de l'exercice physique sur le fonctionnement exécutif au cours du vieillissement est l'hypothèse cardiorespiratoire (voir Chapitre 3 - Partie 2 - I).

Le développement de la SPIR qui offre l'opportunité de quantifier l'activité hémodynamique au niveau cérébral pendant le repos et durant des tâches cognitives et/ou motrices a récemment permis d'objectiver cette hypothèse cardiorespiratoire. En utilisant la SPIR, quelques auteurs ont apporté des preuves de cette hypothèse cardiorespiratoire lors d'une tâche exécutive. Les jeunes adultes ainsi que les seniors qui ont une bonne condition physique cardiorespiratoire montrent, d'une part, une activité hémodynamique plus élevée au niveau du CPF et, d'autre part, une meilleure performance comparativement à leurs homologues sédentaires. Toutefois, ces quelques travaux ont utilisé des tâches exécutives qui sollicitent la fonction d'inhibition avec deux niveaux de complexité. Très peu de travaux ont examiné à la fois les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire en utilisant des tâches exécutives à plusieurs niveaux de complexité ou la procédure de la double-tâche.

La question générale de cette thèse est d'étudier comment évoluent l'activité hémodynamique du CPF ainsi que les performances exécutives et la perception subjective de la difficulté lors de la réalisation de tâches exécutives et/ou motrices impliquant du contrôle exécutif avec plusieurs niveaux de complexité, chez des jeunes adultes ainsi que chez des seniors de différentes conditions physiques cardiorespiratoires.

L'hypothèse générale que nous cherchons à valider est que, d'une part, une meilleure condition physique cardiorespiratoire (VO_2max) va induire une augmentation de l'activité hémodynamique du CPF, ce qui va conduire à une réduction de la détérioration des performances exécutives qui s'observe avec l'avancée de l'âge durant la réalisation de tâches exécutives particulièrement complexes. D'autre part, une meilleure condition physique cardirespiratoire va induire une réduction de la perception subjective de la difficulté chez les jeunes adultes et chez les seniors. De plus, la perception subjective de la difficulté va être plus grande chez les seniors par rapport aux jeunes adultes.

Les principaux objectifs expérimentaux des travaux réalisés dans le but de valider notre hypothèse générale sont détaillés ci-dessous :

- L'objectif de notre première étude (Etude 1A) est de s'assurer que la SPIR est sensible à l'augmentation de la complexité durant la réalisation d'une tâche impliquant la mise à jour de la mémoire de travail (n-back), mais aussi lors d'une tâche qui sollicite une autre fonction exécutive qui est l'inhibition (GAC). Sur la base des travaux antérieurs qui ont utilisé la SPIR pour examiner cette question, nous avons émis l'hypothèse que lors des deux tâches, les performances comportementales vont diminuer au fur et à mesure que la complexité augmente. Par contre, à l'inverse des performances comportementales, l'activité hémodynamique au niveau du CPF va augmenter avec l'incrémentation de la complexité des tâches. Enfin, de manière spécifique à notre étude dans laquelle nous avons mesuré la perception subjective de la difficulté, on s'attend à l'augmentation de cette dernière en fonction de la complexité durant les deux tâches.

- Un deuxième objectif est de montrer les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique, la performance exécutive et la perception subjective de la difficulté durant la tâche n-back avec plusieurs niveaux de complexité (Etude 1B). En se référant au modèle CRUNCH (voir Chapitre 2 - Partie 2 - III), nous avons proposé deux hypothèses sur les données comportementales et hémodynamiques. D'abord, les jeunes adultes vont avoir de meilleures performances comportementales ainsi qu'une forte activité hémodynamique sur le CPF par rapport aux seniors, et ceci au fur et à mesure que la tâche exécutive devient complexe. Ensuite, les seniors avec une bonne condition physique cardiorespiratoire vont montrer une augmentation de l'activité hémodynamique du CPF, ce qui va améliorer leurs performances exécutives comparativement à leurs homologues à faible condition physique cardiorespiratoire. En ce qui concerne la perception subjective de la difficulté, elle va être plus importante chez les seniors par rapport aux jeunes adultes et de

façon analogue plus importante chez les participants à haut niveau de VO_2max par rapport aux participants à faible niveau de VO_2max.

- Le troisième et dernier objectif est d'explorer les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique cérébrale durant la procédure de double-tâche avec comme tâche primaire la tâche de Fitts modifiée avec trois niveaux de complexité et comme tâche secondaire la GAC (Etude 2). En nous basant sur les travaux antérieurs, nous avons émis plusieurs hypothèses.

✓ D'abord nous nous attendons à une meilleure performance comportementale et à une plus grande activité hémodynamique et une faible perception subjective de la difficulté chez les jeunes adultes par rapport aux seniors quelle que soit la condition (simple tâche et double-tâche).

✓ Ensuite les performances comportementales vont se détériorer avec l'augmentation de l'indice de difficulté de la tâche de Fitts modifiée durant la condition double-tâche par rapport à la simple tâche. En ce qui concerne la perception subjective de la difficulté, elle va être plus importante durant la condition double-tâche que dans la condition simple tâche avec l'incrémentation de l'indice de difficulté. De la même manière, l'activité hémodynamique va être plus importante lors de la condition double-tâche que lors de la condition simple tâche et ceci avec l'augmentation de l'indice de difficulté.

✓ Enfin les seniors à haut niveau de VO_2max vont avoir une plus grande activité hémodynamique et de meilleures performances comportementales comparativement à leurs homologues à faible VO_2max quelles que soient les conditions.

CONTRIBUTIONS EXPÉRIMENTALES

Chapitre 5

Travaux expérimentaux

Partie 1 - Activité hémodynamique cérébrale : effet de la tâche, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire

I. Etude 1A

I.1. Introduction

La SPIR est une technique d'imagerie cérébrale qui permet de mesurer l'activité hémodynamique cérébrale. Plusieurs études ont utilisé cette technique d'imagerie cérébrale pour investiguer les changements spatio-temporels de [O_2Hb] et de [HHb] chez des jeunes adultes durant différentes tâches cognitives comme le test de classement de cartes du Wisconsin (Fallgatter & Strik, 1998), la n-back (Fishburn et al., 2014 ; Hoshi et al., 2003 ; Molteni et al., 2012), la GAC (Hoshi et al., 2003), la tâche de calcul mental (Limongi et al., 2009). Ces différentes études ont montré que durant la période d'activation où le participant réalise une tâche, il s'opère une augmentation substantielle de [O_2Hb] qui est suivie d'une légère diminution de [HHb]. Ces changements des paramètres hémodynamiques sont toutefois influencés par la complexité de la tâche (Fishburn et al., 2014 ; Herff et al., 2014 ; Molteni et al., 2012), et le genre (Li, Luo, & Gong, 2010). En effet, au fur et à mesure que la tâche devient complexe, les changements des paramètres hémodynamiques sont également plus importants. En ce qui concerne l'effet du genre, les hommes ont une activation bilatérale avec une legère dominance à gauche, alors que les femmes ont une activation latéralisée à gauche lors de la tâche n-back. Les travaux antérieurs ayant examiné le réseau neuronal impliqué dans les tâches n-back et GAC ont souligné le rôle du CPFDL et/ou du CPFVL durant la n-back (Braver et al., 1997 ; Li et al., 2010 ; Molteni et al., 2012) et la GAC (Albinet et al., 2014 ; Daniels, Witt, Wolff, Jansen, & Deuschl, 2003 ; Hoshi et al., 2003 ; Jahanshahi et al., 2000). Certains chercheurs ont constaté que l'activité hémodynamique du CPF est bilatérale avec toutefois une plus forte activation sur l'hémisphère gauche pour la n-back (Fishburn et al., 2014) et une plus forte activation sur l'hémisphère droit pour la GAC (Daniels et al., 2003).

Parmi les études citées en amont, seule l'étude de Hoshi et al. (2003) a examiné, dans un même protocole expérimental, l'activité hémodynamique du CPF au cours de la tâche n-back et de la tâche GAC qui mesurent respectivement les fonctions de mise à jour de la mémoire de travail (Owen et al., 2005) et d'inhibition (Audiffren et al., 2009). Les résultats de cette étude montrent une activité hémodynamique dominante sur le CPFVL durant la

tâche n-back tandis qu'au cours de la tâche GAC, l'activité hémodynamique est beaucoup plus diffuse sur le CPF. Mais, dans le protocole expérimental, trois niveaux de complexité ont été utilisés pour la n-back tandis que la GAC avait un seul niveau de complexité. Ainsi, même si cette étude a permis de déterminer l'implication du CPF dans ces deux tâches, elle n'a pas permis d'explorer simultanément l'effet de la complexité sur les deux tâches. C'est pour cette raison que dans la présente étude1A, le protocole de Hoshi et al. (2003) a été repris avec certaines modifications au niveau du nombre de modalités pour le facteur Complexité de la tâche de GAC afin d'examiner l'activité hémodynamique du CPF dans les deux tâches en fonction de la complexité. L'intérêt principal de cette étude était donc de déterminer laquelle des deux tâches est la plus sensible à l'incrément de la complexité.

Cette étude, approuvée par le Comité d'Ethique pour les Recherches non Interventionnelles (CERNI Tours-Poitiers, n° 2015-04-02, Tours, France), avait donc pour but de caractériser l'évolution des paramètres hémodynamiques au niveau du CPF durant des tâches cognitives impliquant du contrôle exécutif (n-back et GAC) chez des jeunes adultes sains. Toutefois, comme tous les participants ont été recrutés à la Faculté des Sciences du Sport, nous avons jugé nécessaire d'évaluer leur niveau de condition physique cardiorespiratoire (haut niveau de VO_2max) qui pourrait influer sur les mesures hémodynamiques.

Les principaux objectifs poursuivis dans cette étude étaient, d'une part, d'examiner l'évolution des performances comportementales, de la perception subjective de la difficulté et de l'activité hémodynamique du CPF durant les deux tâches en fonction de la complexité et, d'autre part, d'investiguer la relation entre ces différents paramètres. Il était précisement question, à ce niveau, d'examiner s'il existait une relation entre la performance comportementale et l'activité hémodynamique ou entre la perception subjective de la difficulté et l'activité hémodynamique. Sur la base des travaux antérieurs, nous attendons une augmentation significative de l'activité hémodynamique du CPF en fonction de la complexité de la tâche. De plus, cette activité hémodynamique devrait corréler avec les données comportementales et/ou la perception subjective de la difficulté.

I.2. Méthode

I.2.a. Participants

Dix-neuf jeunes adultes droitiers (garçons = 17; filles = 2) âgés de 18 à 22 ans recrutés à la Faculté des Sciences du Sport de l'Université de Poitiers (niveau d'éducation = 14 ans) ont participé à l'étude. Aucun d'eux ne souffrait de pathologie cardio-vasculaire ou neurologique. La condition physique cardiorespiratoire (VO_2max = 54,83 ± 7,21 $ml.kg^{-1}.min^{-1}$) a été évaluée par le test sous-maximal VAMEVAL (Cazorla, 1990). Avant de participer, à l'expérience tous les participants ont rempli et signé la fiche de consentement éclairé validée par le CERNI Tours-Poitiers.

I.2.b. Taches exécutives

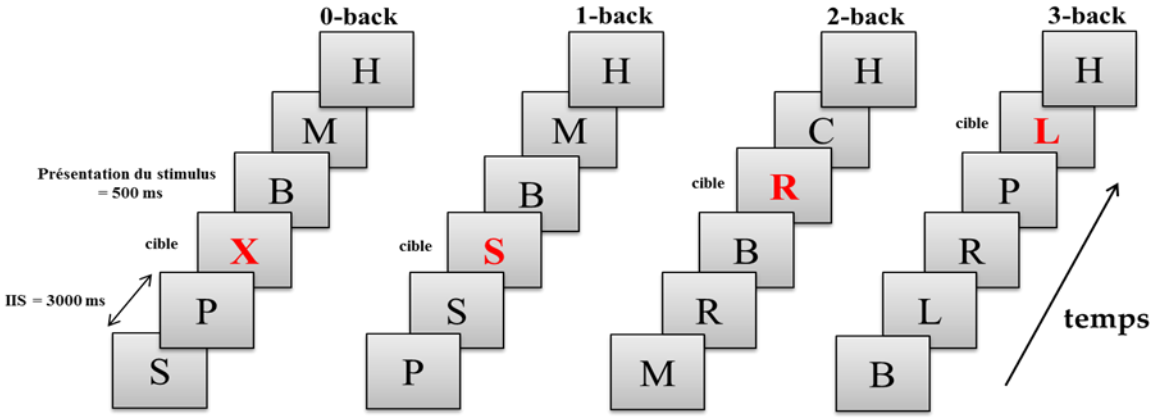
- ✓ *n-back*

La tâche n-back est une tâche exécutive qui permet de mesurer prioritairement la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. Selon Owen et al. (2005), durant cette tâche, le participant doit suivre une série de stimuli et répondre à chaque fois qu'un stimulus apparait. En effet, il doit dire le plus rapidement et le plus précisément possible si le stimulus présenté est le même que celui présenté n essais précédemment. Dans la littérature, trois variantes, à savoir la 1, 2, 3-back sont généralement utilisées (Jonides et al., 1997 ; Fishburn et al., 2014 ; Herff et al., 2014 ; Molteni et al., 2012). Le niveau de complexité de la n-back augmente lorsque l'on passe de la 1-back à la 3-back. Cette tâche comporte également une condition contrôle qui est la 0-back. Durant cette condition, le participant doit dire si la lettre qu'il voit est la lettre "X". Les différentes variantes ainsi que la condition contrôle de cette tâche sont résumées sur la Figure 12. Dans la tâche 1-back, le participant doit appuyer sur la touche « Oui » si la lettre présentée au cours de l'essai n était identique à l'essai précédent et sur la touche « Non » dans le cas contraire. Sur la Figure 12, on voit ainsi que le participant doit répondre « Oui » pour la lettre S uniquement. Dans la tâche 2-back, le participant doit appuyer sur la touche « Oui » si la lettre présentée à l'essai n était identique à celle présentée à l'essai n-2 et sur la touche « Non » dans tous les autres cas. Sur la Figure 12, on voit que le participant doit répondre « Oui » uniquement pour la lettre R. Enfin, dans la tâche 3-back il doit répondre « Oui » si la lettre présentée à l'essai n est identique à celle présentée à l'essai n-3 et sur la touche « Non » dans tous les autres cas. Dans l'exemple de la Figure 12, le participant doit répondre « Oui » uniquement pour la lettre L. Au cours de cette tâche, deux

paramètres, à savoir le temps de réponse (TR) et le score A′ de précision ont été mesurés. Le score A′ de précision est déterminé en utilisant la formule de Stanislaw et Todorov (1999) :

A′ = 0,5+ ((H-F) (1+ H-F)/4H (1-F)) lorsque H ≥ F (1) ou A′ = 0,5- ((F-H) (1+ F-H)/4F (1-H)) quand H < F (2). Le score A′ varie entre 0.5 (réponse au hasard) et 1 (parfaite discrimination des cibles et des non-cibles par le participant lors de la tâche n-back, donc une bonne précision).

H= nombre de oui corrects sur le nombre de oui total et F= nombre de oui incorrects sur le nombre total de non.



IIS = Intervalle Inter Stimuli

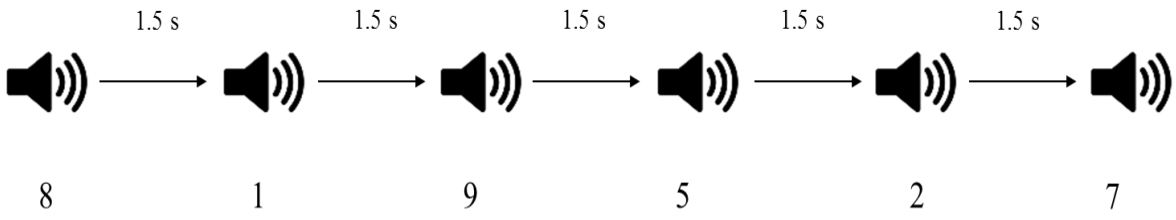
Figure 12 : Schéma du déroulement de la n-back.

✓ *GAC*

La GAC est la tâche que nous avons choisie pour évaluer la fonction d'inhibition. Cette tâche consiste à donner des chiffres entre 1 et 9 à une vitesse constante de telle sorte que la suite de chiffres donnée soit la plus aléatoire possible (Audiffren et al., 2009). La Figure 13 présente un exemple du décours temporel de la GAC. Cette tâche comporte aussi une condition contrôle (CNT) qui consiste à compter en boucle de 1 à 9 en suivant la même fréquence de génération que la tâche elle-même. Le niveau de complexité de la GAC peut être manipulé par le biais de deux méthodes. La première méthode consiste à varier la fréquence de génération des chiffres. Par exemple, on peut demander au participant de donner un chiffre toutes les 0.5, 1, 1.5, 2, 2.5, 3 s (Jahanshahi, Saleem, Ho, Dirnberger, & Fuller, 2006). La seconde méthode consiste à demander au participant d'éviter certains chiffres lorsqu'il réalise la tâche (Towse & Valentine, 1997). Nous nous sommes basés sur

cette deuxième méthode pour déterminer les trois niveaux de difficulté que nous avons utilisés dans la présente étude. Ainsi, le premier niveau de complexité (GAC1) consiste à donner des chiffres entre 1 et 9 à une fréquence de 1 chiffre / 1.5 seconde (0.6 Hz). Ensuite, les deux autres niveaux de complexité (GAC2 et GAC3) consistent à donner des chiffres respectivement entre 1 et 10 et entre 1 et 12, en ne donnant pas le chiffre 4 lors de la GAC2 et les chiffres 3 et 6 durant la GAC3. Cette méthode complexifie la GAC car, en plus d'inhiber le comptage dans l'ordre, les participants doivent inhiber également un ou deux chiffres spécifiques selon la condition (GAC1 ou GAC2).

Plusieurs indices permettent d'investiguer la capacité d'inhibition durant la GAC. Au nombre de ces indices, nous avons l'adjacence et le score de comptage (SC) (Audiffren et al., 2009) qui sont les indices les plus discriminants et les plus utilisés dans la littérature. Dans cette étude, nous avons utilisé l'adjacence qui est le rapport entre le nombre de paires de réponses adjacentes (paires de chiffres se suivant de manière ascendante ou descendante; par exemple 4-5 ; 3-2) et le nombre total de paires de réponses produites par le participant. Elle est calculée en utilisant la formule suivante : Adjacence = 100 × (nombre de paires adjacentes/nombre de paires de réponses) (Towse & Neil, 1998). Elle se situe entre 0% (aucune paire adjacente) et 100% (toutes les paires sont composées de chiffres adjacents) et traduit la capacité du participant à pouvoir inhiber le fait de compter. Un pourcentage élevé reflète donc une faible performance exécutive (Albinet et al., 2014). En plus de l'adjacence, le nombre de chiffres donnés (taux de réussite) par le participant durant la tâche a été enregistré.



Les chiffres 8, 1, 9, 5, 2, 7 correspondent à des exemples de réponses que le participant pouvait donner à chaque fois qu'il entendait le son du métronomme qui donnait la fréquence de génération.

Figure 13: La tâche de Génération Aléatoire de Chiffres (GAC).

I.2.c. Protocole expérimental

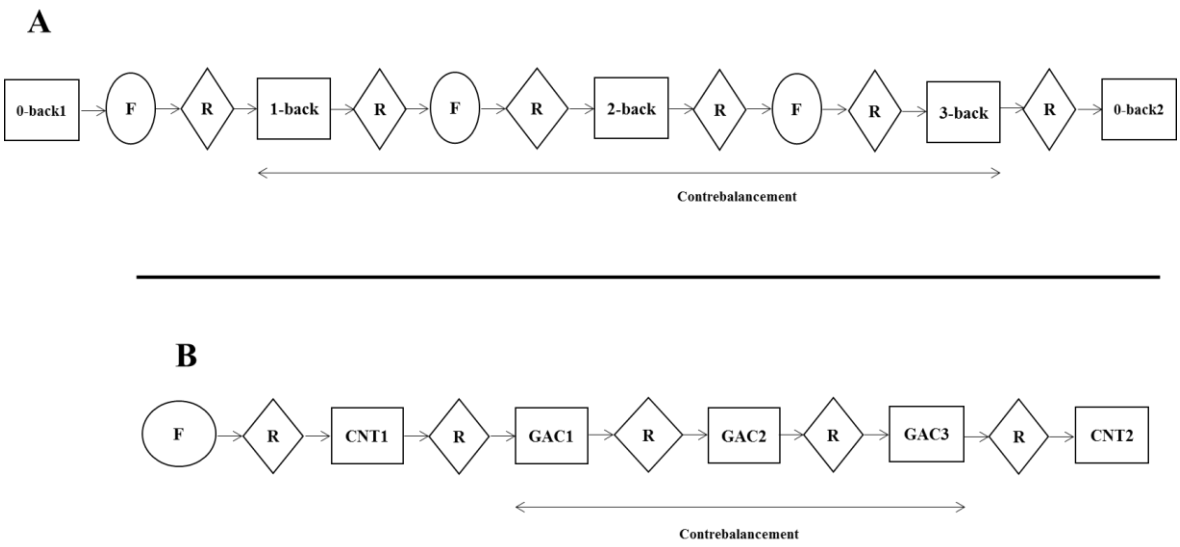
Le protocole expérimental était constitué d'une seule session d'environ 1h30 min répartie en plusieurs étapes. Les participants étaient installés sur un siège devant un écran d'ordinateur dans une salle légèrement éclairée et calme. La première étape consistait à remplir le questionnaire de latéralité (Oldfield, 1971) qui permettait de vérifier si le participant était droitier ou gaucher. Ensuite, l'expérimentateur installait les optodes de la SPIR sur le front du participant qui effectuait les deux tâches cognitives, à savoir la n-back et la GAC avec trois niveaux de complexité chacune. Le participant commençait soit par la n-back, soit par la GAC, de manière contrebalancée entre les participants.

Dans le cas de la tâche n-back, le participant effectuait les trois niveaux de complexité (1, 2, 3-back) qui étaient contrebalancés en utilisant un carré latin modifié. A la fin de chaque niveau de complexité, le participant avait le feedback du nombre de bonnes réponses. Avant et après ces trois niveaux de complexité, il effectuait la 0-back. La première 0-back servait d'entraînement, alors que la seconde 0-back après les trois niveaux de complexité a servi de condition contrôle. Chaque condition durait 150 s. Avant de réaliser chaque niveau de complexité, le participant passait par une phase d'entraînement et ensuite observait 90 s de repos avant de réaliser le niveau de complexité réellement (voir Figure 14A). Pendant cette période de repos, il était demandé au participant de fermer les yeux et de faire le vide dans sa tête. Les différentes variantes ainsi que la condition contrôle de la tâche n-back étaient composées chacune de 42 stimuli avec 14 cibles et 28 non cibles. A chaque essai, une consonne apparaissait de façon pseudo-aléatoire à l'écran grâce au logiciel E-prime 2.0 (Psychology Software Tools, PA, USA). Avant l'apparition de chacun des 42 stimuli, il y avait une croix de fixation noire qui apparaissait et restait pendant 500 ms. Ensuite, le stimulus apparaissait et le participant disposait de 3000 ms pour répondre. Le participant donnait sa réponse *oui ou non* en appuyant sur deux touches distinctes de la Srbox **(**Serial Response Box^{TM}) avec une précision d'une milliseconde. Le TR et le score A′ étaient mesurés pour chaque condition expérimentale. Une fois que le participant avait fini cette tâche, une pause de 5 min lui était accordée et il enchainait avec la deuxième tâche.

Durant la GAC, le participant faisait dans un premier temps une phase d'entraînement des trois niveaux de complexité. Ensuite, il réalisait la tâche en faisant les trois niveaux de complexité (GAC1, GAC2 et GAC3) qui étaient contrebalancés de manière analogue à la n-back. Il effectuait le CNT avant et après les trois niveaux de complexité. Le premier CNT servait d'entraînement, le second CNT après les trois niveaux de complexité a servi de

condition contrôle. Comme pour la tâche n-back, chaque niveau de complexité durait 150 s. A la fin de chaque niveau de complexité, le participant observait 90 s de repos durant lesquelles, on lui demandait également de fermer les yeux et de faire le vide dans sa tête (voir Figure 14B). Pendant chaque niveau de complexité le participant donnait 100 réponses enregistrées par un dictaphone (Philips voice tracer digital recorder LFH0652). L'adjacence et le taux de réussite étaient mesurés pour les trois niveaux de complexité.

Les données hémodynamiques étaient enregistrées durant le déroulement des deux tâches exécutives. Afin de déterminer la perception subjective de la difficulté des participants durant les différentes tâches, les sujets remplissaient à l'issue de chaque condition de complexité le questionnaire de la perception de la difficulté de Delignières et al. (1994).



F *= Familiarisation,* ***R*** *= Repos ;* ***CNT*** *= tâche contrôle ;* ***GAC*** *= Génération Aléatoire de Chiffre*

Figure 14 : Schéma du déroulement expérimental.

I.2.d. Appareil

La mesure des changements relatifs de [O_2Hb] et de [HHb] au niveau du CPF au cours de la phase expérimentale a été effectuée en utilisant le système d'oxymétrie à ondes continue Oxymon (Oxymon MKIII, Artinis Medical Systems ^{BV}, Zetten, Pays-Bas). Ce système utilise deux longueurs d'onde de 857 nm (pour l'oxyhémoglobine) et 764 nm (pour la déoxyhémoglobine) avec une fréquence d'acquisition de 10Hz. Les optodes ont été placées en utilisant le système international standard 10/20 (Okamoto et al., 2004) qui a permis de localiser Fp1 et Fp2. Le repère Fp1 était sur le CPF gauche et le repère Fp2 était

sur le CPF droit. A partir de ces points de repère, le mapping (cartographie) 2 x 4 canaux était posé sur le front du participant (voir Figure 15) de sorte que le mapping soit à 20-30 mm au-dessus des sourcils (Vermeij et al., 2012). La distance inter-optode utilisée dans la présente étude était de 3.5 cm. Cette distance a été déjà utilisée dans la littérature (Strangman, Franceschini, & Boas, 2003). Au cours de l'expérience, il était demandé aux participants d'éviter : tout mouvement brusque de la tête, de froncer les sourcils, de serrer les mâchoires et de parler afin de minimiser les bruits expérimentaux. La mesure des paramètres hémodynamiques était effectuée approximativement au niveau du CPFDL (aires de Brodmann 9/46) et du CPFVL (aires de Brodmann 47/45/44) de manière bilatérale car ces aires sont fortement impliquées dans les deux tâches exécutives utilisées dans la présente étude.

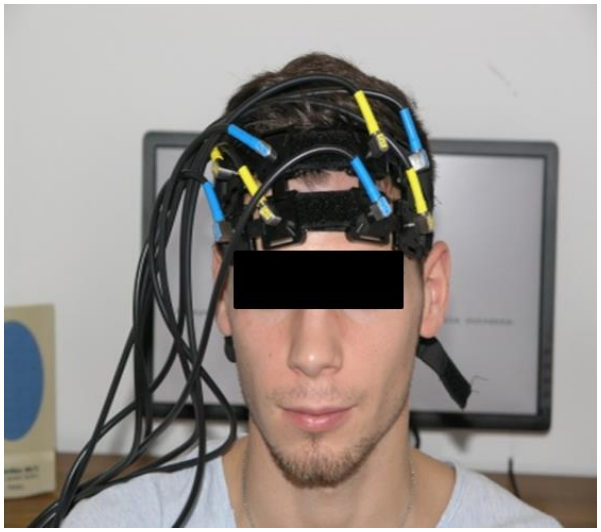


Figure 15: Placement des optodes sur le front d'un jeune adulte.

I.2.e. Traitement des signaux

Dans cette première étude, nous avons enregistré en continu 256 réponses hémodynamiques (16 participants × 2 hémisphères × 2 canaux × 4 conditions) lors de la GAC et 288 réponses hémodynamiques (18 participants × 2 hémisphère × 2 canaux × 4 conditions) durant la n-back pour l'ensemble des participants. Un grand nombre de ces réponses hémodynamiques (78.12 % pour la GAC et 94.5 % pour la n-back) concordaient avec le pattern hémodynamique classique, c'est-à-dire une augmentation de [O_2Hb] et une

légère diminution de [HHb]. A titre illustratif, les Figures 16 et 17 décrivent l'évolution moyenne des paramètres hémodynamiques des participants respectivement pour la GAC et la n-back. Les signaux hémodynamiques enregistrés ont été filtrés en utilisant le filtre moyen gaussien à 1 s proposé par le logiciel Oxysoft. Ce filtre a permis de supprimer les bruits physiologiques non pertinents pour notre étude. Lorsque ce filtre ne permettait pas d'enlever tous les artefacts observés, notamment des pics probablement liés à des mouvements, l'Algorithme de Réduction d'Artefacts de Mouvement (MARA) (Scholkmann, Spichtig, Muehlemann, & Wolf, 2010) a été appliqué pour couper l'artefact et reconstruire le signal. En effet, 8 des 256 réponses hémodynamiques et 21 des 288 réponses hémodynamiques obtenues respectivement lors de la GAC et de la n-back ont nécessité ce traitement. En moyenne, lors de la GAC, 11.23 % du signal O_2Hb et 3.79 % du signal HHb ont été traités avec le MARA. Par contre, lors de la n-back, 8.63 % du signal O_2Hb et 2.84% du signal HHb ont été traités avec le MARA. Après cette phase de filtrage, un biais à 0 a été effectué 10 s après le début de la phase d'activation en utilisant un programme Matlab (The Mathworks Inc., MA, USA) pour ne garder que les 140 dernières secondes de la tâche. A la suite de ce biais, l'ASC a été calculée pour l'oxyhémoglobine et la déoxyhémoglobine. Cette méthode a été choisie parce qu'elle est déjà utilisée dans d'autres travaux ayant eu recours à la SPIR (Gagnon et al., 2012 ; Limongi et al., 2009). De plus, en comparaison avec les autres méthodes (amplitude, pente, fenêtre autour du pic), elle a été la plus sensible aux manipulations expérimentales. Enfin, pour déterminer le niveau d'activation durant les trois niveaux de complexité, on s'est servi de la méthode soustractive de Hoshi et al. (2003). En effet, cette méthode consistait à soustraire l'ASC de la condition contrôle de chaque condition expérimentale. Les analyses statistiques ont été effectuées sur la différence des ASC.

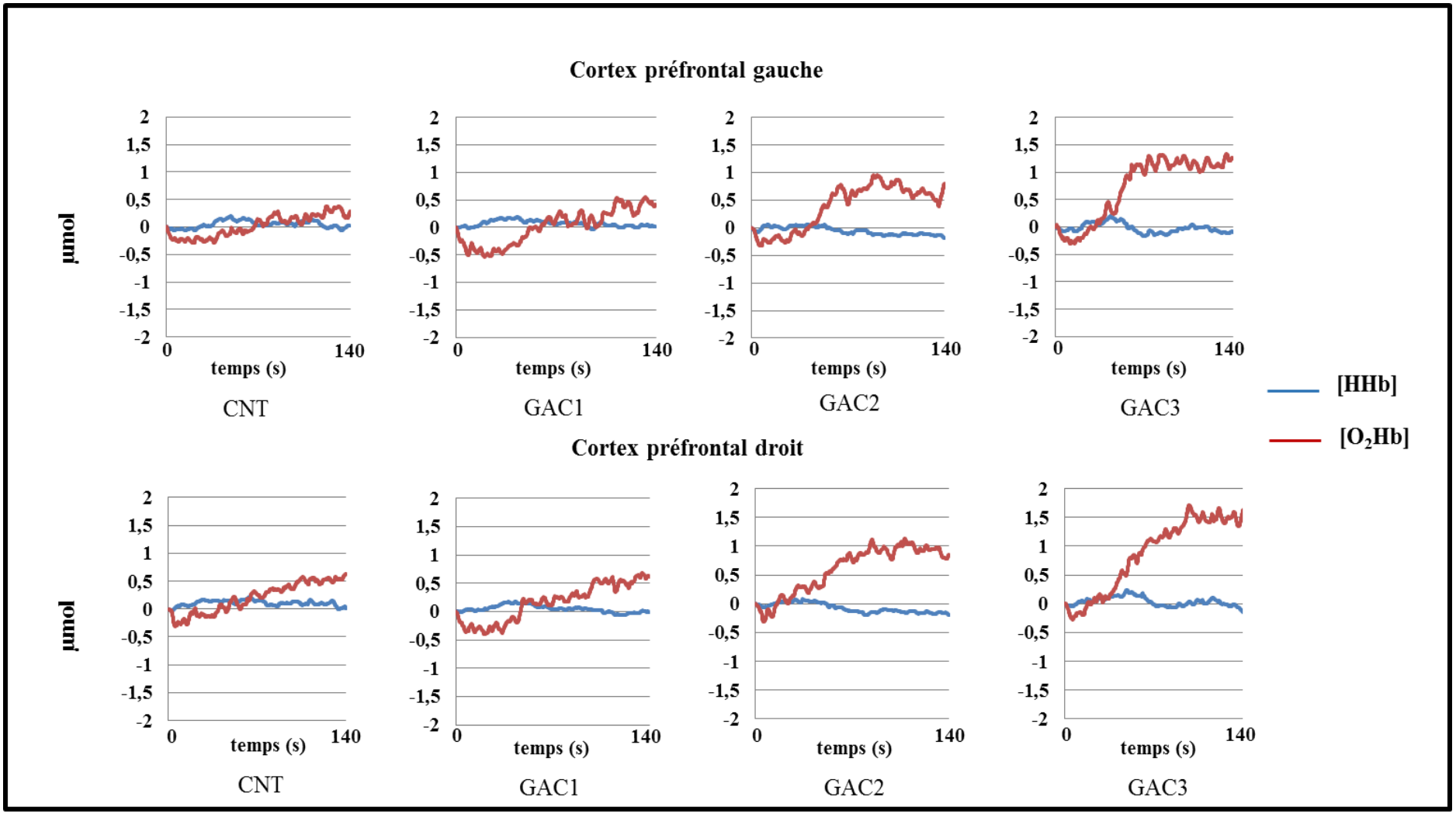


Figure 16 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes lors de la GAC.

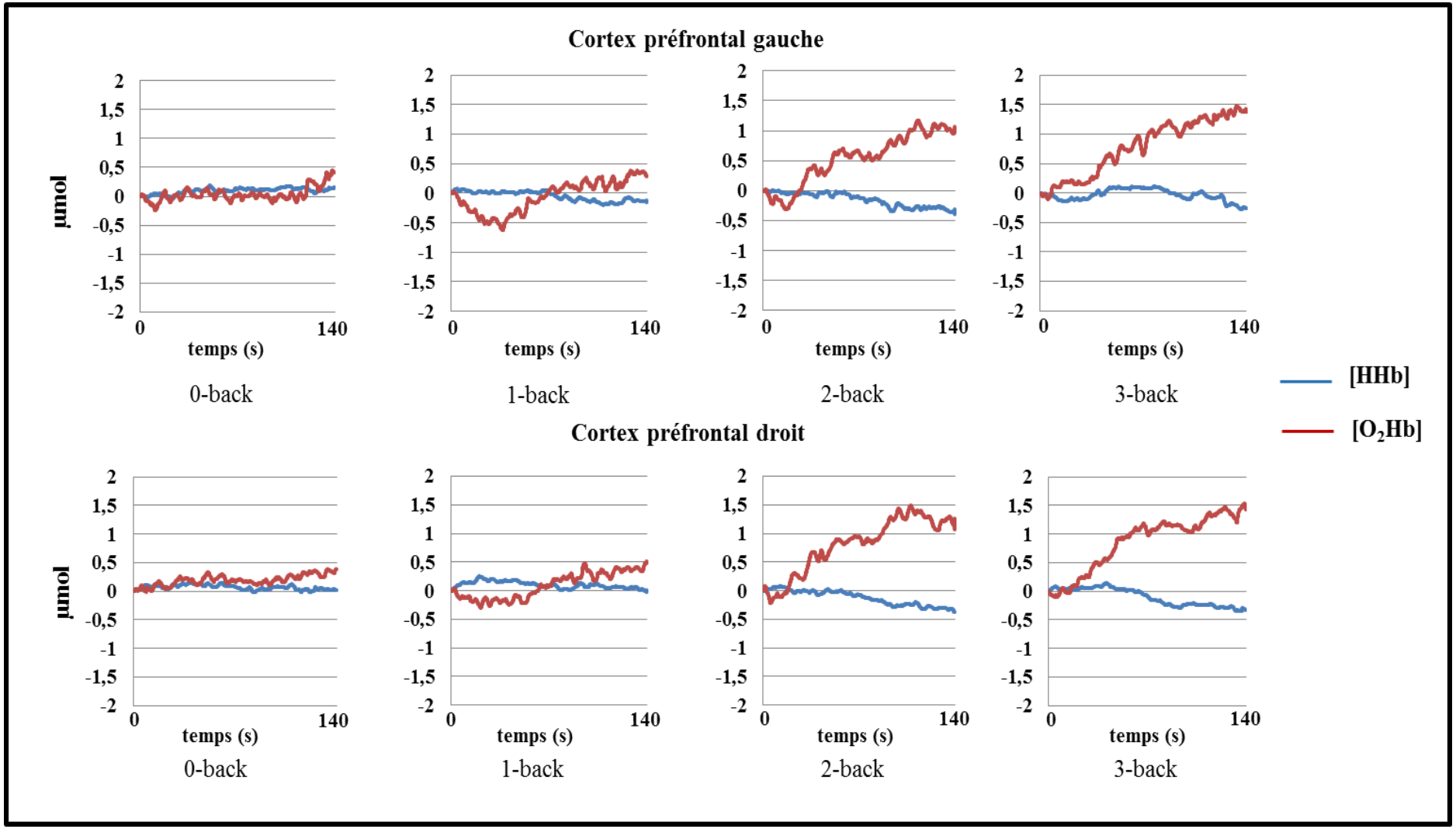


Figure 17 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes lors de la n-back.

I.2.f. Analyses statistiques

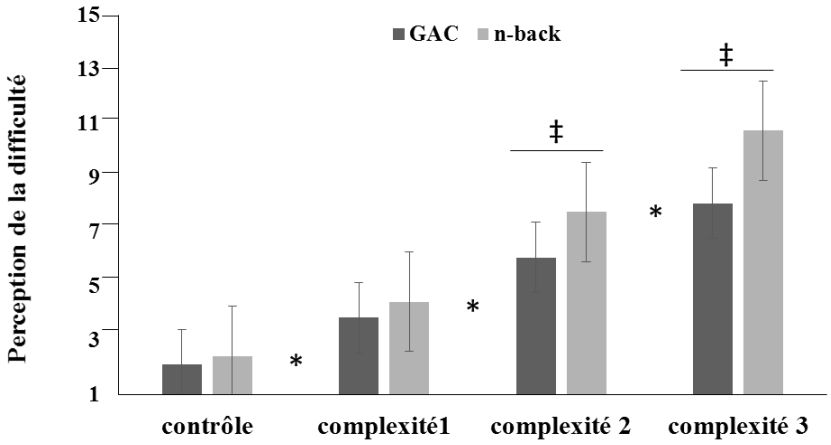
Les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant le logiciel Statistica 12. La normalité et l'homogénéité des données ont été vérifiées par les tests de Kolmogorov-Smirnov et de Levene. Une transformation arc sinus a été utilisée sur le taux de réussite (GAC) et le score A′ de précision (n-back) qui ne sont pas distribués normalement. Au niveau des données de la perception subjective de la difficulté, une Manova à mesures répétées a été effectuée avec le plan d'analyse suivant : tâche (n-back vs. GAC) × complexité (condition contrôle vs. complexité1 vs. complexité2 vs. complexité3). En ce qui concerne les données comportementales, nous avons également effectué une Manova à mesures répétées (0-back vs. 1-back vs. 2-back vs. 3-back) sur le TR aux réponses « oui » et sur le score A′ de précision. La Manova à mesures répétées a été également effectuée sur l'adjacence et le taux de réussite mesurés durant la GAC. Sur les données hémodynamiques, une Manova à mesures répétées a été réalisée sur les changements de [O_2Hb] et de [HHb] avec le plan d'analyse hémisphère (gauche vs. droit) × canal (CPFVL vs. CPFDL) × complexité (1-back vs. 2-back vs. 3-back) pour la tâche n-back et (GAC1 vs. GAC2 vs. GAC3) pour la GAC. Des analyses corrélationnelles ont été également effectuées pour examiner les relations entre les différents paramètres. Enfin, des analyses a posteriori (HSD de Tukey) ont été effectuées pour explorer les comparaisons multiples lorsque l'on obtient un effet principal significatif. Le seuil de significativité a été fixé à $p \leq 0.05$. La taille d'effet a été reportée pour les résultats significatifs.

I.3. Résultats

I.3.a. Perception subjective de la difficulté

La Manova montre les effets principaux de la tâche [$F(1, 17) = 20.31$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.45] et de la complexité [$F(3,15) = 53.55$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.08]. Cet effet de la complexité traduit une augmentation de la perception subjective de la difficulté en fonction de la complexité. Toutefois, le résultat le plus important est l'interaction tâche × complexité qui est significative [$F (3, 15) = 7.09$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.41]. Le post-hoc montre une différence significative entre les perceptions subjectives de la difficulté des deux tâches au niveau des complexités 2 (2-back (7.74 ± 1.63) ; GAC2 (6.05 ± 1.84) avec $p < 0.05$) et 3 (3-back (10.74 ± 2) ; GAC3 (8.05 ± 2.34) avec $p < 0.05$) (voir Figure 18). Cette interaction montre qu'à partir du deuxième niveau de

complexité, la perception subjective de la difficulté de la tâche n-back augmente significativement par rapport à la perception subjective de la difficulté de la GAC.



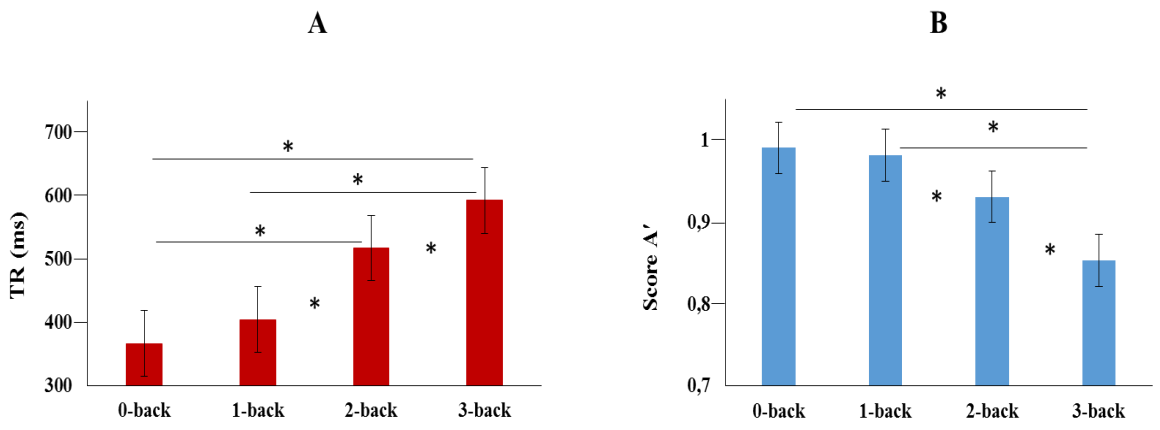
** différence significative entre la condition contrôle et les trois niveaux de complexité pour chaque tâche (p < 0.05) ; ‡ différence significative entre les perceptions subjectives des deux tâches (p < 0.05).*

Figure 18 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la complexité et de la tâche.

I.3.b. Données comportementales

✓ *La tâche n-back*

La Manova révèle un effet principal de la complexité [F(3, 16) = 12.20; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.3] sur les TR. Le post-hoc montre qu'entre la 0-back et la 1-back il n'y a pas de différence significative. Toutefois, à partir de la 2-back, le TR augmente significativement (p < 0.05) et cette augmentation du TR persiste jusqu'à la 3-back (p = 0.05) qui est le niveau de complexité le plus élevé (voir Figure 19A). En ce qui concerne le score A′ de précision, la Manova effectuée sur les données transformées montre également un effet principal de la complexité [F(3, 16) = 72.48; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.06]. L'analyse post- hoc montre une diminution significative du score A′ de précision à partir de la 2-back (p < 0.05) et cette diminution est plus marquée à la 3-back (p < 0.05). En revanche, il n'y a pas eu de différence entre la 0-back et la 1-back (voir Figure 19B).

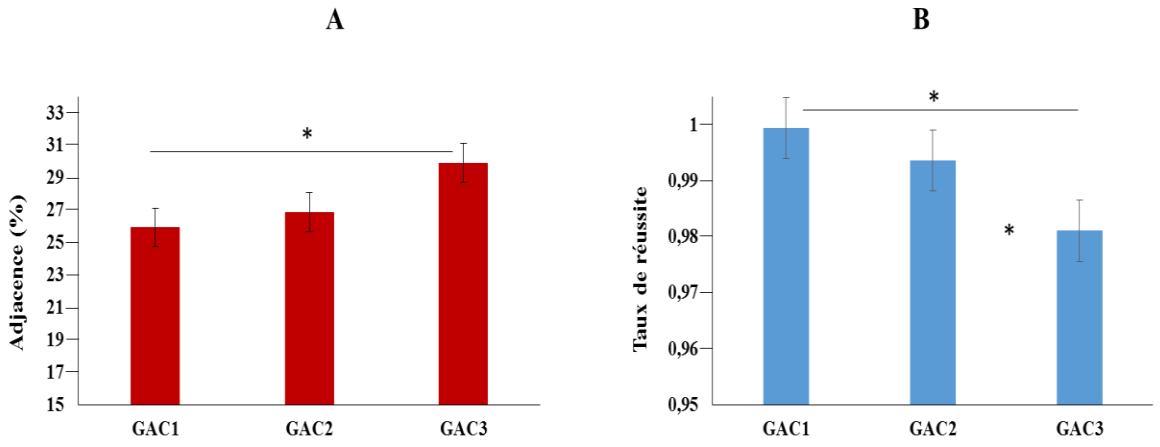


** : différence significative (p < 0.05)*

Figure 19 : Evolution du TR (**A**) et du score A′ de précision (**B**) en fonction de la complexité durant la tâche n-back.

✓ *La tâche GAC*

La Manova montre un effet principal de la complexité sur l'adjacence [F(2, 17) = 4.13; p = 0.034; Wilks′ lambda = 0.67] et sur le taux de réussite [F(2, 17) = 18.15; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.31]. Le post-hoc montre une augmentation significative de l'adjacence à la GAC3 (p = 0.04) comparativement à la GAC1 (voir Figure 20A). En ce qui concerne le taux de réussite, il diminue significativement à la GAC3 comparativement à la GAC1 (p < 0.05) et à la GAC2 (p = 0.001) (voir Figure 20B).



** : différence significative entre GAC1 ; GAC2 et GAC3 (p < 0.05)*

Figure 20 : Evolution de l'adjacence (**A**) et du taux de réussite (**B**) en fonction de la complexité durant la tâche GAC.

I.3.c. Données hémodynamiques

Les données hémodynamiques d'un sujet (i.e. 5%) et de trois sujets (i.e. 15%) ont été exclues respectivement pour la n-back et la GAC car les activations du CPF de ces participants sont en dehors de la plage qui correspond à la moyenne ± 3 écarts-types et sont inexploitables. Ainsi, les données de 18 participants (n-back) et de 16 participants (GAC) ont été incluses dans l'analyse des données hémodynamiques. La comparaison des changements relatifs de [O_2Hb] et de [HHb] des deux tâches ne montre pas un effet significatif de la tâche ($p = 0.48$ pour [O_2Hb], $p = 0.68$ pour [HHb]). Nous avons donc analysé les données hémodynamiques des deux tâches séparément.

- ✓ *La tâche n-back*

La Manova conduite sur l'ASC de [O_2Hb] montre un effet principal du canal [$F(1, 17) = 11.53$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.59]. Ce résultat indique que l'ASC de [O_2Hb] est plus importante sur le CPFVL comparativement au CPFDL. Cette analyse révèle également l'effet principal de la complexité sur [O_2Hb] [$F(2, 16) = 6.93$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.53]. L'analyse post-hoc indique une augmentation significative de l'ASC de [O_2Hb] lors de la 2-back ($p = 0.017$) et de la 3-back ($p < 0.05$) comparativement à la 1-back. En ce qui concerne l'ASC de [HHb], la Manova montre une interaction hémisphère × complexité [$F(2, 16) = 5.71$; $p = 0.013$; Wilks′ lambda = 0.58]. Le post-hoc montre que l'ASC de [HHb] est significativement plus élevée sur l'hémisphère droit que sur l'hémisphère gauche à la 1-back ($p = 0.01$). Toutefois, cette différence n'apparait pas sur la 2-back ($p = 0.67$) ni sur la 3-back ($p = 0.86$). L'ensemble de ces résultats est résumé sur la Figure 21.

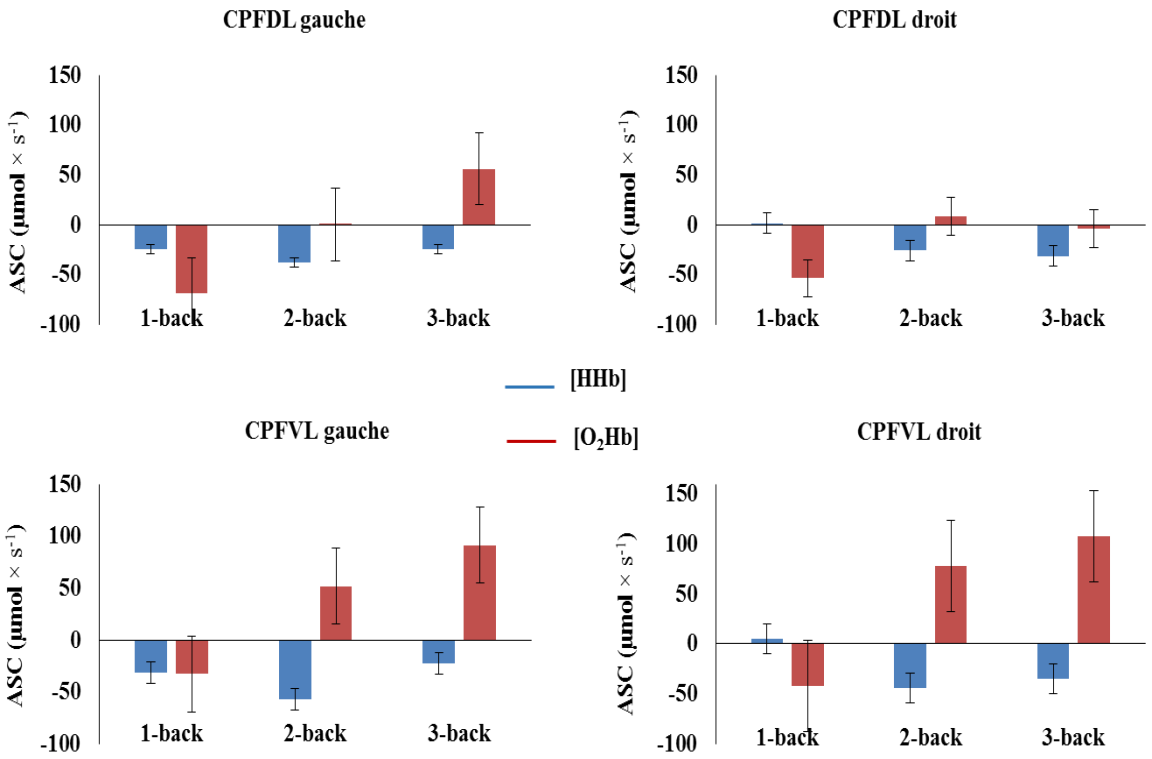


Figure 21 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la complexité sur les différents canaux durant la n-back.

✓ *La tâche GAC*

La Manova conduite sur l'ASC de [O_2Hb] révèle les effets principaux du canal [$F(1, 15) = 5.63$; $p = 0.03$; Wilks′ lambda = 0.72] et de la complexité [$F(2, 14) = 9.68$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.41]. L'analyse post-hoc effectuée sur les niveaux de complexité montre que l'ASC de [O_2Hb] augmente significativement à la GAC3 ($p < 0.05$) comparativement à la GAC1. En ce qui concerne l'effet du canal, il indique que l'ASC de [O_2Hb] est significativement plus importante sur le CPFVL comparativement au CPFDL. Quant à l'ASC de [HHb], la Manova montre l'effet principal du canal [$F(1, 15) = 11.80$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.55]. Ce résultat indique que [HHb] est significativement plus élevée sur le CPFDL que sur le CPFVL. L'ensemble des résultats est résumé sur la Figure 22.

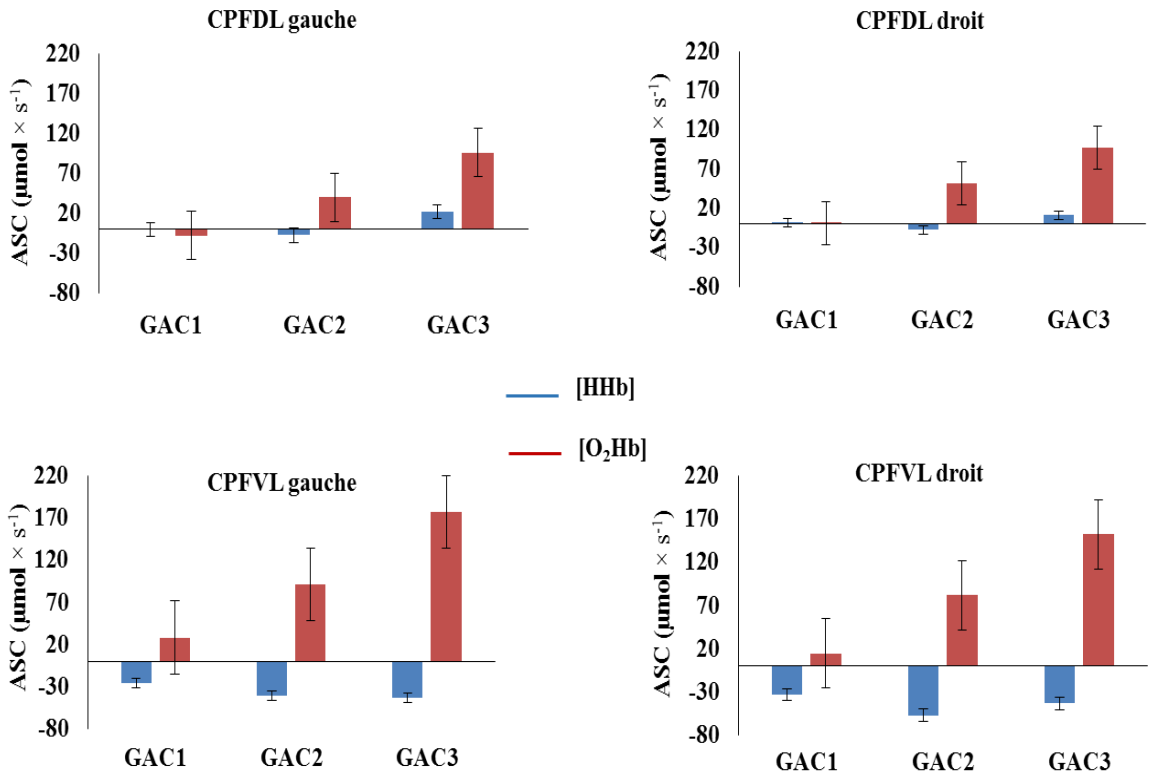


Figure 22 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la complexité sur les différents canaux durant la GAC.

I.3.d. Analyse corrélationnelle entre les données comportementales, subjectives et les paramètres hémodynamiques

Une première analyse corrélationnelle a permis d'examiner la relation entre les données comportementales, subjectives et hémodynamiques à chaque niveau de complexité pour chacune des deux tâches (n-back et la GAC). Ensuite, nous avons effectué une seconde analyse corrélationnelle pour explorer la relation entre l'évolution des données comportementales, subjectives et hémodynamiques en fonction de l'évolution de la complexité.

✓ *La tâche n-back*

Les résultats significatifs des analyses corrélationnelles sur les données de la n-back par niveau de complexité sont présentés dans le Tableau 1 ci-dessous.

Tableau 1 : Analyses corrélationnelles par niveau de complexité lors de la n-back.

1-back					
		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
TR	[O_2Hb]				
	[HHb]	-	r = -0.47 ; p = 0.047	-	-
Score A′	[O_2Hb]	-	-	-	r = -0.51 ; p = 0.027
	[HHb]	-	-	-	-
2-back					
		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
Difficulté perçue	[O_2Hb]	-	-	-	-
	[HHb]	r = 0.57 ; p = 0.019	-	-	-
3-back					
		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
Score A′	[O_2Hb]	-	-	-	r = -0.54 ; p = 0.019
	[HHb]	-	-	-	-

Ces différents résultats indiquent qu'à la 1-back et à la 3-back, une meilleure performance comportementale (plus haut score A′) est associée à une plus faible augmentation de [O_2Hb] sur le CPFDL droit. De plus, une perception subjective élevée est associée à une augmentation de [HHb] lors de la 2-back. Par ailleurs, nous n'avons obtenu aucun lien entre les données comportementales et la perception subjective de la difficulté.

Lorsque l'on examine l'évolution des différentes données en fonction de l'évolution du niveau de la complexité, on observe que la perception subjective de la difficulté corrèle positivement avec le TR ($r = 0.45$; $p < 0.05$) et négativement avec le score A′ ($r = -0.63$; $p < 0.05$). De plus, entre le TR et le score A′ il y a une corrélation négative ($r = -0.33$; $p = 0.014$). Nous avons aussi observé des corrélatives significatives entre l'évolution des

données comportementales, subjectives et l'évolution des données hémodynamiques (voir Tableau 2).

Tableau 2 : Analyses corrélationnelles en fonction de l'évolution de la complexité entre les données comportementales, subjectives et hémodynamiques durant la n-back.

		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
TR	$[O_2Hb]$		r = 0.31 ; p = 0.022	r = 0.38 ; p = 0.004	
	[HHb]	-		-	-
Score A′	$[O_2Hb]$	r = -0.33 ; p = 0.014	r = -0.39 ; p = 0.003	r = -0.31 ; p = 0.022	r = -0.37 ; p = 0.005
	[HHb]	-	-	-	r = 0.34 ; p = 0.01
Difficulté perçue	$[O_2Hb]$	-	-	-	-
	[HHb]		-	-	r = -0.27 ; p = 0.042

L'ensemble de ces résultats montre qu'avec l'augmentation de la complexité de la n-back, la perception subjective de la difficulté évolue dans le même sens que le TR. De manière analogue, le TR et l'ASC de $[O_2Hb]$ évolue dans un même sens en fonction de la complexité. Quant au score A′, il évolue dans le sens contraire du TR, de la perception subjective de la difficulté et de l'ASC de $[O_2Hb]$. Comme la relation entre l'évolution du score A′ et l'évolution de l'ASC de $[O_2Hb]$ est la même sur les quatre canaux, nous avons résumé ce résultat sur la Figure 23 en moyennant l'évolution de l'ASC de $[O_2Hb]$ sur les 4 canaux.

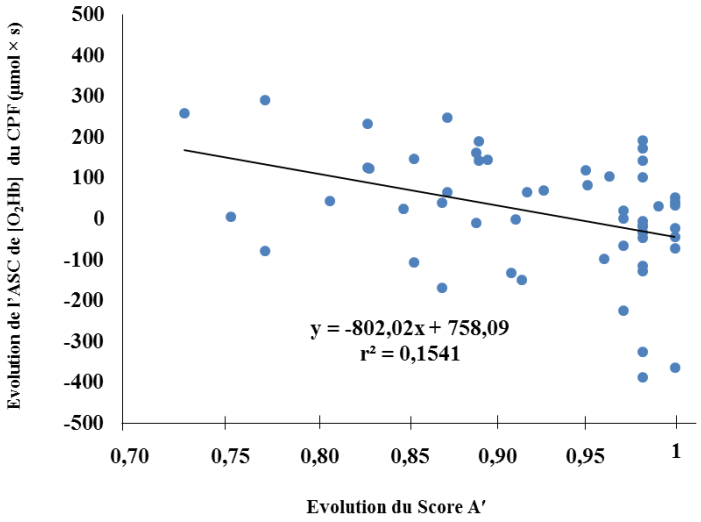


Figure 23 : Corrélation entre l'ASC de $[O_2Hb]$ du CPF et le score A′ de précision.

✓ *La tâche GAC*

Les résultats significatifs et tendanciels des analyses corrélationnelles sur les données de la GAC par niveau de complexité sont présentés dans le Tableau 3 ci-dessous. Le principal résultat est qu'à la GAC1, un faible score d'adjacence (meilleure performance) est associé à une forte augmentation de [O_2Hb] sur le CPFVL gauche. Enfin, aucune relation n'a été observée entre les données comportementales et la perception subjective de la difficulté.

Tableau 3 : Analyses corrélationnelles par niveau de complexité lors de la GAC.

	GAC1				
		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
Adjacence	[O_2Hb]	r = -0.53 ; p = 0.034	-	-	-
	[HHb]	-	-	-	-
	GAC2				
		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
Difficulté perçue	[O_2Hb]	-	-	-	-
	[HHb]	r = 0.48 ; p = 0.069	-	-	-
	GAC3				
		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
Taux de réussite	[O_2Hb]	-	-	-	-
	[HHb]	-	r = 0.46 ; p = 0.07	-	-

L'analyse corrélationnelle sur l'évolution des différentes données en fonction de l'évolution du niveau de la complexité montre qu'il y a une corrélation négative entre l'évolution de la perception subjective de la difficulté et l'évolution de taux de réussite (r = -0.38 ; p = 0.008). Une corrélation négative a été aussi observée entre les évolutions du taux de réussite et de l'adjacence (r = -0.38 ; p = 0.007). Nous avons aussi obtenu des corrélations significatives entre l'évolution des données hémodynamiques et l'évolution des données comportementales et subjectives qui sont résumées dans le Tableau 4.

Tableau 4 : Analyses corrélationnelles en fonction de l'évolution de la complexité entre les données comportementales, subjectives et hémodynamiques durant la GAC.

		CPFVL gauche	*CPFVL droit*	*CPFDL gauche*	*CPFDL droit*
Difficulté perçue	$[O_2Hb]$	-	-	-	-
	[HHb]	-	-	r = 0.30 ; p = 0.035	r = 0.35 ; p = 0.014
Taux de réussite	$[O_2Hb]$	-	r = -0.36 ; p = 0.011	-	-
	[HHb]	-	-	-	-

En somme, avec l'incrémentation de la complexité de la GAC, l'adjacence et le taux de réussite évoluent dans un sens opposé, de même que la perception subjective de la difficulté et le taux de réussite. De la même manière, le taux de réussite évolue dans le sens contraire de l'ASC de $[O_2Hb]$. Enfin, la perception subjective de la difficulté évolue dans un même sens que l'ASC de [HHb].

I.4. Discussion

Les objectifs de cette première étude étaient d'abord d'examiner l'évolution des performances comportementales, de la perception subjective de la difficulté et de l'activité hémodynamique durant les deux tâches exécutives (n-back et GAC) en fonction de la complexité. Ensuite, d'explorer la relation entre les différents paramètres mesurés. Les principaux résultats obtenus montrent un effet de la complexité sur la perception subjective de la difficulté, les performances exécutives et surtout sur l'activité hémodynamique du CPF.

En effet, la perception subjective de la difficulté des participants augmente assez linéairement en fonction de la complexité de la n-back et de la GAC. De plus, les participants perçoivent la n-back plus difficile que la GAC à partir du deuxième niveau de complexité. Ces résultats sont nouveaux dans la littérature puisqu'aucune étude actuellement n'a encore utilisé l'échelle de la perception subjective de la difficulté pour discriminer subjectivement différents niveaux de complexité des deux tâches exécutives utilisées dans cette étude.

En ce qui concerne les données comportementales de la n-back, les résultats montrent que l'augmentation de la complexité est accompagnée d'une réduction de la performance comportementale. Ces résultats s'accordent avec ceux obtenus dans des études antérieures qui ont montré l'effet de la complexité sur le TR et la précision (Fishburn et al., 2014 ; Jonides et al., 1997 ; Molteni et al., 2012). La détérioration de la performance comportementale lors des variantes 2-back et 3-back pourrait s'expliquer par le fait que durant ces deux conditions la quantité d'informations à mettre à jour devient importante, et que les 3000 ms accordées aux participants pour répondre ne permettaient pas de réaliser cette opération de mise à jour. L'effet de la complexité a été également observé sur les performances comportementales de la GAC (adjacence et taux de réussite). En effet, durant la GAC3, nous avons observé l'adjacence la plus élevée (29.91 %) et le taux de réussite le plus faible (0.98). Ces résultats montrent la réduction de la capacité d'inhibition des jeunes adultes lorsque la GAC devient plus complexe. Cette réduction de la capacité d'inhibition a été déjà observée par Albinet et al. (2006) dans le groupe contrôle de leur étude composé de jeunes adultes (âge moyen = 22 ans). Jahanshahi et al. (2006) ont également montré que l'adjacence augmente significativement lorsque la tâche est rendue plus complexe en manipulant l'intervalle de réponse, notamment lorsqu'il est de 1.5 s. Nos résultats corroborent également ceux de Towse et Valentine (1997) qui, en manipulant la complexité (donner aléatoirement des chiffres entre 1 et 12 et éviter les chiffres 4 et 8) comme nous l'avons fait dans notre étude, ont montré une augmentation de l'adjacence (31.5 % pour la condition expérimentale contre 24.7 % pour la condition contrôle). Comme ces auteurs, nous pensons que la réduction de la capacité d'inhibition durant la condition GAC3 comparativement à la GAC1 s'expliquerait par le fait que la synchronisation des réponses avec la fréquence devient si ardue que les participants recourent à la production de réponses habituelles ou stéréotypées.

Quant aux changements de [O_2Hb], nous avons obtenu une augmentation bilatérale de [O_2Hb] sur le CPF durant la n-back. De plus, cette augmentation de [O_2Hb] est assez linéaire en fonction de la complexité. Ce résultat corrobore ceux des travaux antérieurs (Fishburn et al., 2014 ; Li et al., 2010). En revanche, les résultats obtenus au niveau de la [HHb] montrent que la [HHb] n'a pas été aussi sensible à la manipulation de la complexité. En effet, la diminution significative de la [HHb] a été observée uniquement durant la tâche n-back entre la 1-back et la 2-back. Cette moindre sensibilité de la [HHb] pourrait s'expliquer par le fait que la [HHb] est un indicateur moins sensible aux changements du

débit sanguin cérébral lorsqu'on utilise la SPIR pour mesurer l'activité cérébrale (Hoshi, 2005). De manière spécifique, nous avons constaté que l'augmentation bilatérale de [O_2Hb] ne se produit que sur le CPFVL (voir Figure 21). Ceci traduit le fait que les jeunes adultes durant la n-back utiliseraient davantage le CPFVL que le CPFDL. Ce résultat corrobore celui de Hoshi et al. (2003) qui ont montré que, durant la tâche n-back, l'activité hémodynamique cérébrale est significativement plus grande sur le CPFVL.

L'effet de la complexité a été aussi observé sur l'activité hémodynamique de l'ensemble du CPF (CPFDL et CPFVL) durant la GAC. Contrairement à la n-back, l'augmentation de [O_2Hb] en fonction de la complexité a été non linéaire. En accord avec les travaux de Hoshi et al. (2003), durant la tâche GAC, une augmentation bilatérale de l'activité hémodynamique sur le CPFDL et sur le CPFVL a été observée. Toutefois contrairement aux mêmes auteurs, nos résultats montrent une activité hémodynamique plus importante sur le CPFVL que sur le CPFDL (voir Figure 22). Ce résultat pourrait peut-être s'expliquer par les différences méthodologiques qui existent entre notre étude et celle de Hoshi et al. (2003). En effet, dans notre étude la fréquence de génération était d'un chiffre toutes les secondes et demie, alors que dans le protocole de Hoshi et al. (2003), elle était d'un chiffre toutes les secondes. De plus, dans notre étude, nous avons trois niveaux de complexité qui exigent du participant d'inhiber le comptage automatique mais également d'éviter certains chiffres. La manipulation de la complexité dans notre étude induirait davantage de charge mentale comparativement à l'étude de Hoshi et al. (2003), ce qui pourrait être à la base de la forte activité hémodynamique observée sur le CPFVL. Les différents résultats obtenus, en ce qui concerne l'activité hémodynamique des deux tâches exécutives, suggèrent que les jeunes adultes sollicitent davantage le CPFVL pour réaliser les tâches exécutives proposées dans cette étude. Les résultats des travaux antérieurs ayant utilisé d'autres techniques d'imagerie cérébrale comme l'IRMf (Braver et al., 1997) et la TEP (Jahanshahi et al., 2000) ont montré l'importance du CPFDL et du CPFVL dans le réseau neuronal impliqué dans la réalisation des tâches n-back et GAC.

Contrairement à Hoshi et al. (2003), nous avons observé une certaine relation entre les données comportementales et l'activité hémodynamique du CPF lors de la réalisation des deux tâches. En effet, durant la 1-back et la 3-back, une meilleure performance comportementale (plus haut score A′) est associée à une plus faible augmentation de [O_2Hb] sur le CPFDL droit. Cette faible augmentation de [O_2Hb] est en accord avec les études

antérieures puisque Fishburn et al. (2014) ont montré que, durant la n-back, l'activité hémodynamique est plus importante dans l'hémisphère gauche. Dans notre étude, nous avons observé globalement que l'activité hémodynamique est plus importante sur le CPF gauche comparativement au CPF droit (voir Figure 21). Par contre, durant la GAC1, une meilleure capacité d'inhibition est associée à une forte activité hémodynamique sur le CPFVL gauche. Nos résultats montrent également que durant la n-back, l'évolution des données hémodynamiques ([O_2Hb]) est en lien plutôt avec l'évolution de la performance comportementale qu'avec l'évolution de la perception subjective de la difficulté. En revanche durant la GAC, l'évolution des données hémodynamiques ([O_2Hb]) a un lien aussi bien avec l'évolution de la performance comportementale qu'avec la perception subjective de la difficulté. Ces résultats indiquent que lors de la n-back, l'évolution de [O_2Hb] est plus reliée à la performance comportementale, tandis que lors de la GAC, l'évolution de [O_2Hb] est reliée à la performance comportementale mais aussi à la perception subjective de la difficulté. Enfin, nous avons démontré que durant les deux tâches, l'évolution de la perception subjective de la difficulté est en lien négatif avec l'évolution du taux de réussite. Ce résultat indique qu'au fur et à mesure que les participants percoivent les tâches plus complexes, leur taux de réussite diminue. A la lumière de ces résultats, il serait intéressant d'investiguer de façon approfondie dans des travaux futurs si l'évolution de l'activité hémodynamique est plus reliée à la perception de la difficulté ou à la performance comportementale

I.5. Conclusion

Dans la présente étude nous avons investigué l'activité hémodynamique du CPF ainsi que les performances comportementales et subjectives durant des tâches exécutives. Les résultats de notre étude confirment ceux des travaux antérieurs en montrant sur le plan comportemental une dégradation des performances comportementales au fur et à mesure que la complexité de la tâche augmente. Conformément à ce qui peut être attendu, la perception subjective de la difficulté des participants augmente avec l'incrément de la complexité. Quant à l'activité hémodynamique du CPF, elle augmente en fonction de la complexité lors des deux tâches exécutives. De manière spécifique, nous avons observé une activité hémodynamique plus importante sur le CPFVL durant les deux tâches. Ces résultats suggèrent, d'une part, que la SPIR peut être utilisée pour détecter et caractériser l'activité hémodynamique du CPF durant des tâches exécutives avec plusieurs niveaux de complexité. D'autre part, nos résultats montrent que le questionnaire de la perception subjective de la

difficulté est sensible à la complexité et pourrait être utilisé dans des études futures pour discriminer l'effort probablement investi par les participants. Par ailleurs, l'ensemble des résultats, particulièrement l'évolution de l'activité hémodynamique de manière linéaire durant la n-back et la plus forte perception subjective de la difficulté des participants au cours de cette tâche, constitue une justification à l'utilisation de la tâche n-back pour les comparaisons jeunes vs. seniors et seniors à haut niveau de VO_2max vs. seniors à faible niveau de VO_2max effectuée dans l'étude 1B.

II. Etude 1B

II.1. Introduction

Le vieillissement est une perte ou une diminution des capacités d'adaptation avec l'âge (Flatt, 2012) qui s'accompagne de la réduction des performances cognitives plus particulièrement des fonctions exécutives (Andrés & Van Der Linden, 2000 ; Fristoe, Salthouse, & Woodard, 1997 ; Park et al., 2001). L'un des modèles neuropsychologiques qui permet de résumer les effets du vieillissement sur la performance cognitive et l'activité cérébrale est le modèle CRUNCH (voir Chapitre 1 - Partie 2 - III). Ce modèle qui synthétise les performances comportementales et l'activation cérébrale chez des jeunes adultes et des seniors durant une tâche cognitive en fonction de la complexité ou des exigences cognitives de la tâche pourrait, subir l'influence de l'exercice physique (Reuter-Lorenz & Cappell, 2008). Toutefois, rares sont les travaux qui ont abordé la question. Les méta-analyses ayant contrasté plusieurs travaux portant sur les effets de l'exercice physique sur la performance cognitive, ont montré que l'exercice physique serait l'un des moyens pouvant contrecarrer les effets délétères du vieillissement sur le fonctionnement cognitif (Colcombe & Kramer, 2003 ; Smith et al., 2010). Particulièrement, les fonctions exécutives vont être plus impactées par cet effet bénéfique de l'exercice physique (Hillman et al., 2008). L'hypothèse la plus utilisée pour expliquer cet effet prophylactique de l'exercice physique est l'hypothèse cardiorespiratoire (Dustman et al., 1984 ; Colcombe et al., 2004) (voir Chapitre 2 - Partie 2 - I).

Récemment, en utilisant la SPIR, des études ayant contrasté des seniors à haut niveau et à faible niveau de VO_2max, ont apporté des supports empiriques de cette hypothèse cardiorespiratoire (Albinet et al., 2014 ; Dupuy et al., 2015). Toutefois, même si les résultats de ces travaux sont concluants et semblent confirmer l'hypothèse cardiorespiratoire, les auteurs n'ont utilisé que deux niveaux de complexité, ce qui ne permet pas d'explorer pleinement le modèle CRUNCH. A notre connaissance, aucune étude n'a utilisé la SPIR pour examiner l'activité hémodynamique du CPF chez des seniors à haut niveau et à faible niveau de VO_2max durant une tâche exécutive avec trois niveaux de complexité. Les objectifs de cette étude approuvée par le CERNI Tours-Poitiers (n° 2015-04-02, Tours, France) étaient d'examiner les effets de la condition physique cardiorespiratoire sur le modèle CRUNCH et également d'examiner les relations entre la perception subjective de la difficulté, les performances comportementales et les données hémodynamiques. Dans la présente étude, nous avons évalué la performance exécutive en utilisant la tâche n-back.

Cette tâche a été choisie car elle a été déjà utilisée dans d'autres travaux chez des jeunes adultes (Fishburn et al., 2014 ; Herff et al., 2014 ; Molteni et al., 2012) et des seniors (Nagel et al., 2011 ; Vermeij et al., 2012) pour examiner l'activité hémodynamique du cerveau avec la SPIR ou l'IRMf. De plus, dans notre première étude, nous avons observé que la SPIR était sensible à l'augmentation de la complexité de cette tâche.

En se référant aux travaux antérieurs qui ont souligné les potentiels effets de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activation cérébrale, nous avons formulé plusieurs hypothèses. D'abord, la performance comportementale va diminuer en fonction de la complexité de la tâche chez les jeunes adultes et les seniors, mais cette diminution va être plus marquée chez les seniors. De plus, les seniors à haut niveau de VO_2max vont avoir de meilleures performances comportementales que leurs homologues à faible niveau de VO_2max. En ce qui concerne les données hémodynamiques, l'activité hémodynamique du CPF va augmenter chez les jeunes adultes au fur et à mesure que la complexité de la tâche va évoluer. En revanche, chez les seniors, l'activité hémodynamique va augmenter durant la complexité faible et va diminuer lorsque la tâche devient plus complexe. De plus, les seniors à haut niveau de VO_2max vont activer davantage le CPF durant la tâche n-back que leurs homologues à faible niveau de VO_2max, ce qui va leur permettre de réaliser efficacement la tâche n-back. Enfin les données hémodynamiques, particulièrement la [O_2Hb], vont être plus reliées aux performances comportementales qu'à la perception subjective de la difficulté.

II.2. Méthode

II.2.a. Participants

Les dix-neuf jeunes adultes droitiers de l'étude 1A, âgés de 18 à 22 ans et 37 seniors droitiers âgés de 60 à 80 ans, ont participé à notre étude. Aucun de ces derniers ne souffrait de pathologies cardio-vasculaire et neurologique. De façon spécifique, les seniors ont rempli le Mini Mental State Examination (MMSE) (Hébert, Bravo, & Girouard, 1992) et l'échelle gériatrique de dépression (GDS) (Bourque, Blanchard, & Vézina, 1990). Les participants qui ont un score de MMSE inférieur à 25 et/ou un score de GDS supérieur à 10 ont été exclus de l'échantillon. Tous les participants ont rempli et signé la fiche de consentement éclairé qui a été validée par le CERNI Tours-Poitiers avant de participer à l'expérience.

Les 37 seniors ont été subdivisés en deux groupes selon leur niveau de condition physique cardiorespiratoire. Les groupes de seniors à haut niveau de VO_2max (n = 21) et de

seniors à faible niveau de VO_2max (n = 16) ont été constitués en se basant sur l'échelle d'activité physique de Jackson (Jackson et al., 1990). La différence de 5 participants entre les seniors à haut niveau de VO_2max et les seniors à faible niveau de VO_2max traduit la difficulté de recruter des seniors à faible niveau de VO_2max. La VO_2max moyenne des seniors à faible niveau de VO_2max était de 17.4±6.6 $ml.kg^{-1}.min^{-1}$, ce qui est considéré comme très faible à faible par les normes de Shvartz et Reibold (1990). Par contre la VO_2max moyenne des seniors à haut niveau de VO_2max était de 26.1±6.7 $ml.kg^{-1}.min^{-1}$, ce qui est considéré comme bien à excellent par les mêmes normes.

Tableau 5: Caractéristiques des participants

	Jeunes	**Seniors à haut niveau deVO_2max**	**Seniors à faible Niveau de VO_2max**	**Significativité**
Age (ans)	19.7±1	67.9±4.9	70.3±4.3	*p = .12*
Genre (M/F)	17/2	8/13	7/9	-
Education (ans)	14	14.5±3.6	11.8±3.7	*p = .031**
VO_2max ($ml.kg^{-1}.min^{-1}$)	54.8±7.2	26.1±6.7	17.4±6.6	*p <0.05**
MAQ (Mets/H/semaine)	-	39.1±17.7	3.4±6.2	*p <0.05*
MMSE	-	29±1	29±0.9	*p = 0.76*
GDS	-	6±4.9	6±3.4	*p = 0.78*

** : significativité entre seniors actifs et seniors sédentaires. MAQ : Modifiable Activity Questionnaire, MMSE : Mini Mental State Examination, GDS : Geriatric Depression Scale.*

II.2.b. Protocole expérimental

Le protocole expérimental durait 1h30 min et commençait par le remplissage du questionnaire de latéralité (Oldfield, 1971). Ensuite, l'expérimentateur installait les optodes de la SPIR sur le front du participant avant qu'il n'effectue les trois variantes de la n-back (1, 2, 3-back), qui étaient contrebalancées en utilisant un carré latin modifié. Avant et après ces trois niveaux de complexité qui duraient 150 s chacun, le participant effectuait la condition contrôle (0-back). Le premier essai de la condition contrôle était considéré comme de l'entraînement. Avant de réaliser chaque niveau de complexité, le participant passait par une phase d'entraînement et ensuite observait 90 s de repos. Les données hémodynamiques

ont été enregistrées durant le déroulement de la n-back en utilisant la même technique d'imagerie cérébrale et la même démarche d'enregistrement que l'étude 1A sur les hémisphères gauche et droit (CPFDL : aires de Brodmann 9/46 et le CPFVL : aires de Brodmann 47/45/44) (voir Figure 24). De plus, les participants ont rempli à l'issue de chaque niveau de complexité le questionnaire de la perception de la difficulté (Delignières et al., 1994).

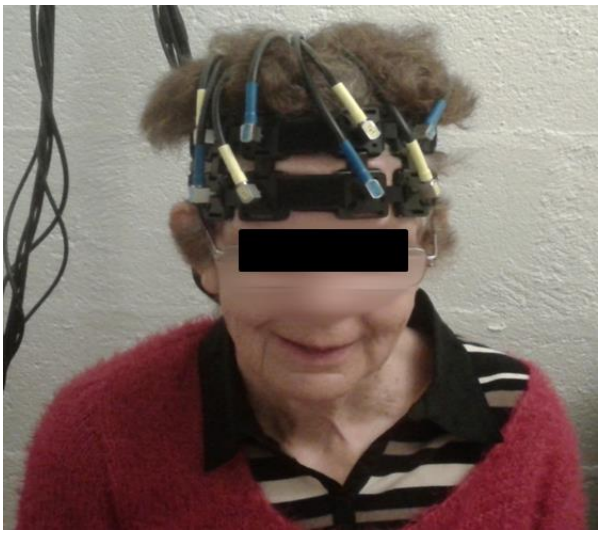
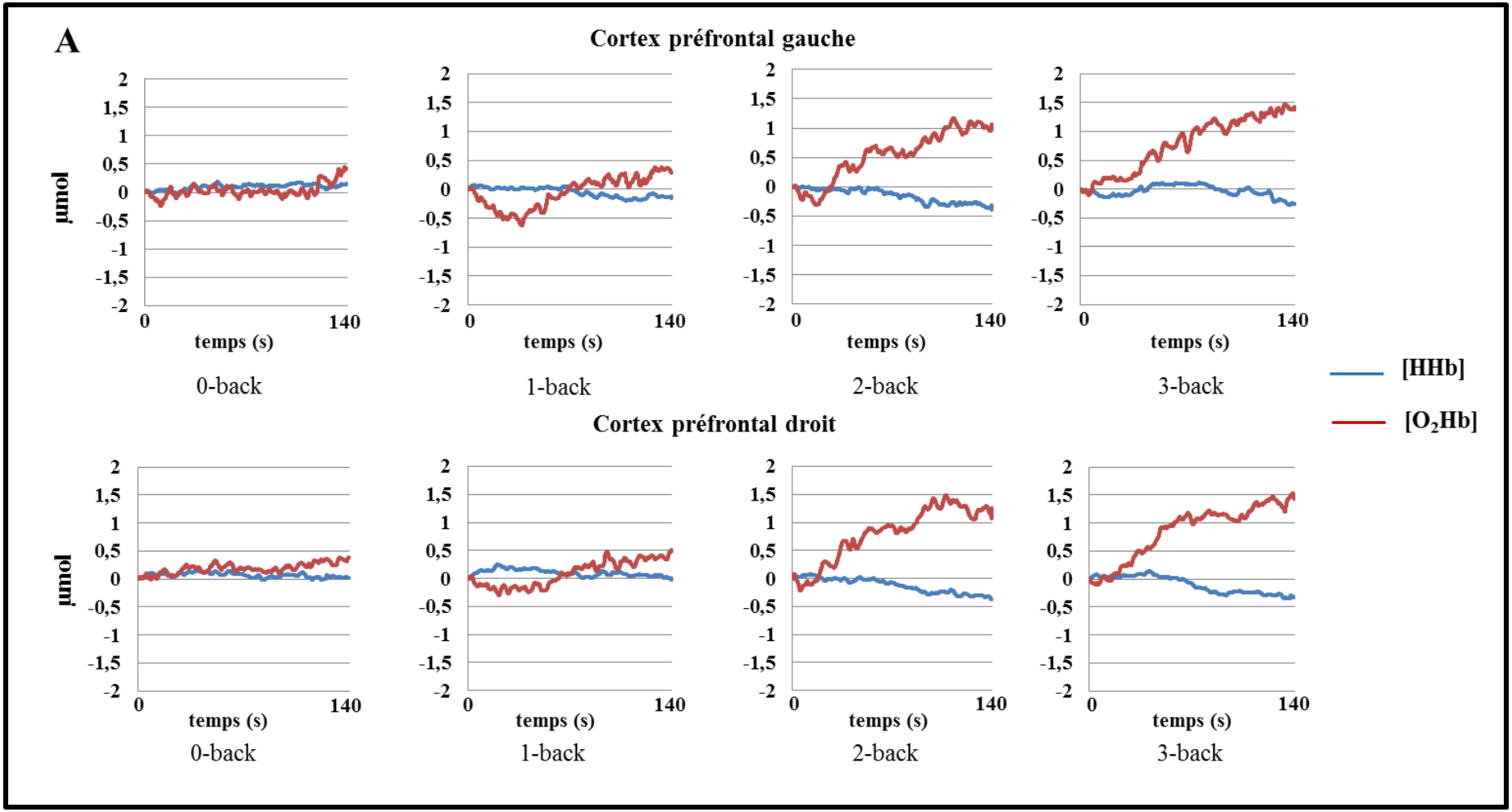


Figure 24: Placement des optodes sur le front d'une participante senior

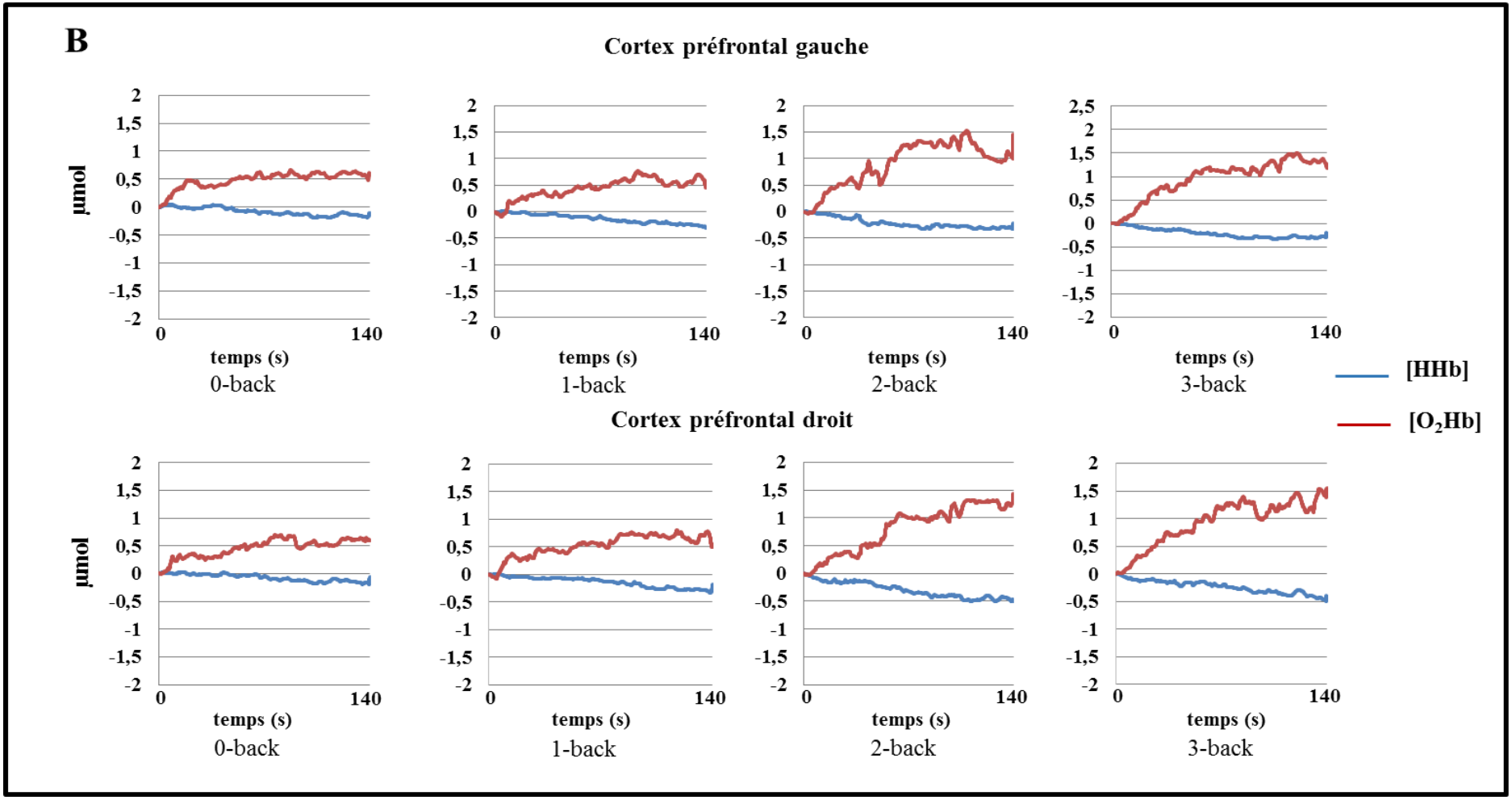
II.2.c. Traitement des signaux

Dans cette deuxième expérience, nous avons enregistré en continu 880 réponses hémodynamiques (55 participants × 2 hémisphères × 2 canaux × 4 conditions) pour l'ensemble des participants. Un grand nombre (93.3%) de ces réponses hémodynamiques ont montré un pattern d'activation classique qui se traduit par une augmentation de [O_2Hb] et une légère diminution de [HHb]. L'évolution des données hémodynamiques par hémisphère et par condition à titre illustratif est présentée sur la Figure 25A, B, C. Les signaux hémodynamiques enregistrés ont été filtrés en utilisant le filtre moyen gaussien à une 1 s. Cette phase de filtrage a permis de supprimer les artefacts. Toutefois, lorsque ce filtre n'enlevait pas tous les artefacts observés, le MARA (Scholkmann et al., 2010) a été appliqué pour couper l'artefact et reconstruire le signal. En effet, 21 des 880 réponses hémodynamiques obtenues lors de la n-back ont nécessité ce traitement. En moyenne 8.63 % du signal O_2Hb et 2.84 % du signal HHb ont été traités avec le MARA. Ensuite à l'aide

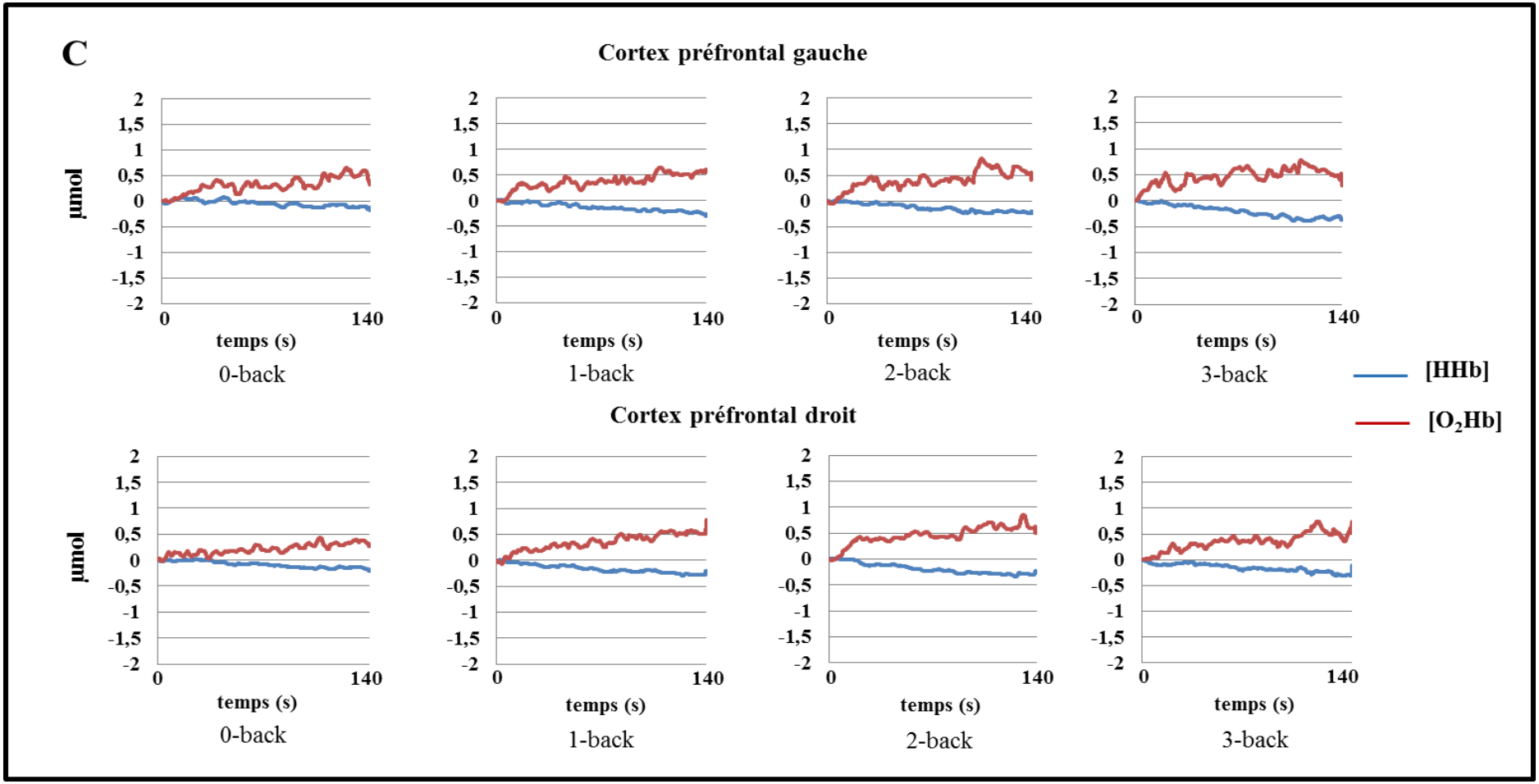
d'un programme Matlab (The Mathworks Inc., MA, USA), un biais a été effectué 10 s après le début de la phase d'activation. Ensuite, le pic de réponse de [O_2Hb] et de [HHb] durant chaque condition expérimentale a été déterminé. A la suite de la détermination du pic, la moyenne d'activation a été calculée sur une fenêtre de 20 s (pic ± 10 s). Cette méthode de la fenêtre autour du pic a été utilisée car elle a été plus sensible pour rendre compte de l'évolution des données hémodynamiques en fonction de la complexité. Enfin en utilisant la méthode soustractive de Hoshi et al. (2003) nous avons soustrait l'activation de la condition contrôle de l'activation de chaque condition expérimentale. Les analyses statistiques ont été alors effectuées sur la différence des activations moyennes.



***A** : Evolution moyenne des données hémodynamiques sur les cortex préfrontaux gauche et droit des jeunes adultes durant la n-back en fonction de la complexité.*



B : *Evolution moyenne des données hémodynamiques sur les cortex préfrontaux gauche et droit des seniors à haut niveau de VO_2max durant la n-back en fonction de la complexité.*



***C** : Evolution moyenne des données hémodynamiques sur les cortex préfrontaux gauche et droit des seniors à faible niveau de VO_2max durant la n-back en fonction de la complexité.*

Figure 25 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes et des seniors durant la n-back.

II.2.d. Analyses statistiques

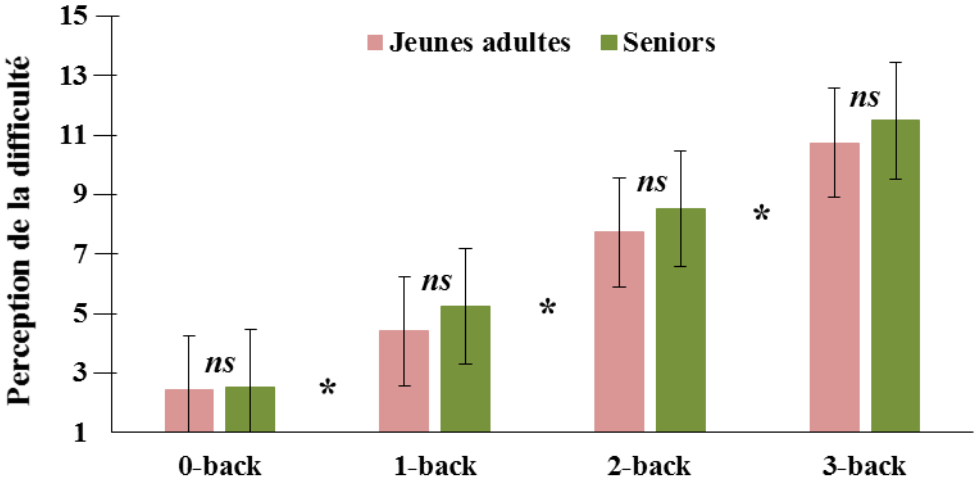
Les analyses statistiques ont été effectuées en deux temps en utilisant le logiciel Statistica 12. La normalité et l'homogénéité des variances ont été testées par le test de Kolmogorov-Smirnov et de Levene. Les données non distribuées normalement (le score A' de précision) ont subi une transformation arc sinus. Une première comparaison a été effectuée entre les jeunes adultes et les seniors pour déterminer l'effet de l'âge. Ensuite, une seconde comparaison entre les seniors à haut niveau de VO_2max et les seniors à faible niveau de VO_2max a été réalisée pour explorer l'effet de la condition physique cardiorespiratoire. En ce qui concerne la comparaison jeunes adultes vs. seniors, une Manova à mesures répétées groupe (jeunes adultes vs. seniors) × complexité (0-back vs. 1-back vs. 2-back vs. 3-back) a été conduite sur la perception subjective de la difficulté, le TR aux réponses « oui » et le score A′. Quant aux données hémodynamiques, les analyses ont montré qu'il y avait une forte corrélation entre les données du CPFDL et du CPFVL ($r = 0.65 - 0.76$; $p < 0.05$ sur l'hémisphère droit ; $r = 0.67 - 0.74$; $p < 0.05$ sur l'hémisphère gauche) sans différence significative entre elles. Nous avons donc moyenné les données hémodynamiques par hémisphère. Une Manova à mesures répétées groupe (jeunes vs. seniors) × hémisphère (gauche vs. droit) × complexité (1-back vs. 2-back vs. 3-back) a donc été réalisée sur les variations de [O_2Hb] et de [HHb]. Lors de la comparaison seniors à haut niveau de VO_2max vs. seniors à faible niveau de VO_2max, une Manova à mesures répétées groupe (haut niveau de VO_2max vs. faible niveau deVO_2max) × complexité (0-back vs. 1-back vs. 2-back vs. 3-back) a été effectuée sur la perception subjective de la difficulté, le TR et le score A′. En ce qui concerne les paramètres hémodynamiques, une Manova à mesures répétées groupe (haut niveau de VO_2max vs. faible niveau deVO_2max) × hémisphère (gauche vs. droit) × complexité (1-back vs. 2-back vs.3-back) a été réalisée sur [O_2Hb] et [HHb]. Ensuite une Mancova avec le même plan d'analyse a été effectuée sur les données comportementales et hémodynamiques pour contrôler le niveau d'éducation qui différait significativement entre les deux groupes de seniors. Des analyses a posteriori (HSD de Tukey) ont été également effectuées pour explorer les comparaisons multiples lorsque c'était nécessaire. Enfin, pour examiner les possibles relations existant entre la perception subjective de la difficulté, les performances comportementales et les paramètres hémodynamiques, des analyses corrélationnelles ont été conduites sur ces différentes données. Le seuil de significativité a été fixé à $p \leq 0.05$. Enfin, la taille d'effet a été reportée pour les résultats significatifs.

II.3. Résultats

II.3.a. Comparaison jeunes adultes vs. seniors

✓ *La perception subjective de la difficulté*

La Manova révèle un effet principal de la complexité sur la perception subjective de la difficulté [F(3, 52) = 230.56; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.06]. Cet effet indique que la perception subjective de la difficulté augmente en fonction de la complexité dans les deux groupes (voir Figure 26). L'analyse post-hoc montre une différence significative entre la 0-back et la 1-back, 2-back, 3-back (p < 0.05) ainsi qu'entre les différents niveaux de complexité (entre 1-back et la 2-back, p < 0.05; entre la 2-back et la 3-back, p < 0.05).

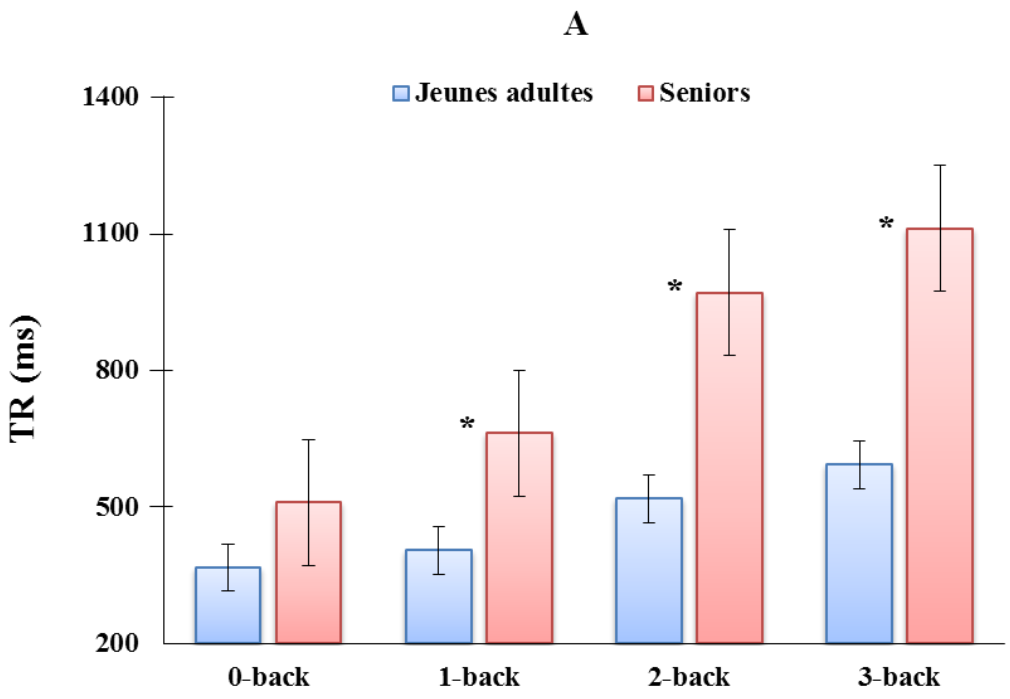


*ns : non significatif ; * : différence significative entre chaque niveau de complexité*

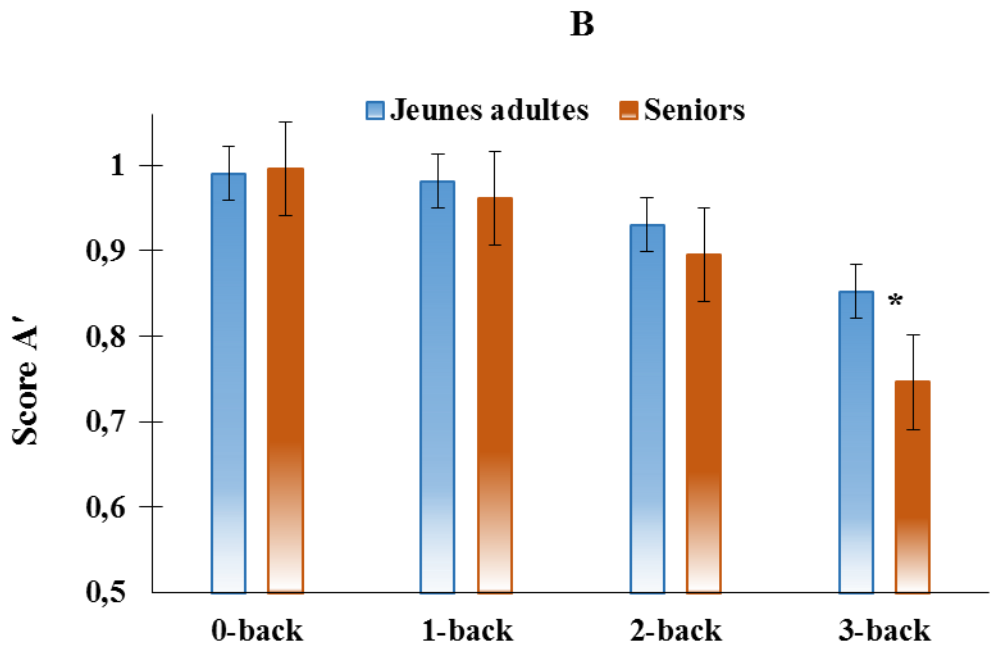
Figure 26 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction du groupe et de la complexité.

✓ *Les données comportementales*

Au niveau du score A′, la Manova montre que l'interaction groupe × complexité est significative [F(3, 52) = 6.12; p < 0.001; Wilks′ lambda = 0.73]. En ce qui concerne le TR, la Manova montre aussi que l'interaction groupe × complexité est également significative [F(3, 52) = 8.11; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.68]. Les analyses post-hoc montrent que les jeunes adultes sont plus rapides que les seniors durant la 1-back, la 2-back, et la 3-back (p < 0.05) (voir Figure 27A) et plus précis que les seniors à la 3-back (p < 0.05) (voir Figure 27B).



** : différence significative entre jeunes adultes et seniors*



** : différence significative entre jeunes adultes et seniors*

Figure 27 : Evolution du TR (**A**) et du score A′ de précision (**B**) en fonction du groupe et de la complexité.

✓ *Données hémodynamiques*

Les données hémodynamiques d'un seul participant (- de 2 %) ont été exclues des analyses car les signaux de ce dernier étaient inexploitables. Comme dans l'étude 1A, les analyses ont été effectuées sur les variations de [O_2Hb] et de [HHb].

La Manova effectuée sur la [O_2Hb] montre que l'interaction groupe × complexité × hémisphère est significative [$F(2, 52) = 4.38$; $p = 0.017$; Wilks′ lambda = 0.85]. Cette interaction montre que chez les jeunes adultes, la [O_2Hb] est minimale (même négative, c'est-à-dire moins importante que lors de la tâche contrôle) lors de la 1-back (Figure 28A), augmente lors de la 2-back significativement plus sur l'hémisphère droit que sur l'hémisphère gauche ($p < 0.05$) (Figure 28B), et apparait bilatérale sur la 3-back ($p = 0.99$) (Figure 28C). En revanche, chez les seniors, la [O_2Hb] est plus importante (positive, c'est-à-dire plus importante que lors de la condition contrôle) que chez les jeunes adultes à la 1-back et augmente en fonction de la complexité sur les deux hémisphères de manière équivalente (voir Figure 28D, E, F) lors de la 2-back et de la 3-back ($p < 0.05$). Toutefois il n'y a pas de différence entre la 2-back et la 3-back quel que soit l'hémisphère. Enfin, lorsqu'on compare la [O_2Hb] des jeunes adultes et des seniors lors de la 2-back et de la 3-back, il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes quel que soit l'hémisphère. La Manova effectuée sur la [HHb] montre que l'interaction groupe × complexité × hémisphère est significative [$F(2, 52) = 5.87$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.81]. Cette interaction indique que chez les jeunes adultes la [HHb] est significativement plus importante sur l'hémisphère droit comparativement à l'hémisphère gauche ($p < 0.05$) lors de la 1-back (Figure 28A). En revanche, cette différence n'est pas significative lors de la 2-back ($p = 0.9$) et de la 3-back ($p = 0.92$) (Figure 28B, C). Chez les seniors aucune différence significative n'a été observée entre les deux hémisphères en fonction de l'évolution de la complexité.

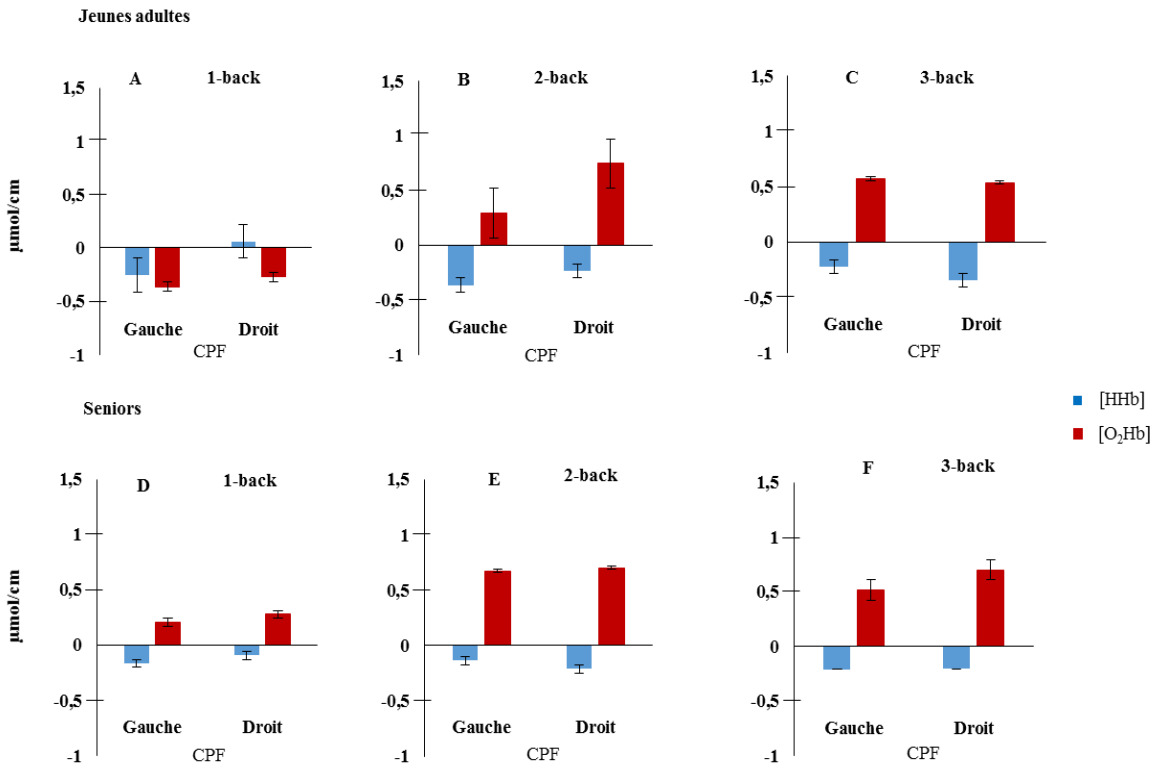
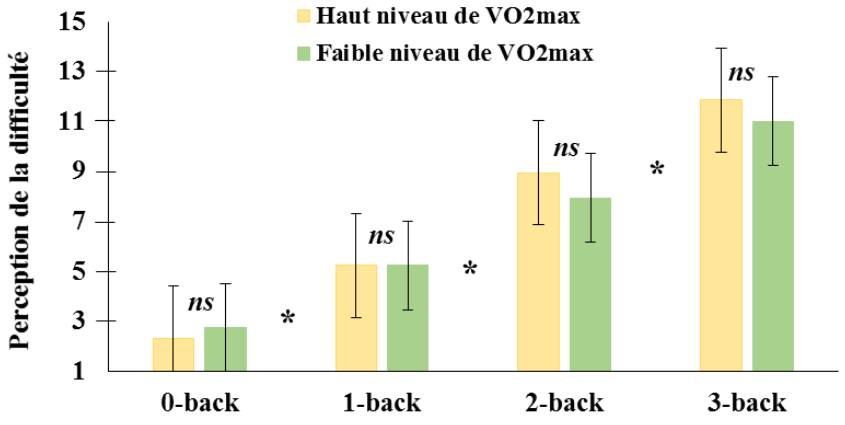


Figure 28 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction du groupe, de la complexité et de l'hémisphère.

II.3.b. Comparaisons seniors à haut vs. faible niveau de VO_2max

✓ *La perception subjective de la difficulté*

La Manova ainsi que la Mancova avec le niveau d'éducation comme co-variable révèlent les mêmes résultats. En effet, la Mancova montre que l'effet principal de la complexité est significatif [$F(3, 32) = 13.32$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.44]. L'analyse post-hoc montre que la perception subjective de la difficulté augmente significativement entre la 0-back et la 1-back, 2-back, et 3-back ($p < 0.05$). Ce résultat indique, comme le montre la Figure 29, que la perception subjective de la difficulté augmente avec les niveaux de complexité de la même manière dans les deux groupes de seniors.

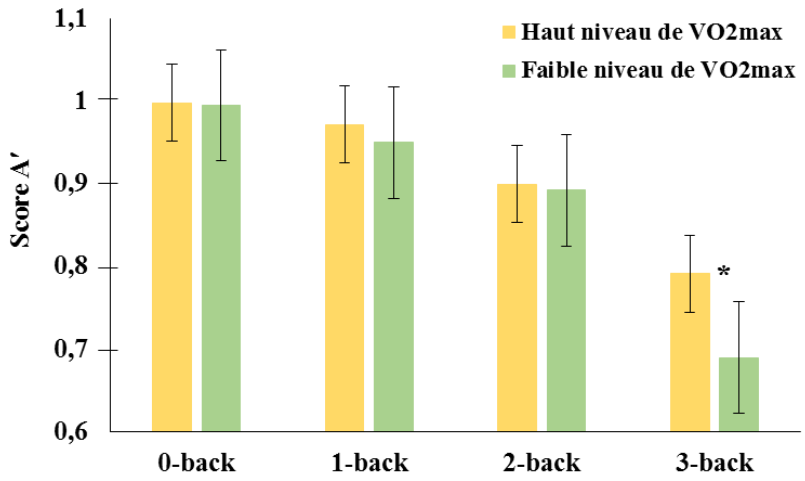


*ns : non significatif ; * : différence significative entre chaque niveau de complexité*

Figure 29 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la complexité et de la condition physique cardiorespiratoire chez les seniors.

✓ *Données comportementales*

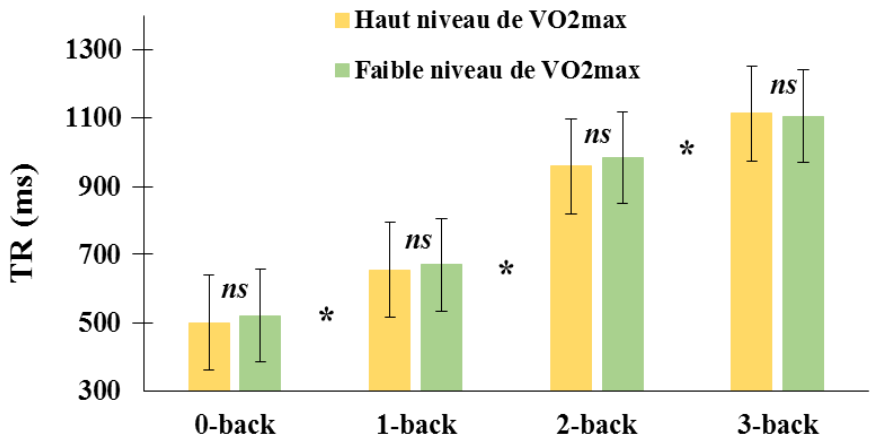
La Manova conduite sur le score A′ montre une interaction complexité × groupe significative [F(3,33) = 2.91; p = 0.04; Wilks′ lambda = 0.79] (Figure 30). Lorsque l'on effectue une Mancova avec le niveau d'éducation comme co-variable, l'interaction complexité × groupe devient tendancielle [F(3,32) = 2.4; p = 0.08; Wilks′ lambda = 0.81]. Ces résultats indiquent que le score A′ de précision est significativement plus élevé chez les seniors à haut niveau de VO_2max comparativement aux seniors à faible niveau de VO_2max seulement lors de la condition 3-back. De plus, le niveau d'éducation explique en partie la différence entre les deux groupes de seniors.



** : différence significative entre seniors à haut niveau de VO_2max et à faible niveau de VO_2max*

Figure 30 : Evolution du score A′ de précision en fonction de la condition physique cardiorespiratoire et de la complexité chez les seniors.

Les mêmes analyses effectuées sur le TR, ne montrent que l'effet principal de la complexité [F(3, 31) = 4.15; p = 0.013; Wilks′ lambda = 0.71]. Ce résultat indique que le TR augmente chez les seniors à haut niveau de VO_2max et les seniors à faible niveau de VO_2max au fur et à mesure que la complexité augmente (voir Figure 31).



** : différence significative entre les différents niveaux de complexité*

Figure 31 : Evolution du TR en fonction de la condition physique cardiorespiratoire et de la complexité chez les seniors.

✓ *Données hémodynamiques*

La Manova conduite sur la [O_2Hb], montre une interaction complexité × groupe significative [F(2, 34) = 4.2; p = 0.02; Wilks′ lambda = 0.8]. Cette interaction reste toujours significative lorsque l'on contrôle le niveau d'éducation avec une Mancova [F(2, 33) = 3.72; p = 0.034; Wilks′ lambda = 0.81]. Cette interaction traduit que les seniors à haut niveau de VO_2max augmentent significativement leur [O_2Hb] dans le CPF de manière bilatérale durant les conditions 2-back ($p < 0.05$) et 3-back ($p < 0.05$) comparativement à la 1-back (voir Figure 32A, B, C). Par contre les seniors à faible niveau de VO_2max ne montrent aucune augmentation significative de [O_2Hb] entre les trois niveaux de complexité (voir Figure 32D, E, F). La même analyse effectuée sur la [HHb] montre une interaction hémisphère × groupe significative [F(1, 35) = 5.49; p = 0.02; Wilks′ lambda = 0.86]. Cette interaction est toujours significative lorsque l'on contrôle le niveau d'éducation [F(1, 34) = 10.11; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.77]. Cette interaction montre une [HHb] plus élevée sur l'hémisphère gauche chez les seniors à haut niveau de VO_2max comparativement à leurs homologues à faible niveau de VO_2max.

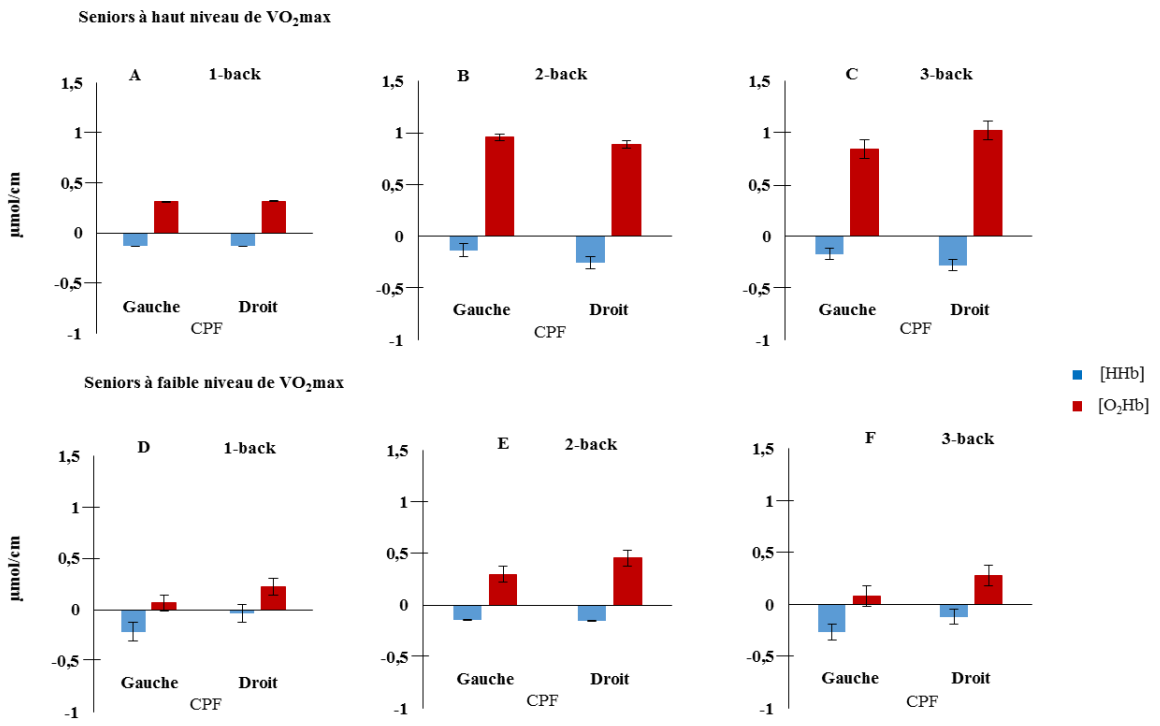
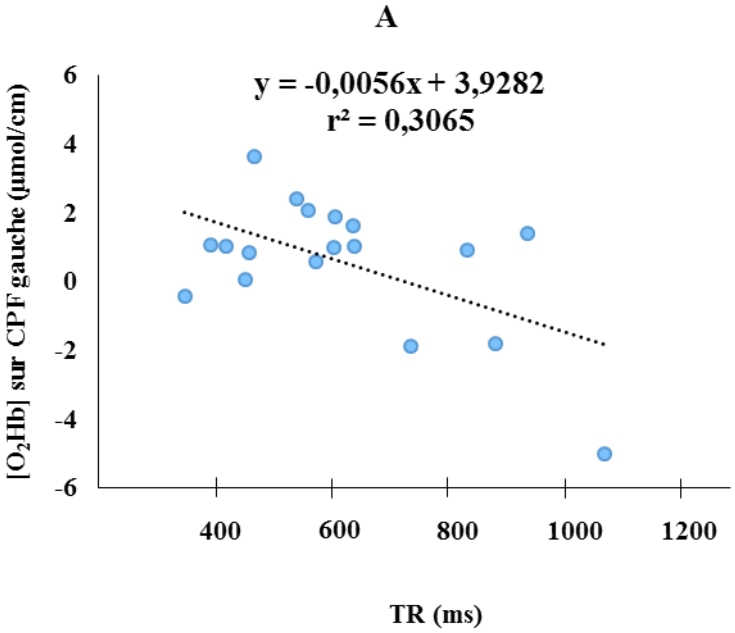


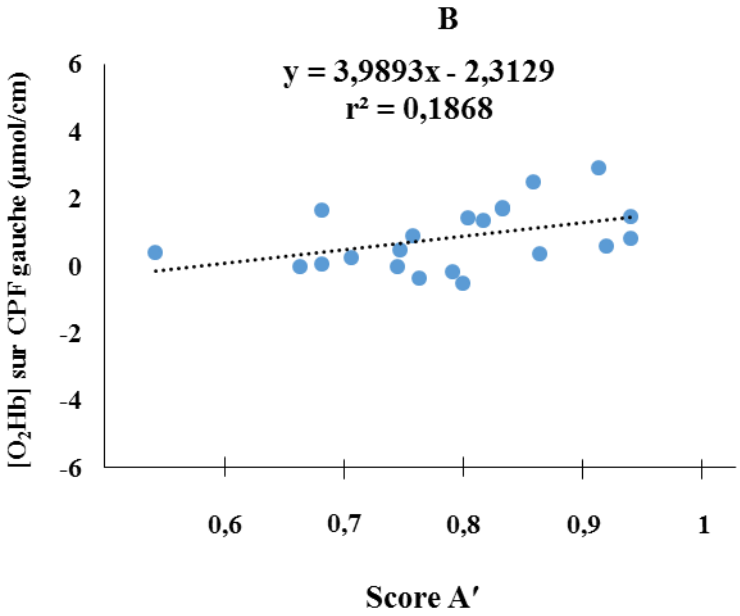
Figure 32 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la condition physique cardiorespiratoire et de la complexité.

II.3.c. Analyse corrélationnelle

Nos différents résultats au plan comportemental montrent que les jeunes adultes et les seniors se diffèrencient à la 3-back, de même que les seniors à haut niveau de VO_2max et à faible niveau de VO_2max. Nous avons donc effectué les analyses corrélationnelles sur les différentes données uniquement à ce niveau de complexité. Nos résultats montrent que le TR corrèle négativement avec la [O_2Hb] sur le CPF gauche ($r = -0.55$; $p = 0.017$) chez les jeunes adultes (voir Figure 33A). Plus le TR est elevé, plus [O_2Hb] observée au niveau du CPF gauche est faible. Quant aux seniors à haut niveau de VO_2max, ils montrent une corrélation positive entre le score A′ et la [O_2Hb] sur le CPF gauche ($r = 0.43$; $p = 0.05$) (voir Figure 33B). Plus le score A′ est élévé, plus [O_2Hb] observée au niveau du CPF gauche augmente est importante. En ce qui concerne les seniors à faible niveau de VO_2max, aucune corrélation n'a été observée entre les données comportementales et la [O_2Hb]. Enfin, aucune corrélation n'a été observée entre les données comportementales et la [HHb]. De même, la perception subjective de la difficulté ne corrèle pas avec les données comportementales ni avec les données hémodynamiques chez les jeunes adultes et les seniors (haut niveau et faible niveau de VO_2max).



A : Corrélation chez les jeunes adultes



B : Corrélation chez les seniors à haut niveau de VO_2max

Figure 33 : Relation entre les performances comportementales et la $[O_2Hb]$ chez les jeunes adultes et les seniors à haut niveau de VO_2max durant la 3-back.

II.4. Discussion

En utilisant la tâche n-back avec trois niveaux de complexité dans cette deuxième expérience, nous avons examiné principalement les effets de la condition physique cardiorespiratoire sur le modèle CRUNCH. Ce modèle prédit que, durant une tâche cognitive avec trois niveaux de complexité, la performance comportementale va se détériorer chez les jeunes adultes et les seniors au fur et à mesure que la tâche cognitive devient complexe. Mais la détérioration va être plus importante chez les seniors lors du niveau de complexité le plus elévée. En ce qui concerne l'activité cérébrale, les jeunes adultes vont montrer une moindre activation cérébrale durant de faible niveau de complexité et cette activation va augmenter avec l'incrémentation de la complexité. Par contre, les seniors vont montrer une sur-activation cérébrale durant un faible niveau de complexité mais cette suractivation va chuter lorsque la complexité de la tâche devient grande. Nous avons donc effectué, une série d'analyses pour investiguer les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur la perception subjective de la difficulté, sur les données comportementales et sur les données hémodynamiques. Une autre série d'analyses a permis d'explorer les relations existant entre la perception subjective de la difficulté, les performances comportementales et les données hémodynamiques.

II.4.a. Effet de l'âge sur la perception subjective de la difficulté, les données comportementales et hémodynamiques

Les résultats obtenus montrent que la perception subjective de la difficulté augmente significativement en fonction de la complexité chez les jeunes adultes ainsi que chez les seniors. Ce résultat indique que l'âge n'altère pas la perception subjective de la charge mentale chez les seniors comme nous l'avons suggéré dans notre hypothèse. Ce résultat est nouveau dans la littérature. Dans notre étude nous avons utilisé une échelle de perception de la difficulté qui est une mesure subjective de la charge mentale. Or d'autres travaux ont aussi montré que la variabilité de la fréquence cardiaque est un indice objectif de la charge mentale (Capa et al., 2008 ; Durantin et al., 2014). Il serait donc intéressant de combiner des mesures subjectives (échelle de perception de la difficulté) et objectives (variabilité de la fréquence cardiaque) de la charge mentale pour répliquer ces résultats.

En ce qui concerne les performances comportementales, en accord avec les travaux antérieurs (Mattay et al., 2006 ; Nagel et al., 2011), nos résultats montrent que l'augmentation de la complexité induit une différence entre les jeunes adultes et les seniors. Cette différence est plus marquée dans les conditions plus complexes. En effet, les jeunes adultes mettent moins de temps que les seniors pour répondre durant les trois niveaux de complexité de la tâche n-back. De la même manière, ils sont plus précis que les seniors au cours de la condition 3-back. Ces résultats comportementaux confirment une fois encore que l'âge induit la réduction des performances exécutives et plus particulièrement de la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. Cette différence de performance comportementale entre les jeunes adultes et les seniors pourrait s'expliquer par le fait que les seniors ont besoin de davantage de temps pour effectuer la mise à jour des informations lors de la réalisation de la tâche n-back surtout lorsque la tâche devient complexe. Nos résultats valident ainsi les prédictions du modèle CRUNCH sur le plan comportemental.

Quant aux données hémodynamiques, en accord avec les prédictions du modèle CRUNCH (Reuter-Lorenz & Cappell, 2008), les jeunes adultes montrent une moindre activation du CPF durant la 1-back et cette activation augmente lors de la 2-back et de la 3-back par rapport à la 1-back. De plus, lors de la 2-back, cette activation s'est latéralisée à droite, et est par contre bilatérale à la 3-back. Cette bilatéralisation de l'activité hémodynamique chez les jeunes adultes à la 3-back pourrait s'expliquer par le fait que les jeunes adultes ont besoin de solliciter davantage le CPF pour pouvoir répondre aux exigences de la 3-back. Quant aux seniors, l'ensemble de nos résultats confirment en partie les prédictions du modèle CRUNCH. En effet, entre la 1-back et la 2-back, nous avons constaté une augmentation bilatérale de l'activation du CPF comme prédit par le modèle. Cette bilatéralisation de l'activation du CPF est en accord avec la méta-analyse de Turner et Spreng (2012) et jouerait un rôle compensatoire et permettrait aux seniors de ne pas se désengager de la tâche et d'être aussi précis que les jeunes adultes durant la 1-back et la 2-back, même s'ils mettent plus de temps pour répondre. En revanche, lors de la 3-back, contrairement aux prédictions du modèle CRUNCH, nous n'avons pas obtenu la désactivation du CPF chez les seniors. En effet, l'activation du CPF est la même que la 2-back alors que la performance comportementale se dégrade significativement. Ce résultat montre que les seniors de notre étude ont réussi à maintenir un niveau d'activation du CPF elévé, ce qui leur a permis de compenser la désactivation qui devrait normalement subvenir si l'on se base sur les prédictions du modèle CRUNCH. Toutefois, cette compensation ne leur a pas permis de

maintenir leur performance comportementale. Cette absence de réduction de l'activation suggérée par Reuter-Lorenz et Cappell (2008) pourrait s'expliquer, d'une part, par le fait que les seniors ont une même perception subjective de la difficulté que les jeunes adultes. De plus, leur perception moyenne à la 3-back est de 11.48±1.78, ce qui représente sur l'échelle une perception très difficile de la tâche. Mais ce score n'atteint pas le score maximal de l'échelle qui est de 15 (extrêmement difficile). On pourrait penser que la charge mentale de la 3-back n'est pas la charge cible pour induire cette désactivation. D'autre part, cette absence pourrait s'expliquer surtout par le fait que dans le groupe des seniors, plus de la moitié des participants pratiquait régulièrement de l'exercice physique et avait un niveau de VO_2max considéré comme élevé, qui sont des facteurs pouvant améliorer le potentiel compensatoire. L'ensemble de nos résultats hémodynamiques, en dehors de l'absence de désactivation à la 3-back, sont en accord avec les résultats de travaux antérieurs (Mattay et al., 2006 ; Nagel et al., 2011 ; Vermeij et al., 2012, 2016). En effet, en utilisant la tâche n-back avec trois niveaux de complexité (1-back, 2-back, 3-back) comme dans notre étude, Mattay et al. (2006) ont montré que l'activité hémodynamique du CPF augmente bilatéralement au fur et à mesure que la n-back devient complexe chez les jeunes adultes. De plus, à la 2-back, l'activité hémodynamique est plus importante sur l'hémisphère droit par rapport à l'hémisphère gauche. En revanche, chez les seniors, l'activité hémodynamique est importante lors de la 1-back et diminue à la 2-back et à la 3-back sur les deux hémisphères. Nagel et al. (2011), sont parvenus aux mêmes résultats en montrant que, durant la n-back avec trois niveaux de complexité, les jeunes adultes augmentent leur activité hémodynamique du CPF avec l'incrémentation de la complexité. Par contre, chez les seniors, ce patron d'évolution de l'activité hémodynamique est compromis.

L'absence de cette désactivation chez les seniors de notre étude, dont certains ont un faible niveau de VO_2max et d'autres un haut niveau de VO_2max nous a amené à explorer l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la perception subjective de la difficulté, la performance comportementale et surtout l'activité hémodynamique.

II.4.b. Effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la perception subjective de la difficulté, et sur les données comportementales et hémodynamiques

La comparaison entre les seniors à haut niveau de VO_2max et les seniors à faible niveau de VO_2max a montré que la perception subjective de la difficulté ainsi que le TR ne diffèrent pas entre les deux groupes, quel que soit le niveau de complexité. En revanche, les seniors à haut niveau de VO_2max sont plus précis que leurs homologues à faible niveau de VO_2max lors de la condition 3-back qui est la condition la plus complexe. L'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur le score A′ est en accord avec les résultats antérieurs. Abou-Dest et al. (2012) et Albinet et al. (2016), en utilisant la tâche d'empan dynamique spatiale qui consistait à rappeler de façon sérielle les quatre derniers emplacements spatiaux d'un point dans une matrice 4×4, ont montré que les seniors avec un haut niveau de VO_2max ont de meilleures capacités de mise à jour de mémoire de travail que leurs homologues à faible niveau de VO_2max.

Quant à l'activité hémodynamique, les seniors à haut niveau de VO_2max montrent une activation bilatérale lors de la 2-back, qui se stabilise à la 3-back, alors que les seniors à faible niveau de VO_2max ne montrent aucune augmentation significative lors de la 2-back et de la 3-back. Au regard du modèle CRUNCH, les seniors à haut niveau de VO_2max n'ont pas montré lors de la 3-back, la désactivation prédite par le modèle. Par contre, chez les seniors à faible niveau de VO_2max, le patron d'activation est plus proche du modèle CRUNCH. En effet, l'activation augmente non significativement à la 2-back et diminue de manière non significative à la 3-back. En contrastant les données comportementales, subjectives et hémodynamiques, on s'aperçoit qu'en ayant les mêmes niveaux de perception de la difficulté, les seniors à haut niveau de VO_2max sont plus précis que leurs homologues à faible niveau de VO_2max à la 3-back. De plus, à ce même niveau de complexité, les seniors à haut niveau de VO_2max montrent une forte activation bilatérale, à l'opposé de leurs homologues à faible niveau de VO_2max chez qui l'activation diminue de façon non significative. Quelques rares travaux ont montré que les seniors avec une bonne condition physique cardiorespiratoire ont une importante activité hémodynamique sur le CPF durant des tâches impliquant de l'inhibition (Albinet et al., 2014 ; Dupuy et al., 2015). Le même résultat a été observé dans la présente étude où nous avons utilisé une tâche qui sollicite la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. L'effet bénéfique de la condition cardiorespiratoire s'expliquerait par l'amélioration du CNV (Fabiani et al., 2014) qui

augmenterait le flux sanguin cérébral et par conséquent assurerait une meilleure oxygénation cérébrale (Ainslie et al., 2008 ; Brown et al., 2010). Une autre explication possible serait l'augmentation de l'angiogenèse. En effet, la pratique d'exercice physique induit la libération de l'IGF-1 et de la VEGF qui sont les principaux précurseurs de l'angiogenèse. Ainsi l'action de ces facteurs neurotrophiques se traduirait par la création de nouveaux vaisseaux sanguins, ce qui pourrait induire également l'augmentation du flux sanguin cérébral. Enfin, comme l'ont montré Di Francescomarino et al. (2009), les seniors à haut niveau de VO_2max auraient subi un remodelage des vaisseaux sanguins cérébraux ; ceci augmenterait le diamètre des vaisseaux sanguins et par conséquent entrainerait une augmentation du flux sanguin cérébral. Chacun de ces différents mécanismes pourrait expliquer une part de l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique. Des études futures sont toutefois nécessaires pour explorer la part de la contribution de chacun de ces mécanismes. Dans le cas de notre étude, comme la SPIR a été utilisée pour mesurer l'activité hémodynamique, le mécanisme le plus plausible est l'amélioration du CNV, puisque la réponse hémodynamique est basée sur le phénomène de CNV.

Un autre résultat important de la présente étude est la relation positive et significative entre les données comportementales et la [O_2Hb] chez les jeunes adultes et les seniors à haut niveau de VO_2max durant la 3-back. En effet, la [O_2Hb] sur le CPF gauche durant la 3-back corrèle négativement avec le TR chez les jeunes adultes et positivement avec le score A′ de précision chez les seniors à haut niveau de VO_2max. Ces résultats suggèrent que les meilleures performances observées chez les participants avec une bonne condition physique cardiorespiratoire sont fonctionnellement en lien avec l'activité hémodynamique du CPF gauche. Cette corrélation positive entre la performance comportementale et la [O_2Hb] chez les seniors à haut niveau de VO_2max confirme et étend les travaux d'Albinet et al. (2014) qui, en utilisant une tâche d'inhibition, ont montré une corrélation positive entre la performance comportementale (adjacence) et la [O_2Hb]. Mais nous n'avons pas obtenu de relation significative entre la performance comportementale et les paramètres hémodynamiques chez les seniors à faible niveau de VO_2max. En somme, les résultats des analyses corrélationnelles chez les seniors traduisent qu'une forte [O_2Hb] est associée à une bonne précision durant la tâche n-back uniquement chez les seniors à haut niveau de VO_2max.

II.5. Conclusion

Les résultats de cette étude transversale ayant investigué les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique, la performance comportementale et la perception subjective de la difficulté, montrent que l'incrément de la complexité induit une différence entre les jeunes adultes et les seniors sur les performances comportementales comme prédite par le modèle CRUNCH. Par contre, au niveau de l'activation cérébrale, nos résultats ne confirment que partiellement les prédictions du modèle CRUNCH. De plus, les seniors à haut niveau de VO_2max, contrairement à leurs homologues à faible niveau de VO_2max, montrent une augmentation de l'activité hémodynamique du CPF lors de la 2-back et de la 3-back. Enfin, seuls les jeunes adultes et les seniors à haut niveau de VO_2max montrent une corrélation entre les performances comportementales et l'activité hémodynamique dans la condition la plus complexe où la charge cognitive est très élevée. Nos résultats confirment d'une part les effets de la condition physique cardiorespiratoire sur la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. D'autre part, nos résultats montrent aussi que la condition physique cardiorespiratoire jouerait un rôle dans la relation entre l'activité hémodynamique et la performance de mise à jour de la mémoire de travail. L'ensemble de nos résultats suggèrent, que la condition physique cardiorespiratoire pourrait modifier les prédictions du modèle CRUNCH. Le modèle CRUNCH précise que l'âge chronologique est un facteur prédictif de l'évolution de la performance comportementale et de l'activité cérébrale durant une tâche cognitive avec plusieurs niveaux de complexité. Or, nous avons constaté que la condition physique cardiorespiratoire, serait également un facteur qu'il conviendrait de prendre en compte dans la prédiction de l'évolution de la performance comportementale et de l'activité cérébrale durant une tâche exécutive avec trois niveaux de complexité. En effet, dans notre étude, la condition physique cardiorespiratoire permet aux seniors de maintenir une activité cérébrale importante lors de la 3-back, alors qu'à ce niveau de complexité l'activité cérébrale devrait chuter selon les prédictions du modèle CRUNCH. Ainsi, la condition physique cardiorespiratoire permettrait de contrecarrer la désactivation cérébrale et la détérioration de la performance comportementale qui sont prédites par le modèle CRUNCH lors de la condition la plus complexe.

A retenir

Dans la première partie de ce Chapitre nous avons effectué deux expériences (1A et 1B). A travers l'expérience 1A, nous avons montré, comme d'autres travaux, que la SPIR est un outil adapté pour discriminer la complexité durant des tâches exécutives qui évaluent prioritairement les fonctions d'inhibition et de mise à jour de la mémoire de travail. De plus, nous avons montré que le questionnaire de la perception subjective de la difficulté pourrait également discriminer de manière subjective la complexité et donc probablement l'effort cognitif investi par les participants. Il ressort aussi de nos résultats que durant la n-back, l'évolution de l'activité hémodynamique est plus liée à la performance comportementale tandis que durant la GAC l'évolution de l'activité hémodynamique est liée non seulement à la performance comportementale mais aussi à la perception subjective de la difficulté. Dans l'expérience 1B, nous avons examiné si la SPIR pourrait permettre de valider les prédictions du modèle CRUNCH, et dans le même temps si l'exercice physique pourrait influencer les prédictions de ce modèle. Nos résultats valident totalement les prédictions de ce modèle au plan comportemental. En revanche, au niveau de l'activité cérébrale nos résultats valident partiellement les prédictions du modèle, et suggèrent que la condition physique cardiorespiratoire serait un facteur capable d'influer sur l'évolution de l'activité cérébrale.

Partie 2 - Activité hémodynamique cérébrale et coût attentionnel : effet de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire

I. Etude 2

I.1. Introduction

La gestion de la double-tâche considérée comme une fonction exécutive (Baddeley, 2002), se détériore avec le vieillissement (pour revue voir Woollacott & Shumway-Cook, 2002). En revanche, l'exercice physique a été identifié comme un moyen pouvant réduire cet effet délétère de l'âge sur la gestion de la double-tâche (Plummer et al., 2015). Le développement récent de la SPIR a permis à certains chercheurs d'étudier l'activité hémodynamique du CPF durant la procédure de la double-tâche. L'objectif de ces travaux était de mieux cerner les corrélats neurophysiologiques qui sous-tendent la gestion de la double-tâche chez des jeunes adultes et des seniors. Par exemple, Holtzer et al. (2011) ont montré que des seniors sédentaires ont une activité hémodynamique du CPF significativement plus faible que celle des jeunes adultes durant une situation de double-tâche impliquant de la locomotion et de la production verbale. A l'inverse, Ohsugi et al. (2013) ont observé que l'activation du CPF était plus importante chez des seniors sains que chez des jeunes adultes, lors de la double-tâche impliquant du soulèvement alternatif des pieds (piétinement) et une tâche de calcul. D'autres travaux plus récents, effectués chez les jeunes adultes (Lin & Lin, 2016) et les seniors (Beurskens et al., 2014) ont montré que l'évolution des paramètres hémodynamiques dépendrait de la difficulté de la tâche secondaire. En effet, durant la procédure de la double-tâche, lorsque la tâche secondaire est complexe, on observe une diminution de l'activation du CPF qui s'expliquerait par l'hypothèse de la redistribution des ressources attentionnelles vers d'autres aires cérébrales (Beurskens et al., 2014 ; Lin & Lin, 2016).

La plupart des travaux ayant exploré l'activité hémodynamique du CPF durant la procédure de la double-tâche ont utilisé la marche comme tâche motrice (Beurskens et al., 2014 ; Holtzer et al., 2011 ; Lin & Lin, 2016), ou une tâche proche de la marche (piétinement) (Ohsugi et al., 2013). Très peu d'études dans la littérature ont utilisé une tâche motrice fine (Van Impe et al., 2011) pour investiguer l'activité hémodynamique cérébrale. En effet, après avoir demandé aux participants de réaliser en simple tâche et en double-tâche

une tâche de calcul et le dessin d'un cercle, les auteurs ont constaté que le réseau neuronal impliqué dans la double-tâche était composé des aires cérébrales impliquées dans les deux tâches (voir Chapitre 1 - Partie 1 - II.3.d). Toutefois, dans cette étude, les auteurs n'ont pas manipulé la complexité des tâches. A notre connaissance, seules deux études ont utilisé la procédure de la double-tâche avec une tâche motrice fine en manipulant la complexité de la tâche motrice fine (Albinet et al., 2006) ou la complexité de la tâche cognitive (Fraser et al., 2010). Mais ces auteurs n'ont pas effectué de mesures hémodynamiques. Ainsi les travaux qui ont investigué à la fois les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique du CPF durant la procédure de la double-tâche dont la tâche primaire est une tâche motrice fine comportant plusieurs niveaux de complexité sont absents. Dans cette étude, nous allons explorer comment l'activité hémodynamique du CPF évolue durant la procédure de la double-tâche chez des jeunes adultes et des seniors de différents niveaux de condition physique cardiorespiratoire. L'objectif était d'examiner les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique du CPF, la perception subjective de la difficulté et les performances comportementales en contrastant des jeunes adultes et des seniors ayant un faible niveau et un haut niveau de VO_2max. Les hypothèses que nous cherchions à valider sont formulées avant la présentation des résultats pour des raisons de clarté.

I.2. Méthode

I.2.a. Participants

Trente-six jeunes adultes âgés de 18 à 22 ans et 40 seniors âgés de 60 à 79 ans, tous droitiers, ont participé à notre étude. Aucun des participants ne souffrait de pathologies cardio-vasculaire ou neurologique. Les seniors ont complété le MMSE (Hébert et al., 1992) et le GDS (Bourque et al., 1990) et ceux qui avaient un score MMSE inférieur à 25 et/ou un score GDS supérieur à 10 ont été exclus de notre échantillon. Tous les participants ont rempli et signé la fiche de consentement éclairé qui a été validée par le CERNI Tours-Poitiers, n°2015-09-01, avant de prendre part à l'étude.

I.2.b. Constitution des groupes

Les jeunes adultes ainsi que les seniors ont été subdivisés en deux groupes selon leur niveau de condition physique cardiorespiratoire. Afin de catégoriser les jeunes adultes et les seniors dans leurs sous-groupes (haut niveau de VO_2max vs. faible niveau de VO_2max) respectifs, nous avons utilisé l'échelle de Jackson (Jackson et al., 1990). Cette échelle nous a permis d'estimer la VO_2max. A la suite de l'estimation de la VO_2max des participants, nous avons réparti les participants dans leurs groupes en se basant sur les normes de Shvartz et Reibold (1990). Les caractéristiques de ces groupes sont présentées dans le Tableau 6. Les participants avaient également effectué un test de dextérité (Purdue Pegboard) qui permettait de s'assurer qu'ils n'avaient pas de trouble de la sensorimotricité fine et pouvaient correctement réaliser la tâche de Fitts (particulièrement les seniors). Ce test consistait à demander aux participants de faire entrer le maximum de tiges métalliques de 2.5 cm en 30 s dans des trous pré-percés dans une planche. Cette planche contient 2 x 25 trous disposés de part et d'autre, séparés de 1 cm (Lafayette instruments). Le test s'effectue une fois avec la main droite, une fois avec la main gauche, et enfin avec les deux mains simultanément. Ainsi, chaque participant pouvait mettre au maximum 75 tiges. Enfin, la mesure de la force manuelle a été effectuée par un dynamomètre (Takei TK 200, Takei Scientific Instruments, Tokyo, Japan). Le test de dextérité et la mesure de la force manuelle ont été effectués afin de contrôler la condition physique sensorimotrice des participants (Voelcker-Rehage et al., 2010).

I.2.c.Tâches

- ✓ *GAC en simple tâche*

La tâche de GAC utilisée dans cette étude est similaire à celle de l'étude 1A. Toutefois, nous avons effectué quelques modifications. Contrairement à l'étude 1A, nous avons un seul niveau de complexité, qui consistait à demander aux participants de donner un chiffre entre 1 et 9 toutes les secondes (1 Hz). De plus, l'indice utilisé pour déterminer la capacité des participants à éviter de compter de manière routinière était le score de comptage (SC). Cet indice développé par Spatt et Goldenberg (1993) évalue la longueur des séquences de comptage. En effet, le SC permet de déterminer les poids des séquences de comptage ascendants ou descendants par pas de un, comme l'adjacence, ou/et par pas de deux. Le SC est déterminé en élevant au carré la longueur de la séquence de comptage. Par exemple, dans la séquence 9-8-7, la longueur est de 2 et donc le SC est 4 (2^2) ; par contre dans la séquence

8-6-4-2 la longueur est de 3 et donc le SC est 9 (3^2). Un SC élevé traduit une faible performance exécutive. Cet indice a été préféré à l'adjacence puisqu'il fournit plus d'informations sur les stratégies de comptage par pas de deux. Dans la présente étude, le SC répresente la somme des deux scores c'est-à-dire le comptage par pas d'un et par pas de deux. En plus de cet indice, le taux de réussite a été aussi enregistré (nombre de chiffres donnés).

- ✓ *Tâche de Fitts modifiée en simple tâche*

La tâche de Fitts modifiée consiste à effectuer des mouvements aller/retour entre deux cibles dont la largeur et/ou la distance peuvent être modifiées (Fitts, 1954). Toutefois, nous avons apporté quelques modifications en demandant aux participants de glisser le plus rapidement et le plus précisément possible le bout du stylet d'une cible à une autre durant 100 s. Dans notre étude, nous avons fait varier uniquement la largeur des cibles. Ainsi nous avons trois différentes cibles dont les largeurs étaient de 36 mm, 18 mm, 9 mm ce qui correspondait respectivement à des indices de difficulté (ID) de 3, 4, 5 bits déterminés par l'équation de Fitts (1954) : $ID = Log_2 (2A/W)$ (*A est la distance entre les deux cibles, et W la largeur de la cible)*. La distance entre deux cibles était fixe et était de 150 mm. Pour mettre en place cette tâche, nous avons utilisé une tablette graphique de marque Wacom (modèle cintiq18SX ; voir Figure 34). L'écran de cette tablette avait une inclinaison entre 13 et 70 degrés et une rotation de +/- 180 degrés. Elle offrait la possibilité de travailler directement sur l'écran avec un stylet ergonomique. De plus, la zone d'affichage était de 358 mm × 287 mm, la résolution de 1.280 × 1.024 pixels et enfin la luminosité de 210 Candela/m^{-2}. La fréquence d'acquisition de la tablette était de 205 Hz. Le stylet utilisé était sans fil et pesait 16 g tout en étant sensible à la pression. Ainsi, la pression d'activation de la pointe du stylet était de 20 g et la pointe du stylet avait 512 niveaux de pression. Le temps de mouvement (TM) entre deux cibles a été déterminé a posteriori à partir des profils de vitesses enregistrés par la tablette. A la suite de plusieurs pré manipulations, nous avons défini un seuil de vitesse pour le début du mouvement (15 mm/s), et la fin du mouvement (10 mm/s), ce qui permettait d'enregistrer le TM qui s'écoule entre deux mouvements en millisecondes, et également le nombre d'erreurs effectuées.

Figure 34 : Tablette graphique.

✓ *Condition double-tâche*

Dans cette condition, les deux tâches (la GAC et la tâche de Fitts modifiée) ont été réalisées. Ainsi, le participant réalisait la GAC, et en même temps la tâche de Fitts modifiée avec chacune des trois cibles. Les consignes donnaient explicitement à tous les participants la priorité à la tâche de Fitts modifiée. Les mêmes mesures comportementales ont été effectuées pour chaque tâche.

I.2.d. Protocole expérimental

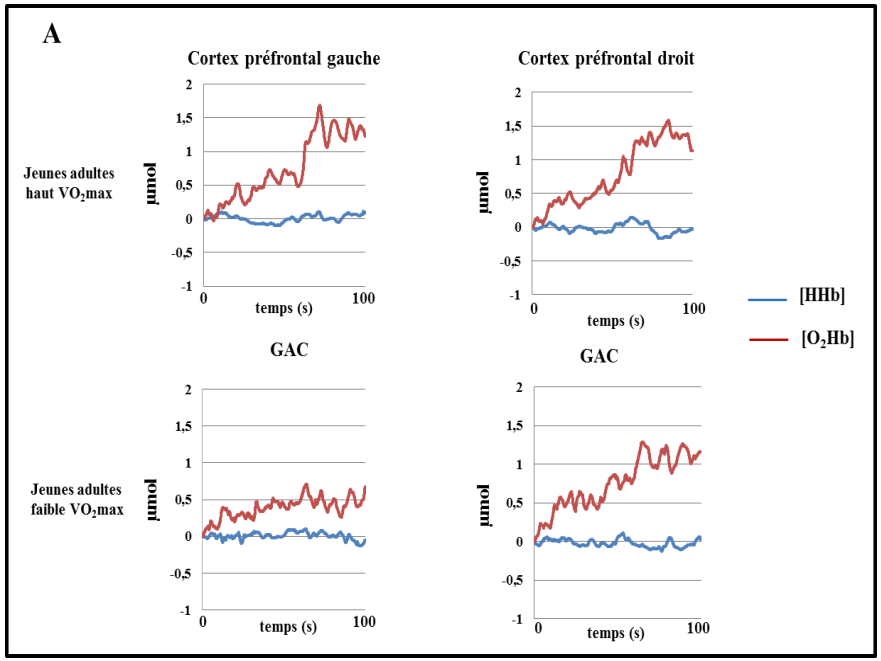
La phase expérimentale était réalisée en deux phases. La première phase consistait à remplir certains questionnaires et à effectuer certaines mesures. Les participants, qu'ils soient jeunes adultes ou seniors, ont ainsi rempli le Modifiable Activity Questionnaire (MAQ) (Kriska et al., 1990) qui mesure le niveau d'activité physique durant les 12 derniers mois et l'échelle de Jackson (Jackson et al., 1990). Les seniors ont rempli en plus de ces deux questionnaires le Historical Leisure Activity Questionnaire (HLAQ) (Kriska et al., 1988) qui nous permettait d'évaluer leur niveau d'activité tout au long de la vie. Les seniors ont rempli ce questionnaire afin que nous puissions avoir des informations complémentaires pour mieux constituer nos groupes. En effet, le score de l'échelle de Jackson servait à estimer la condition physique cardiorespiratoire des participants, tandis que les données issues du MAQ et du HLAQ permettaient d'estimer leur niveau de pratique d'activité physique. Ensuite, les mesures du poids, de la taille et de la force manuelle ont été effectuées. Pour

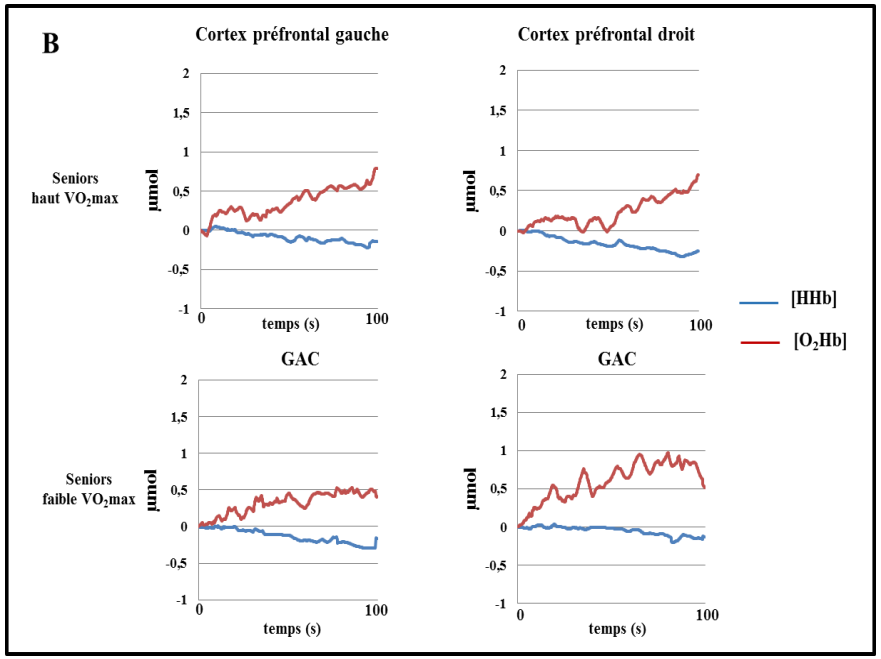
s'assurer que tous les participants étaient droitiers, il leur a été demandé de compléter le questionnaire de latéralité (Oldfield, 1971). Enfin, le test de Perdue Pegboard a permis de mesurer la dextérité des participants. A la fin de cette première phase, et après une période de repos de 5 min, les participants réalisaient la seconde phase durant laquelle ils réalisaient les deux tâches en simple tâche puis en double-tâche. Durant la condition simple tâche, le participant effectuait séparément la tâche de Fitts modifiée et la GAC. L'ordre de passage des deux tâches était contrebalancé. Durant la tâche de Fitts modifiée, le participant effectuait la tâche sur chacune des cibles (ID3, ID4, ID5) pendant 100 s. Entre chaque cible, le participant observait 90 s de repos. L'ordre de présentation des trois cibles a été contrebalancé en utilisant un carré latin modifié. Afin d'éviter l'effet de nouveauté, chaque participant a effectué une phase d'entraînement de 20 s sur chaque cible et si, à l'issue de cette phase d'entraînement, le participant n'avait pas au moins 80 % de réussite, il reprenait la phase d'entraînement. En ce qui concerne la GAC, il était demandé au participant de donner à haute voix durant 100 s des chiffres entre 1 et 9 à une fréquence de 1 chiffre toutes les secondes. Ainsi, à l'issue des 100 s le participant devait avoir donné 100 chiffres. Les réponses ont été enregistrées avec un dictaphone de marque Philips (Philips voice tracer digital recorder LFH0652). En ce qui concerne la condition de la double-tâche, le participant effectuait simultanément les deux tâches (la GAC et la tâche de Fitts modifiée). En effet, il a été demandé au participant de réaliser la tâche de Fitts modifiée le plus rapidement et le plus précisément possible (tâche primaire) tout en donnant au même moment un chiffre entre 1 et 9 toutes les secondes pendant 100 s, et ceci de façon aléatoire (tâche secondaire). Durant la condition simple tâche et la condition double-tâche, le TM et le taux de réussite ont été mesurés pour la tâche de Fitts modifiée tandis que le SC et le taux de réussite (nombre de chiffres donnés) ont été déterminés pour la GAC.

De plus, à la fin de chaque condition, le participant donnait sa perception subjective de la difficulté en utilisant l'échelle de perception de difficulté de Delignières et al. (1994). La mesure de l'activité hémodynamique du CPF (variations de [O_2Hb] et de [HHb]) a été effectuée bilatéralement avec la SPIR, avec la même démarche que les études précédentes (Etudes 1A et 1B). Les aires corticales dont l'activité hémodynamique a été mesurée sont le CPFDL (aires de Brodmann 9/46) et le CPFVL (aires de Brodmann 47/45/44) des deux hémisphères droit et gauche.

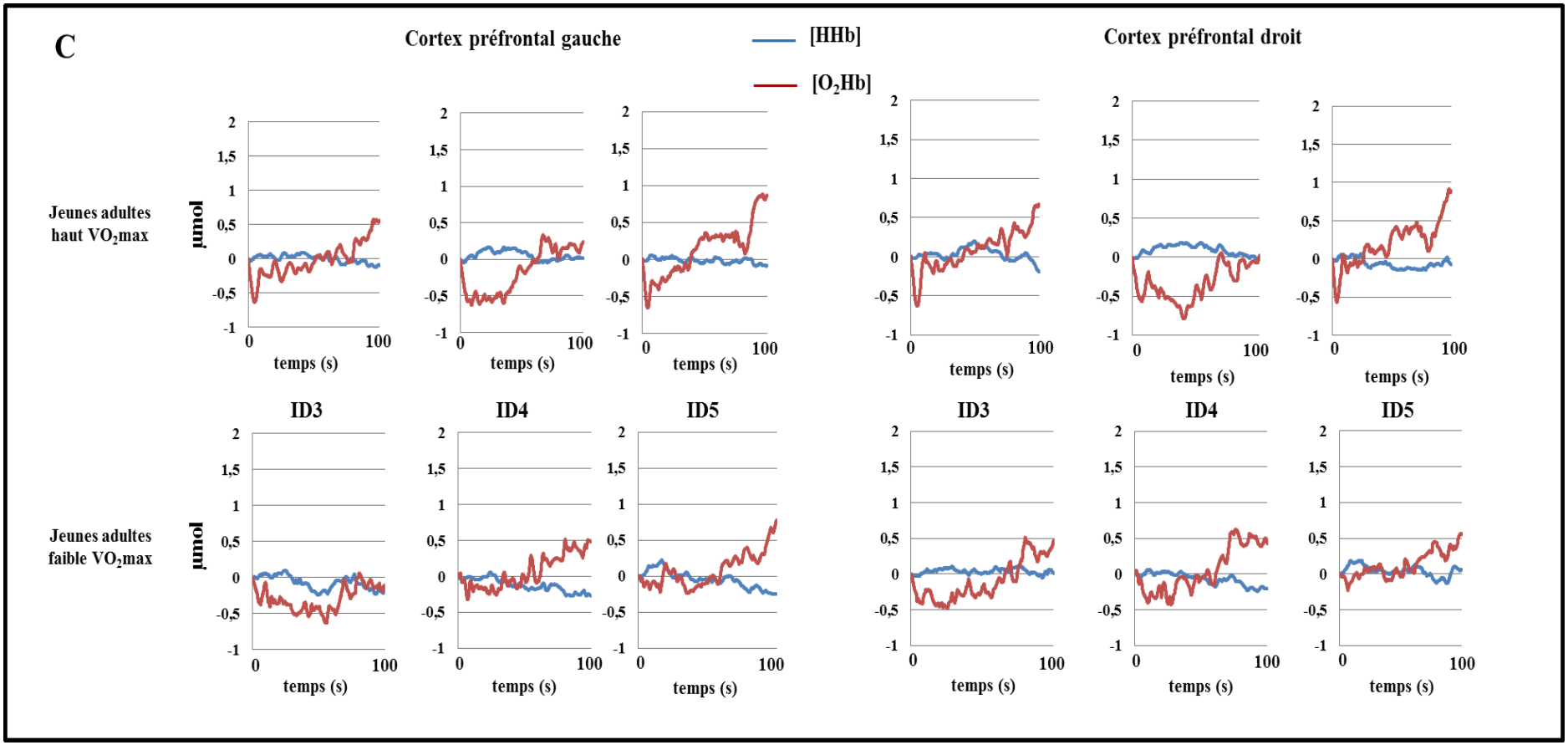
I.2.e. Traitement des signaux

Dans cette étude, 84.26 % des 1792 réponses hémodynamiques (64 participants × 2 hémisphères × 2 canaux × 7 conditions) enregistrées chez l'ensemble des participants ont montré un pattern d'activation classique caractérisé par une augmentation de [O_2Hb] et une légère diminution de [HHb]. L'évolution moyenne de la [O_2Hb] et de la [HHb] durant les différentes conditions, et pour chaque groupe d'âge, en fonction de la condition physique cardiorespiratoire, a été présentée à titre illustratif sur la Figure 35A, B, C, D, E, F. Le traitement des signaux hémodynamiques a été effectué en suivant les mêmes étapes que l'étude 1A. En effet, le filtre moyen gaussien à 1 s a été utilisé pour filtrer les signaux. Ce dernier a permis de supprimer les artefacts de mouvements et les bruits physiologiques. Lorsqu'il ne permettait pas d'enlever les artefacts observés, le MARA (Scholkmann et al., 2010) a été appliqué pour couper l'artefact et reconstruire le signal. En effet, 22 des 1792 réponses hémodynamiques enregistrées lors des différentes conditions ont nécessité ce traitement. En moyenne, 7.18 % du signal O_2Hb et 2.84 % du signal HHb ont été traités avec le MARA. Après cette phase de filtrage, un biais à 0 a été effectué à 3 s du début de chaque condition. Le biais a été effectué à 3 s pour enlever les 3 s de surplus qui servaient à synchroniser les deux tâches en condition double-tâche ou à donner le départ de chaque tâche en condition simple tâche. A la suite de ce biais, l'ASC a été calculée pour l'O_2Hb et la HHb. Cette méthode a été utilisée car elle était la plus sensible aux variations des paramètres hémodynamiques. Les analyses statistiques ont été effectuées sur les ASC calculées.

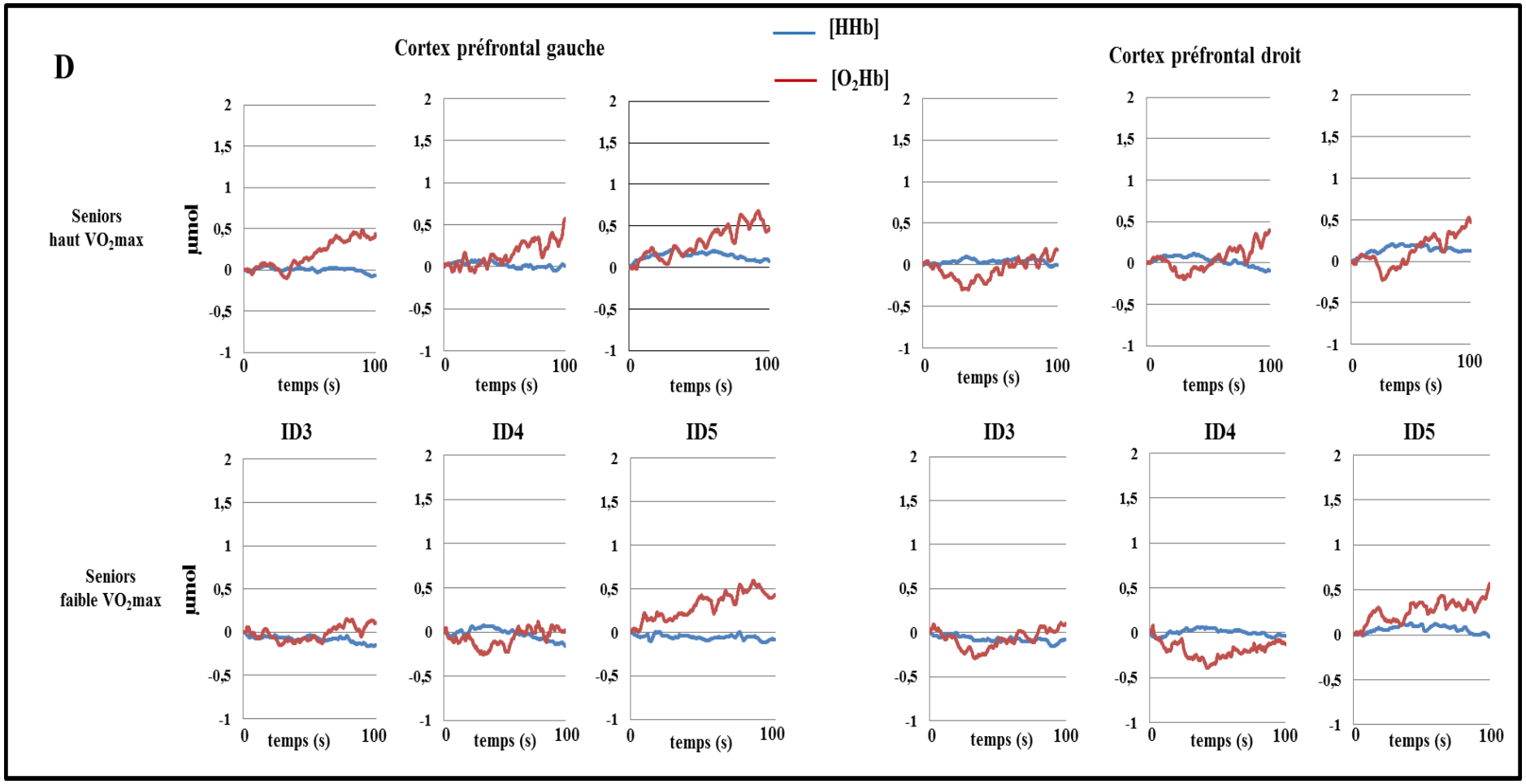




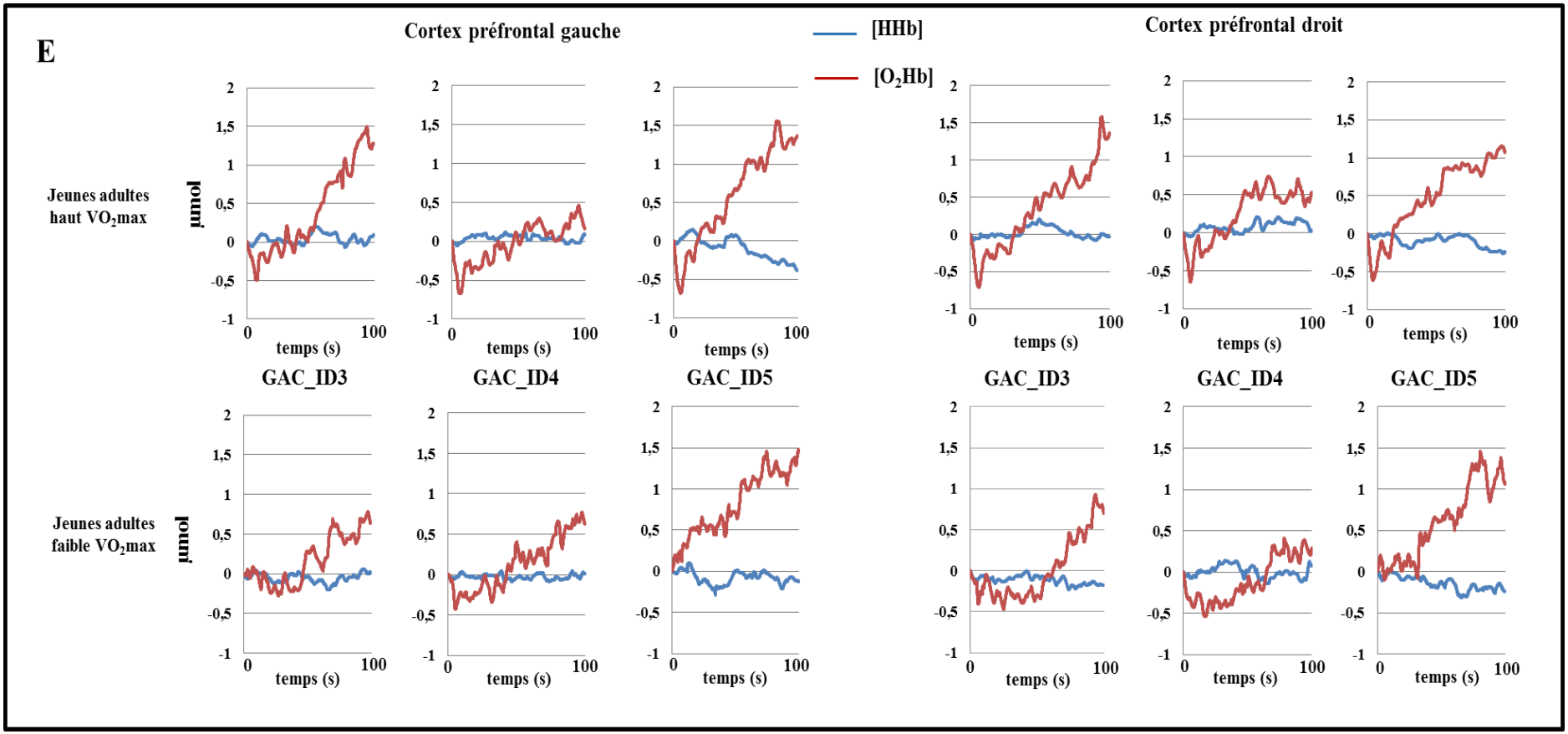
***A** : Evolution moyenne des données hémodynamiques dans les cortex préfrontaux gauche et droit chez des jeunes adultes durant la GAC en condition simple tâche en fonction de la condition physique cardiorespiratoire ; **B** : Evolution moyenne des données hémodynamiques dans les cortex préfrontaux gauche et droit chez des seniors durant la GAC en condition simple tâche en fonction de la condition physique cardiorespiratoire.*



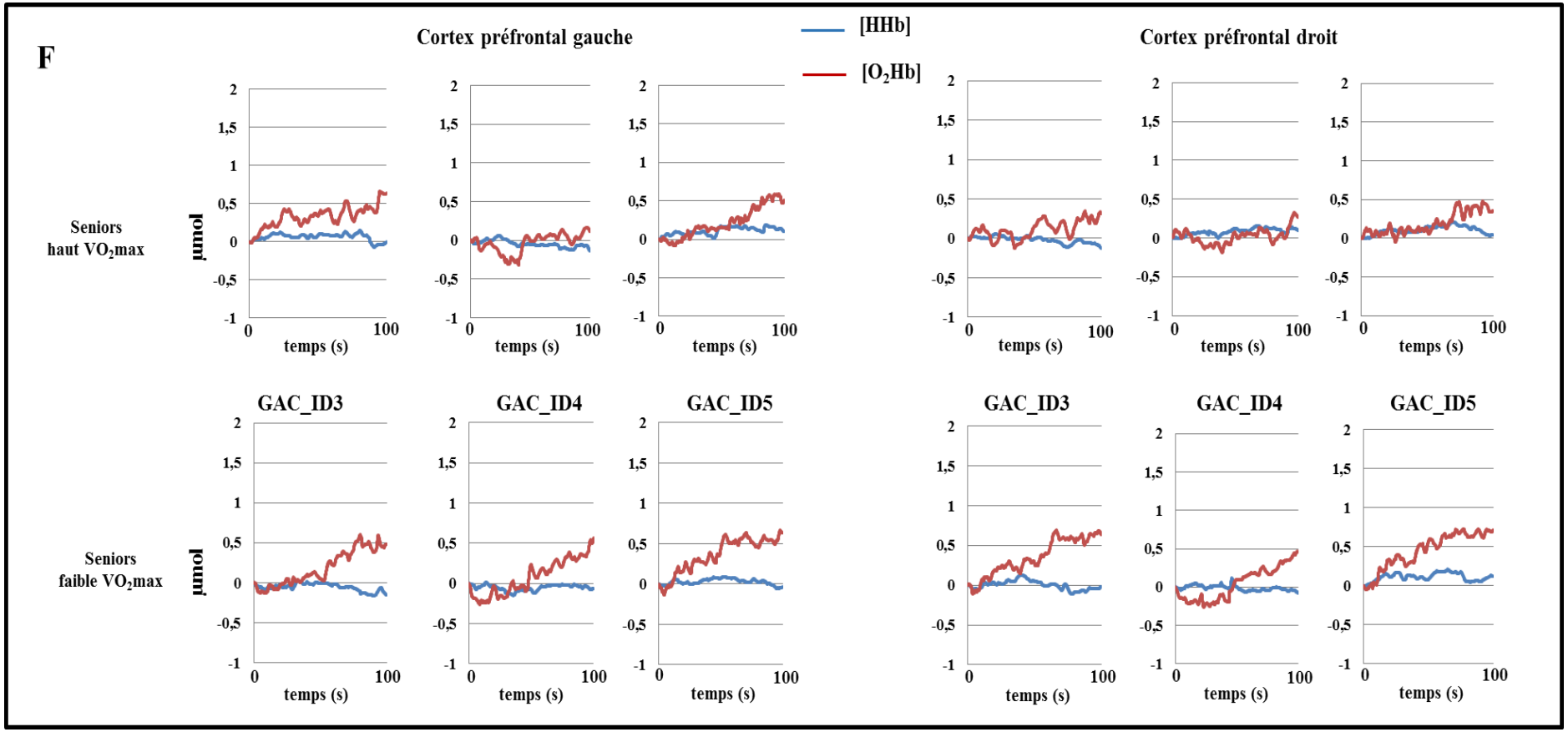
***C** : Evolution moyenne des données hémodynamiques dans les cortex préfrontaux gauche et droit des jeunes adultes durant la tâche de Fitts modifiée en simple tâche en fonction de la complexité et de la condition physique cardiorespiratoire.*



D *: Evolution moyenne des données hémodynamiques dans les cortex préfrontaux gauche et droit des seniors durant la tâche de Fitts modifiée en simple tâche en fonction de la complexité et de la condition physique cardiorespiratoire.*



***E** : Evolution moyenne des données hémodynamiques dans les cortex préfrontaux gauche et droit des jeunes adultes durant la double-tâche en fonction de la complexité et de la condition physique cardiorespiratoire.*



F *: Evolution moyenne des données hémodynamiques dans les cortex préfrontaux gauche et droit des seniors durant la double-tâche en fonction de la complexité et de la condition physique cardiorespiratoire.*

Figure 35 : Signaux hémodynamiques moyens des jeunes adultes et des seniors durant la GAC et la tâche de Fitts modifiée en simple tâche et en double-tâche.

I.2.f. Analyse statistique

L'analyse statistique a été effectuée avec le logiciel Statistica 13. La normalité et l'homogénéité des données ont été vérifiées par les tests de Kolmogorov-Smirnov et de Levene. Une transformation logarithmique a été effectuée sur le SC tandis qu'une transformation arc sinus a été utilisée sur les taux de réussite des deux tâches. Des analyses multivariées ont été effectuées pour analyser les différentes données. Des analyses a posteriori (HSD de Tukey) ont été aussi effectuées pour explorer les comparaisons multiples lorsque cela se justifiait. Le seuil de significativité a été fixé à $p \leq 0.05$. La taille d'effet a été reportée pour les résultats significatifs. Enfin, des analyses corrélationnelles ont été réalisées pour examiner la relation entre les différents paramètres.

I.3. Résultats

I.3.a. Caractéristiques des sujets

Nous avons exclu les participants (5/36 jeunes adultes soit 13.88% et 7/40 seniors soit 17.5%) dont le taux de réussite lors de la tâche de Fitts modifiée était en dessous de 0.8. En effet, en dessous de ce taux, il était considéré que le participant n'avait pas respecté la consigne qui était d'être le plus précis possible. Le non-respect de ce compromis vitesse-précision ne permettait pas alors de pouvoir comparer les résultats de ces participants à ceux des autres participants. Ainsi il restait 31 jeunes adultes et 33 seniors qui ont été inclus dans les analyses statistiques et dont les caractéristiques sont résumées dans le Tableau 6. Les seniors avaient un score de Perdue Pegboard qui était dans les normes établis par Agnew et al. (1988).

Tableau 6: Caractéristiques des participants

	Jeunes adultes		Seniors	
	Haut niveau de VO_2max	**Faible niveau de VO_2max**	**Haut niveau de VO_2max**	**Faible niveau de VO_2max**
Age (ans)	19.9±1.1	20±1.1	71±5	70.4±5.4 *
Genre (M/F)	7/9	7/8	7/9	8/9
Education (ans)	14.8±0.9	14.7±0.6	12.1±3.6	11.8±3.1 *
VO_2max ($ml.kg^{-1}.min^{-1}$)	49.7±5.8	42.2±7	27.3±6.9	15.5±7.2 * ǂ
Force (Kg)	35.5±9.3	31.7±8.7	30.6±9.2	28.6±8.5
Perdue Pegboard	45.5±6.2	42.9±5.8	42.1±5.8	41.7±3.2
MAQ (Mets/H/semaine)	109.5±49	26±33.6	69.5±38.3	8.9±8.2 * ǂ
IMC ($Kg.m^{-2}$)	22.12±1.8	22.61±2.8	24.05±3.3	28.70±3.5 * ǂ †
HLAQ (Mets/H/semaine)	-	-	38.7±21.6	18.3±16.6 ǂ
MMSE	-	-	29.2±1.2	28.7±1.2
GDS	-	-	5.6±3.7	6.9±4.9

** : différence significative entre jeunes adultes et seniors ; ǂ : différence significative entre haut niveau de VO_2max et faible niveau de VO_2max chez les jeunes adultes ($p = 0.002$) ainsi que chez les seniors ($p < 0.0001$); † : interaction groupe × statut significative pour l'IMC; cette interaction montre que les jeunes adultes à haut niveau de VO_2max ne diffèrent pas des jeunes adultes à faible niveau de VO_2max ($p = 0.96$), tandis que les seniors à haut niveau de VO_2max ont un IMC significativement plus faible que les seniors à faible niveau de VO_2max ($p = 0.0003$). De plus, il y a une différence entre les jeunes adultes et les seniors à faible niveau de VO_2max.*

I.3.b. Tâche de Fitts modifiée

Hypothèses

- La perception subjective de la difficulté va augmenter durant la double-tâche comparativement à la simple tâche et ce d'autant plus que la tâche de Fitts modifiée devient complexe. Cette augmentation va être plus marquée chez les seniors que chez les jeunes adultes. De façon analogue, cette augmentation va être plus marquée chez les participants à faible niveau de VO_2max par rapport à leurs homologues à haut niveau de VO_2max, mais uniquement chez les seniors.

- La tâche de Fitts étant la tâche primaire dans cette étude, il ne doit pas y avoir de différence entre la simple tâche et la double-tâche sur le TM et le taux de réussite en condition de double-tâche. Toutefois, le TM doit augmenter tandis que le taux de réussite doit diminuer

au fur et à mesure que la tâche devient complexe. De plus, l'augmentation du TM et la diminution du taux de réussite qui, représentent la détérioration de la performance comportementale en fonction de la complexité vont être plus marquées chez les seniors par rapport aux jeunes adultes. Enfin, la détérioration va être plus marquée chez les participants à faible niveau de VO_2max par rapport à leurs homologues à haut niveau de VO_2max, mais uniquement chez les seniors.

- *L'activité hémodynamique va augmenter durant la double-tâche comparativement à la simple tâche et ce d'autant plus que la tâche de Fitts modifiée devient complexe. Cette augmentation va être plus grande chez les jeunes adultes comparativement aux seniors. De façon analogue, l'augmentation de l'activité hémodynamique va être plus grande chez les participants à forte VO_2max par rapport aux participants à faible VO_2max, mais uniquement chez les seniors.*

✓ *Perception subjective de la difficulté et données comportementales*

Une Manova à mesures répétées groupe (jeunes vs. seniors) × statut (haut vs. faible) × condition (simple tâche vs. double-tâche) × complexité (ID3 vs. ID4 vs. ID5) a été effectuée sur la perception subjective de la difficulté, le TM et le taux de réussite. Lorsque le groupe et/ou le statut interagissaient avec la condition et/ou la complexité, une Mancova a été réalisée avec le même plan statistique pour contrôler l'éducation et/ou l'IMC.

Perception subjective de la difficulté

Les résultats de la Manova montrent les effets principaux de la condition [$F(1, 60) = 194.72$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.23] et de la complexité [$F(2, 59) = 60.13$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.32]. L'effet principal de la complexité traduit que la perception subjective de la difficulté augmente significativement de la complexité ID3 à ID4 ($p < 0.05$) ; de la complexité ID3 à ID5 ($p < 0.05$) et de la complexité ID4 et ID5 ($p < 0.05$). La Manova révèle également l'interaction condition × groupe [$F(1, 60) = 5.02$; $p = 0.03$; Wilks′ lambda = 0.92]. La Mancova avec en co-variables le niveau d'éducation et l'IMC montre que l'interaction condition × groupe est toujours significative [$F(1,59) = 5.07$; $p = 0.028$; Wilks′ lambda = 0.92]. En effet, l'interaction condition × groupe montre que la perception subjective de la difficulté est significativement plus grande en double-tâche par rapport à la simple tâche chez les jeunes adultes ainsi que chez les seniors. Mais, lors de la double-tâche, les jeunes adultes montrent une perception subjective de la difficulté plus grande que celle

des seniors (p = 0.05). Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire. L'ensemble des résultats est résumé sur la Figure 36.

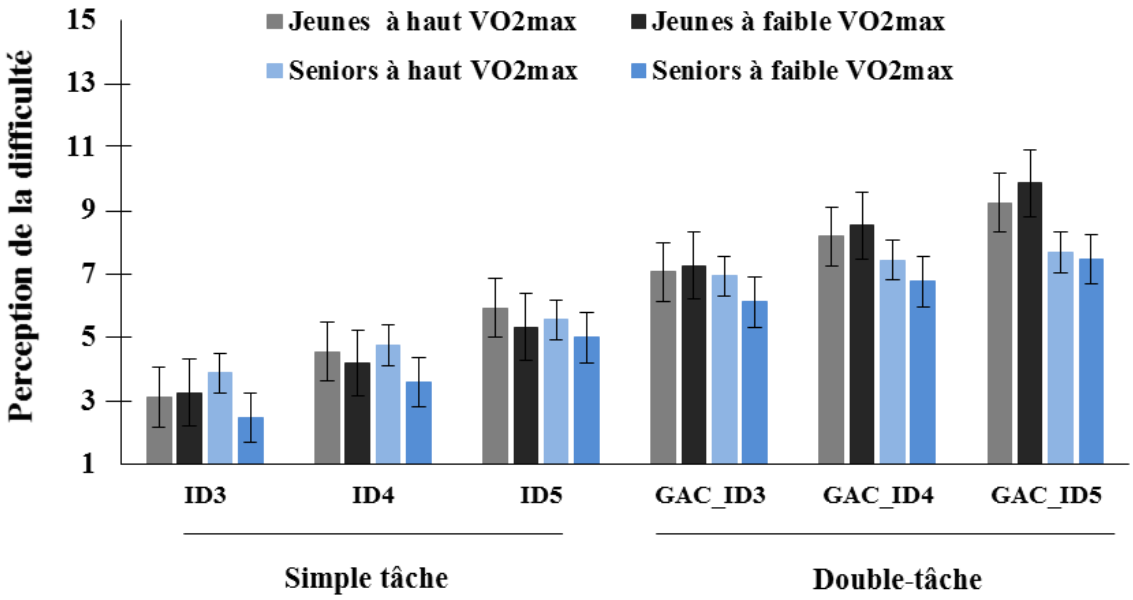


Figure 36 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée.

Données comportementales

La Manova effectuée sur le TM révèle les effets principaux de la condition [F(1, 60) = 5.62; p = 0.02; Wilks′ lambda = 0.91] et de la complexité [F(1, 60) = 96.31; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.23]. L'effet principal de la complexité traduit que le TM est plus long lors de la complexité ID5 comparativement à la complexité ID3 (p < 0.05) et la complexité ID4 (p < 0.05). Mais aussi lors de la complexité ID4 par rapport à la complexité ID3 (p < 0.05). Les résultats de la Manova révèlent aussi les interations condition × groupe [F(1, 60) = 35.84; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.62] ; complexité × groupe [F(2, 59) = 4.44; p = 0.02; Wilks′ lambda = 0.86], et enfin condition × complexité [F(2, 59) = 29.47; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.5]. Toutefois, lorsque l'on contrôle le niveau d'éducation et l'IMC en effectuant une Mancova, seule l'interaction condition × groupe reste significative [F(1, 59) = 28.91; p < 0.05; Wilks′ lambda = 0.62]. Cette interaction montre que durant la condition double-tâche, les jeunes adultes diminuent globalement leur TM comparativement à la simple tâche (p = 0.06). Par contre, les seniors augmentent globalement leur TM comparativement à la simple

tâche ($p < 0.05$). De plus, lors de la double-tâche, les jeunes adultes ont un TM plus court que celui des seniors ($p < 0.05$). Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire. L'ensemble de ces résultats est résumé sur la Figure 37.

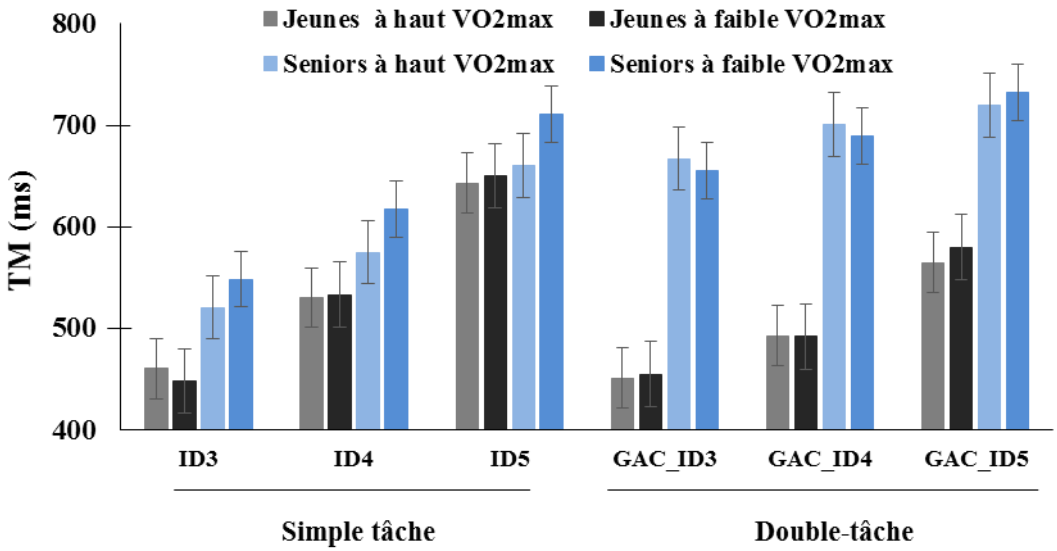


Figure 37 : Evolution du TM en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée.

La Manova effectuée sur le taux de réussite montre un effet tendanciel de la condition [$F(1, 60) = 2.94$; $p = 0.09$; Wilks′ lambda = 0.95] et un effet principal de la complexité [$F(2, 59) = 279.29$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.09]. La Manova révèle également une interaction complexité × groupe qui est toujours significative lorsque l'on contrôle le niveau d'éducation et l'IMC avec une Mancova [$F(2, 58) = 7.69$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.79]. Cette interaction montre qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes adultes et les seniors quel que soit le niveau de complexité. Toutefois, le taux de réussite diminue chez les jeunes adultes entre ID3 et ID4 ($p < 0.05$) ; ID3 et ID5 ($p < 0.05$) et entre ID4 et ID5 ($p < 0.05$). En ce qui concerne les seniors, le taux de réussite diminue seulement entre ID3 et ID5 ($p < 0.05$) et entre ID4 et ID5 ($p < 0.05$). Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire. L'ensemble des résultats est résumé sur la Figure 38.

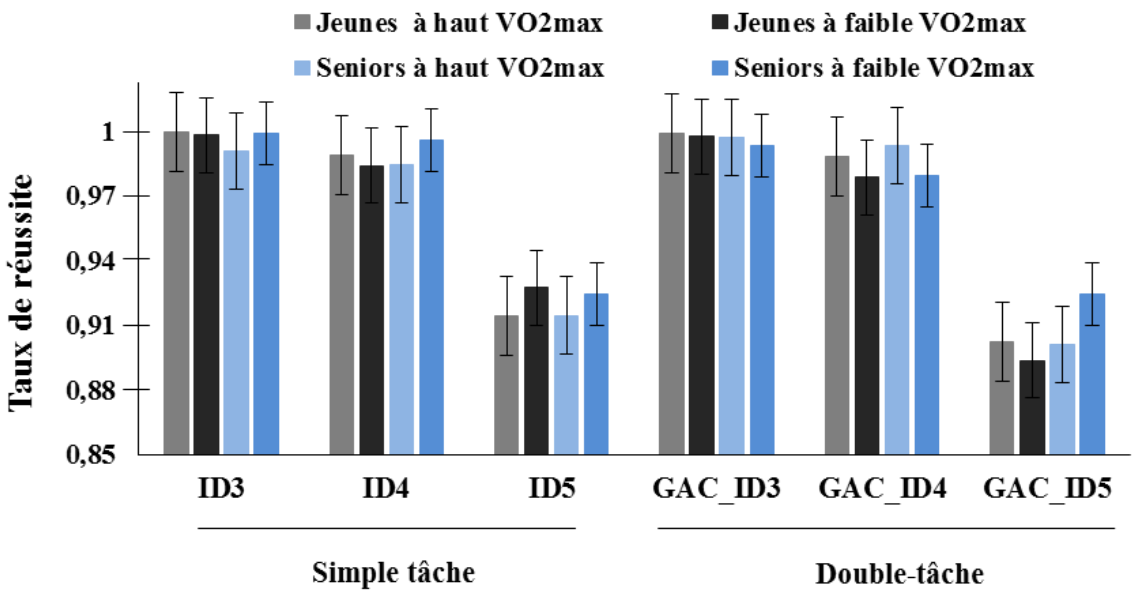


Figure 38 : Evolution du taux de réussite en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée.

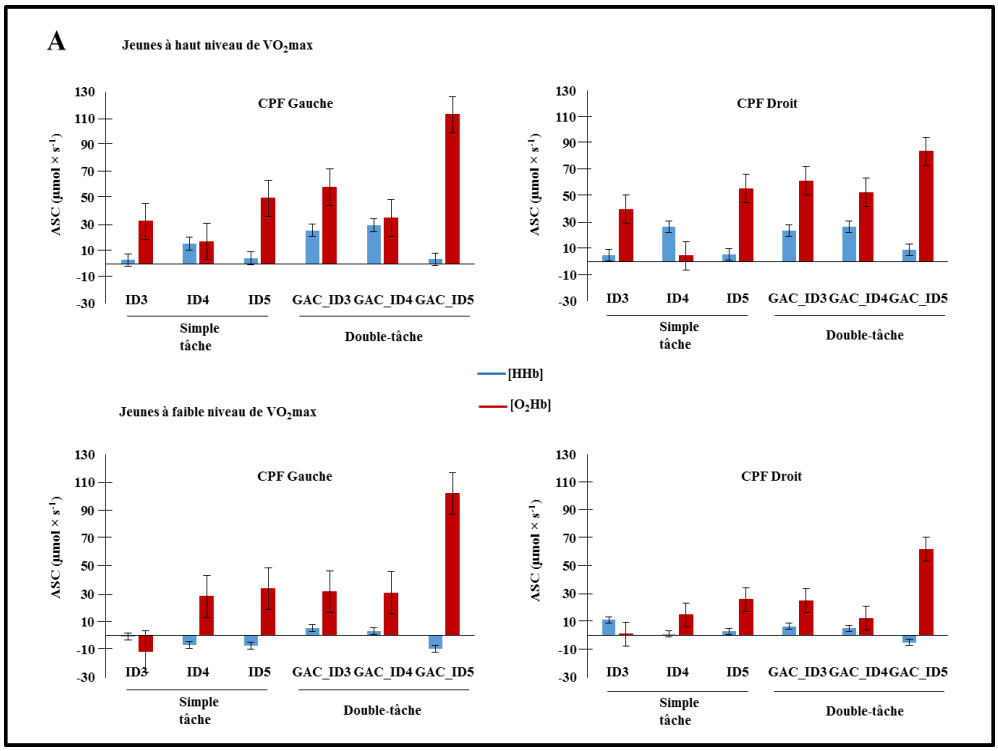
✓ *Données hémodynamiques*

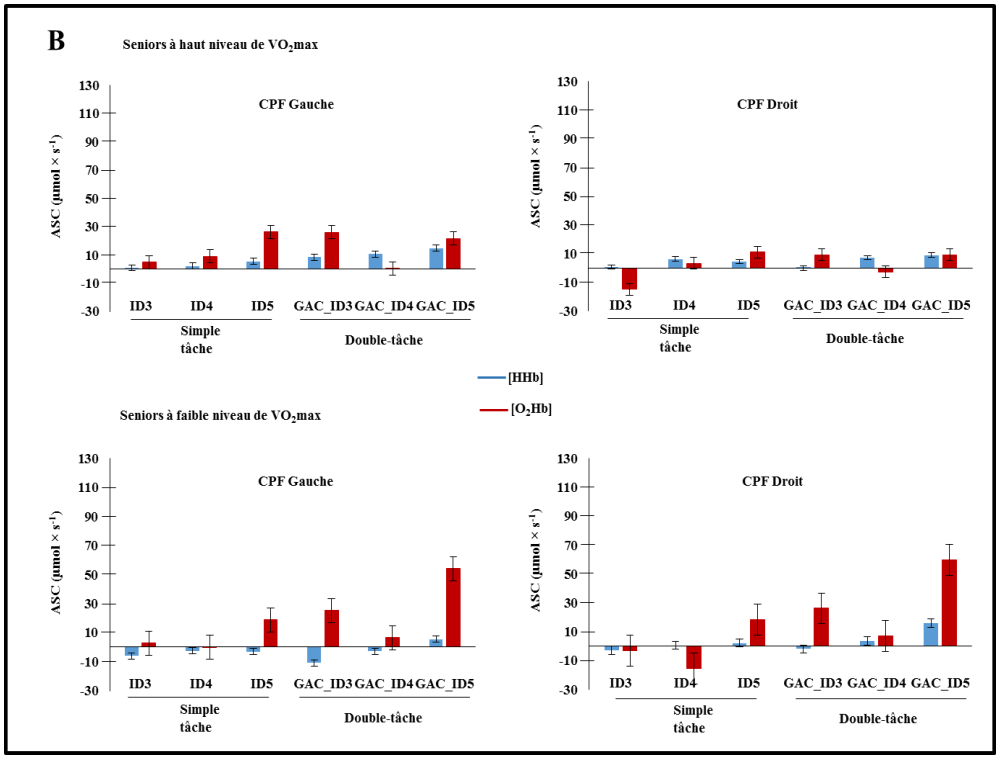
L'analyse corrélationnelle effectuée sur les données hémodynamiques montre une corrélation entre les données du CPFVL et du CPFDL ($r = 0.38 - 0.8$; $p < 0.05$ sur l'hémisphère droit ; $r = 0.44 - 0.8$; $p < 0.05$ sur l'hémisphère gauche). L'effet principal du canal ($p < 0.05$) apparait uniquement sur l'ASC de [O_2Hb] et indique que l'ASC de [O_2Hb] est plus importante sur le CPFVL comparativement au CPFDL. Mais comme nous n'avons pas d'hypothèse particulière sur les canaux, nous avons moyenné les données par hémisphère. Une Manova à mesures répétées groupe (jeunes vs. seniors) × statut (haut vs. faible) × condition (simple tâche vs. double-tâche) × complexité (ID3 vs. ID4 vs. ID5) × hémisphère (gauche vs. droit) a été effectuée sur l'ASC de [O_2Hb] et de [HHb]. Lorsque le groupe et/ou le statut interagissaient avec la condition, l'hémisphère et/ou la complexité, une Mancova était réalisée avec le même plan statistique pour contrôler le niveau d'éducation et/ou l'IMC.

Les résultats de la Manova sur l'ASC de [O_2Hb] montre les effets principaux de l'hémiphère [$F(1,60) = 7.19$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.89] et de la complexité [$F(2,59) = 9.3$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.76]. L'effet principal de l'hémisphère indique que l'ASC de [O_2Hb] est plus grande sur l'hémisphère droit que sur l'hémisphère gauche. La Manova montre également les interactions condition × complexité × groupe [$F(2, 59) = 7.75$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.79] et condition × hémisphère × complexité [$F(2, 59) = 5.00$; $p <$

0.05; Wilks′ lambda = 0.85]. La Mancova avec en co-variables le niveau d'éducation et l'IMC montre que l'interaction condition × complexité × groupe est toujours significative [F(2, 58) = 4.46; p = 0.015; Wilks′ lambda = 0.86]. Afin de mieux examiner cette interaction, nous avons effectué des analyses par condition. Lors de la simple tâche, les interactions complexité × groupe (p = 0.95) et hémisphère × complexité (p = 0.16) sont non significatives. En revanche, lors de la double-tâche, les résultats montrent une interaction hémisphère × complexité × groupe qui est significative. Cette interaction indique que chez les jeunes adultes, lors de la double-tâche, l'ASC de [O_2Hb] est significativement plus importante sur l'hémisphère gauche par rapport à l'hémisphère droit ($p < 0.05$) durant la complexité ID5. Par contre, lors des deux premiers niveaux de complexité, il n'y a pas de différence entre les hémisphères. En ce qui concerne les seniors, aucune différence n'a été observée entre les hémisphères sur les trois niveaux de complexité.

La Manova effectuée sur l'ASC de [HHb] montre uniquement une interaction complexité × groupe tendancielle [F(2, 59) = 2.88; p = 0.063; Wilks′ lambda = 0.91]. Cette interaction tend à montrer que lors des deux premiers niveaux de complexité, l'ASC de [HHb] est plus importante (non significative) chez les jeunes adultes par rapport aux seniors. Par contre, lors du troisième niveau de complexité, l'écart entre les jeunes adultes et les seniors se réduit. Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire. L'ensemble des résultats de l'ASC de [O_2Hb] et de [HHb] est résumé sur la Figure 39A et B.





***A** : Cette Figure répresente l'évolution des paramètres hémodynamiques chez les jeunes adultes à haut niveau de VO_2max et à faible niveau de VO_2max sur les hémisphères gauche et droit ; **B** : cette Figure répresente l'évolution des paramètres hémodynamiques chez les seniors à haut niveau de VO_2max et à faible niveau de VO_2max sur les hémisphères gauche et droit.*

Figure 39 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] en fonction de la condition et de la complexité chez les différents groupes lors de la tâche de Fitts modifiée.

I.3.c. Génération aléatoire de chiffres (GAC)

Hypothèses :

- La perception subjective de la difficulté va augmenter en double-tâche par rapport à la simple tâche et ce d'autant plus que la tâche de Fitts modifiée devient complexe. Mais cette augmentation va être plus importante chez les seniors. De la même manière, cette augmentation va être plus importante chez les participants à faible niveau de VO_2max par rapport à leurs homologues à haut niveau de VO_2max, mais uniquement chez les seniors.

- La GAC étant la tâche secondaire, la performance comportementale va se détériorer en double-tâche par rapport à la simple tâche quel que soit le groupe d'âge. De plus, cette détérioration va être plus importante chez les seniors par rapport aux jeunes adultes. De façon analogue la détérioration va être plus importante chez les participants à faible niveau de VO_2max par rapport aux participants à haut niveau de VO_2max, mais uniquement chez les seniors.

- L'activité hémodynamique va augmenter en double-tâche par rapport à la simple tâche chez les jeunes adultes et les seniors. Cette augmentation va être plus importante chez les jeunes adultes par rapport aux seniors. De la même manière, l'activité hémodynamique va être plus importante chez les participants à haut niveau de VO_2max par rapport à leurs homologues à faible niveau de VO_2max, mais uniquement chez les seniors.

- ✓ *Perception subjective de la difficulté et données comportementales*

Une Manova à mesures répétées groupe (jeunes vs. seniors) × statut (haut VO_2max vs. faibleVO_2max) × condition (GAC vs. GAC_ID3 vs. GAC_ID4 vs. GAC_ID5) a été effectuée sur la perception subjective de la difficulté, le SC et le taux de réussite. Lorsque le groupe et/ou le statut interagissait avec la condition, une Mancova était réalisée avec le même plan statistique pour contrôler l'éducation et/ou l'IMC.

Perception subjective de la difficulté

Les résultats de la Manova montrent un effet principal de la condition [$F(3, 58) = 30.18$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.39]. Nous avons aussi observé une interaction condition × groupe [$F(3, 58) = 3.04$; $p = 0.035$; Wilks′ lambda = 0.86]. Lorsque l'on contrôle le niveau d'éducation et l'IMC avec une Mancova, cette interaction reste toujours significative [F(3,

57) = 3.62; p = 0.018; Wilks′ lambda = 0.83]. Cette interaction indique que, chez les jeunes adultes, la perception subjective de la difficulté augmente significativement durant la condition GAC_ID3 ($p < 0.05$) ; GAC_ID4 ($p < 0.05$) ; GAC_ID5 ($p < 0.05$) par rapport à la condition GAC. Cette augmentation de la perception subjective de la difficulté est également significative lors de la condition GAC_ID4 ($p = 0.02$) et de la condition GAC_ID5 ($p < 0.05$) par rapport à la condition GAC_ID3 et enfin entre les conditions GAC_ID4 et GAC_ID5 ($p = 0.02$). Chez les seniors, la perception subjective de la difficulté augmente lors de la condition GAC_ID3 ($p < 0.05$) ; GAC_ID4 ($p < 0.05$) ; GAC_ID5 ($p < 0.05$) par rapport à la condition GAC. Elle augmente aussi de manière significative entre GAC_ID3 et GAC_ID5 ($p = 0.04$). Par contre, entre les conditions GAC_ID3 et GAC_ID4 ($p = 0.7$) ; GAC_ID4 et GAC_ID5 ($p = 0.86$), il n'y a pas de différence significative. De plus, les jeunes adultes ont une perception subjective de la difficulté qui est significativement plus grande que celle des seniors au niveau de la condition GAC_ID5 ($p = 0.01$). Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence l'effet de la condition physique cardiorespiratoire. L'ensemble des résultats est synthétisé sur la Figure 40 qui montre l'évolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la condition, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire.

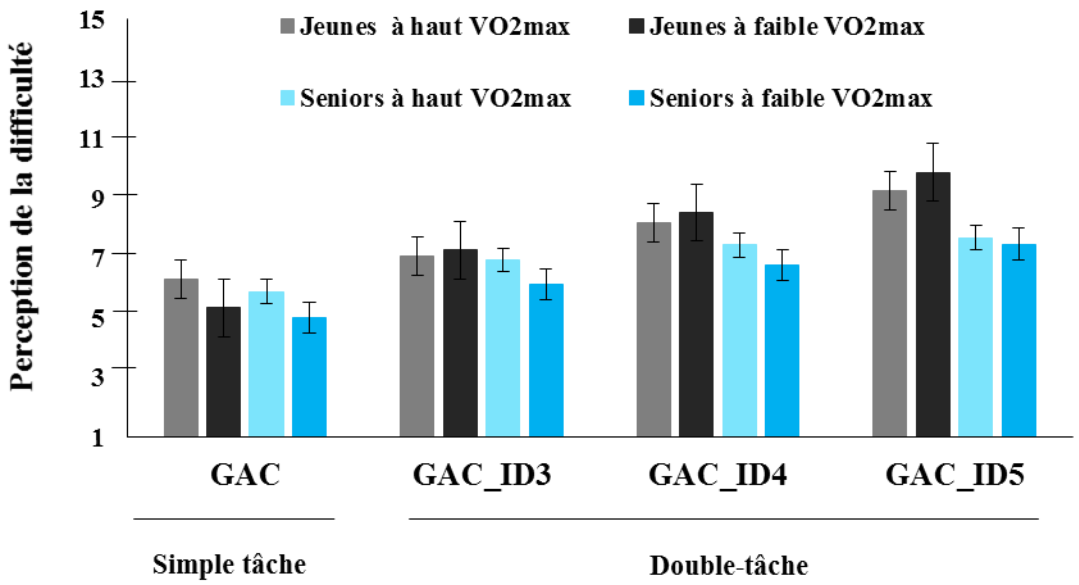


Figure 40 : Evolution de la perception subjective de la difficulté en fonction de la condition, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire lors de la GAC.

Données comportementales

En ce qui concerne les données comportementales, la Manova ne révèle pas d'effet de la condition ni une interaction entre la condition et le groupe et/ou le statut sur le SC, même si l'analyse univariée montre que les jeunes adultes ont un SC significativement plus faible [$F(1,60) = 4.70$; $p = 0.03$; $\eta^2_p = 0.07$] que les seniors (voir Tableau 7).

Tableau 7 : Evolution du SC en fonction de la condition, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire lors de la GAC en simple tâche

		Jeunes adultes		**Seniors**	
		Haut VO_2max	***Faible VO_2max***	***Haut VO_2max***	***Faible VO_2max***
SC	GAC	112.06±105.49	69.87±24.67	145.44±106.01	116.82±84.19
	GAC_ID3	98.06±26.05	83.53±40.06	131.69±85.59	116.59±69.17
	GAC_ID4	89.69±24.52	82.67±24.50	137.81±82.86	113.00±65.22
	GAC_ID5	84.38±19.32	91.27±36.07	142.19±92.57	131.12±83.30

Quant au taux de réussite, la Manova révèle un effet de la condition [$F(3, 58) = 8.92$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.68]. Ce résultat indique que le taux de réussite diminue lors de la double-tâche comparativement à la simple tâche. Le post-hoc montre que le taux de réussite diminue lors de la GAC_ID3 ($p = 0.01$); GAC_ID4 ($p = 0.01$); GAC_ID5 ($p < 0.05$) par rapport à la GAC simple tâche. De la même manière, le taux de réussite diminue significativement lors de la GAC_ID5 par rapport à la GAC_ID3 ($p < 0.05$) et à la GAC_ID4 ($p < 0.05$). En revanche, entre la GAC_ID3 et la GAC_ID4, la diminution n'est pas significative. La Manova a aussi mis en évidence une interaction condition × groupe [$F(3,58) = 3.72$; $p = 0.01$; Wilks′ lambda = 0.83]. Mais lorsque l'on contrôle le niveau d'éducation et l'IMC avec une Mancova, cette interaciton n'est plus significative ($p = 0.16$). L'ensemble des résultats est résumé sur la Figure 41. Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur les données comportementales.

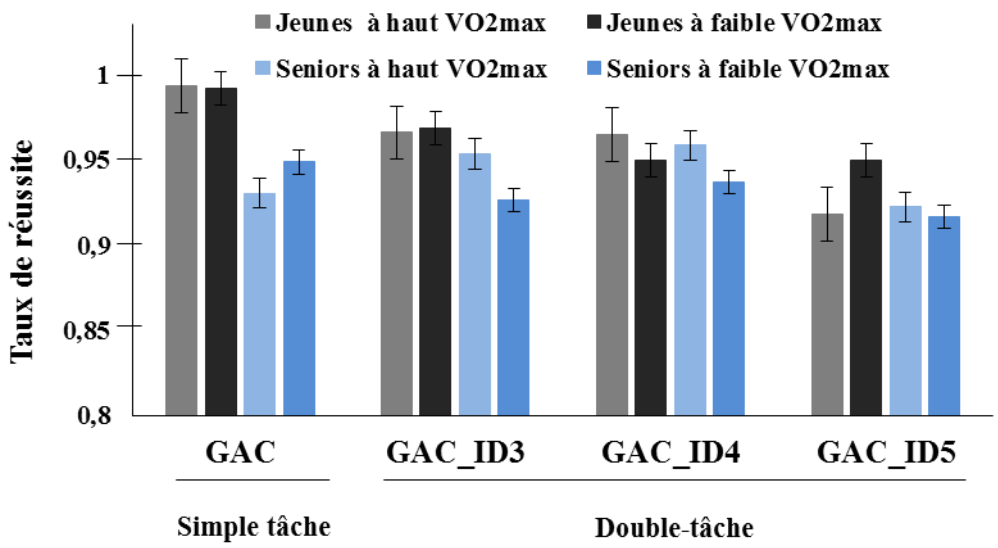


Figure 41 : Evolution du taux de réussite en fonction de la condition, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire lors de la GAC.

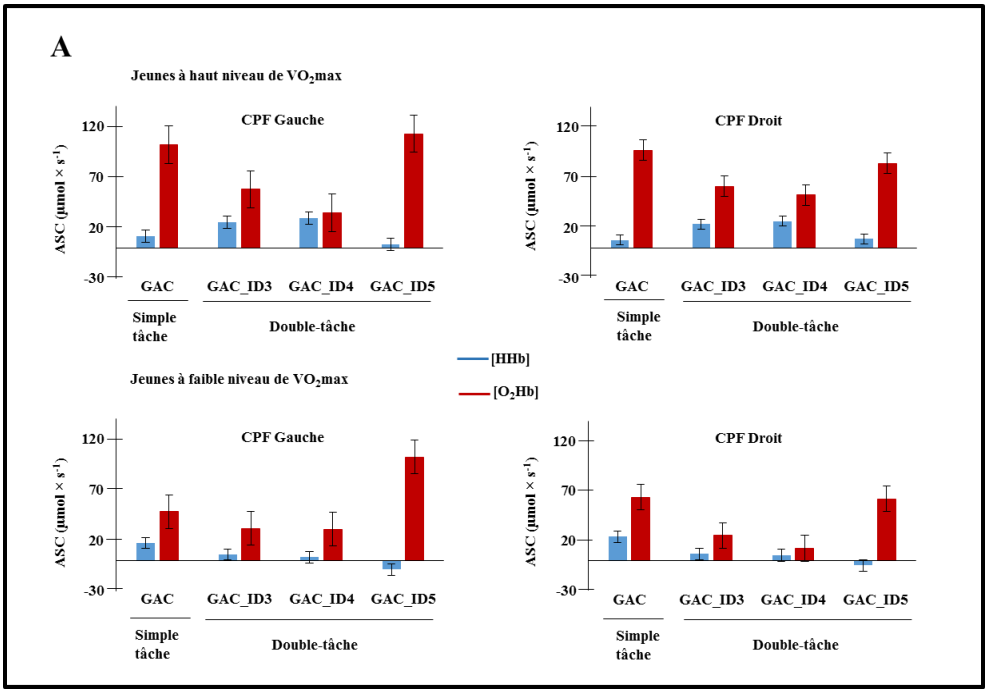
✓ *Données hémodynamiques*

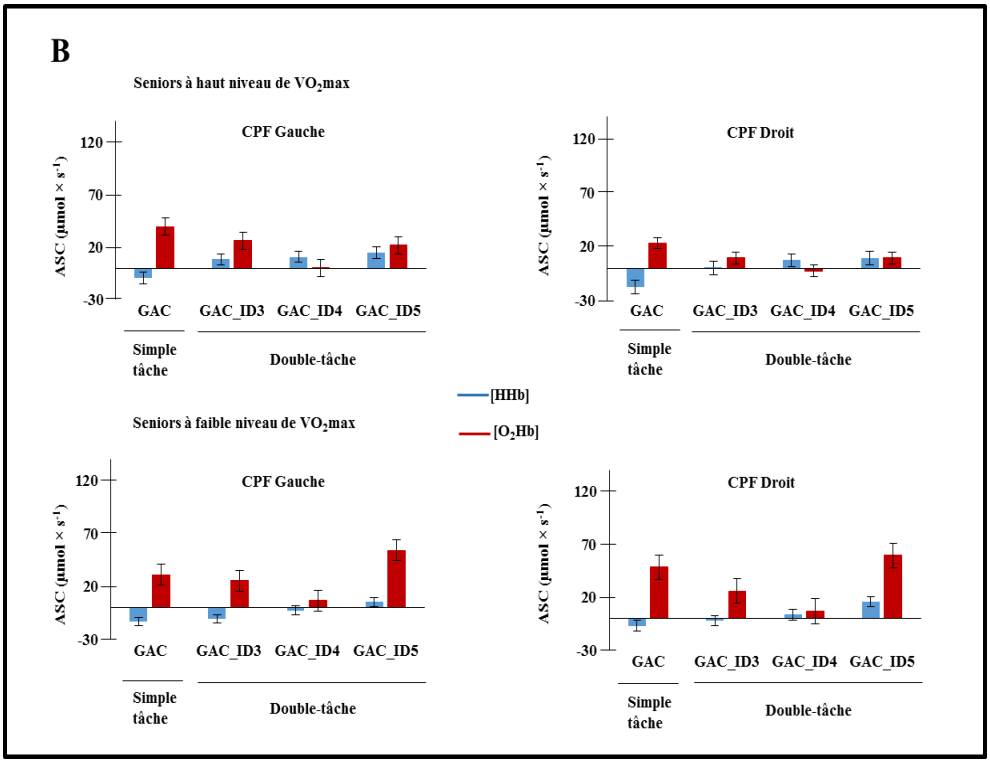
L'analyse corrélationnelle effectuée sur les données hémodynamiques montre une corrélation entre les données du CPFVL et du CPFDL ($r = 0.44 - 0.7$, $p < 0.05$ sur l'hémisphère droit ; $r = 0.41 - 0.79$, $p < 0.05$ sur l'hémisphère gauche). De plus, il n'y a pas d'effet signifcatif du canal sur l'ASC de [O_2Hb] et de [HHb] et nous n'avons pas d'hypothèses particulières implicant les canaux. Partant de ces faits, nous avons donc moyenné les données par hémisphère. Pour analyser les données hémodynamiques une Manova à mesures répétées groupe (jeunes vs. seniors) × statut (haut niveau de VO_2max vs. faible niveau de VO_2max) × condition (GAC vs. GAC_ID3 vs. GAC_ID4 vs. GAC_ID5) × hémisphère (gauche vs. droit) a été effectuée sur l'ASC de [O_2Hb] et de [HHb]. Lorsque le groupe et/ou le statut interagissaient avec la condition et/ou l'hémisphère, une Mancova est réalisée avec le même plan statistique pour contrôler l'éducation et/ou l'IMC.

Les résultats de la Manova sur l'ASC de [O_2Hb] montrent un effet principal de la condition [$F(3, 58) = 7.37$; $p < 0.01$; Wilks′ lambda = 0.72]. Nous avons aussi observé l'interaction condition × hémisphère × groupe [$F(3, 58) = 4.76$; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.8]. La Mancova avec en co-variables le niveau d'éducation et l'IMC montre que cette interaction est toujours significative [$F(3, 57) = 3.87$; $p = 0.013$; Wilks′ lambda = 0.83]. Afin de mieux explorer cette double interaction, nous avons effectué une analyse par groupe. Les résultats montrent une interaction condition × hémisphère significative chez les jeunes

adultes [F(3, 28) = 5.99; $p < 0.05$; Wilks′ lambda = 0.6]. Cette interaction indique que chez les jeunes adultes, l'ASC de [O_2Hb] lors de la double-tâche est significativement plus faible sur les hémisphères gauche et droit lors des conditions GAC_ID3 et GAC_ID4 ($p < 0.05$), par rapport à la condition GAC. Par contre, à la condition GAC_ID5, l'ASC de [O_2Hb] augmente significativement sur l'hémisphère gauche ($p < 0.05$) et non significativement sur l'hémisphère droit ($p = 0.98$) par rapport à la condition GAC. De plus, lors de la condition GAC_ID5, l'ASC de [O_2Hb] est significativement plus importante sur l'hémisphère gauche comparativement à l'hémisphère droit ($p < 0.05$). En revanche, chez les seniors, l'interaction condition × hémisphère n'est pas significative ($p = 0.42$). Ce résultat indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les hémiphères gauche et droit en fonction de la condition chez les seniors en ce qui concerne l'évolution de l'ASC de [O_2Hb].

Quant à l'ASC de [HHb], la Manova montre une interaction condition × groupe [F(3, 58) = 3.62; $p = 0.02$; Wilks′ lambda = 0.84]. Lorsque l'on effectue une Mancova avec en co-variables le niveau d'éducation et l'IMC, cette interaction reste toujours significative [F(3, 57) = 2.91; $p = 0.04$; Wilks′ lambda = 0.86]. L'analyse post-hoc ne révèle aucune différence significative entre les deux conditions (simple tâche vs. Double-tâche) ni entre les jeunes adultes et les seniors. D'une manière générale, l'ASC de [HHb] semble diminuer chez les jeunes adultes à la condition GAC_ID5 par rapport aux autres conditions. Alors que chez les seniors, l'ASC de [HHb] semble augmenter à la condition GAC_ID5 comparativement aux autres conditions. Enfin, que ce soit au niveau de l'ASC de [O_2Hb] ou de [HHb] nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire. L'ensemble des résultas de [O_2Hb] et [HHb] est résumé sur la Figure 42A et B.





***A** : Evolution des paramètres hémodynamiques chez les jeunes adultes à haut niveau de VO_2max et à faible niveau de VO_2max sur les hémisphères gauche et droit en fonction des conditions ; **B** : Evolution des paramètres hémodynamiques chez les seniors à haut niveau de VO_2max et à faible niveau de VO_2max sur les hémisphères gauche et droit en fonction des conditions.*

Figure 42 : Evolution de [O_2Hb] et de [HHb] lors de la réalisation de la GAC en fonction des conditions, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire.

I.3.d. Analyses corrélationnelles

En condition double-tâche, nous avons constaté que l'ASC de [O_2Hb] augmente significativement chez les jeunes adultes particulièrement au niveau de la complexité la plus élevée (GAC_ID5), ce qui n'est pas le cas chez les seniors. Il nous a donc semblé important de regarder s'il existait une relation entre les performances comportementales (TM et SC), la perception subjective de la difficulté et l'ASC de [O_2Hb] chez les jeunes adultes et les seniors. Les résultats de l'analyse corrélationnelle montrent que chez les jeunes adultes, lors la condition GAC_ID5, on observe une corrélation négative ($r = -0.47$; $p = 0.007$) entre le TM et l'ASC de [O_2Hb] du CPF droit. Une corrélation négative s'observe aussi entre le SC et l'ASC de [O_2Hb] du CPF gauche ($r = -0.35$; $p = 0.04$) durant la condition GAC_ID4. Quant à la perception subjective de la difficulté, elle corrèle positivement avec l'ASC de [O_2Hb] du CPF gauche ($r = 0.37$; $p = 0.036$) durant la condition GAC_ID5. Ces résultats montrent que chez les jeunes adultes l'augmentation de l'ASC de [O_2Hb] sur l'hémisphère droit est associée à une amélioration de la performance motrice en condition double-tâche particulièrement à la condition GAC_ID5. En revanche, une augmentation de l'ASC de [O_2Hb] sur l'hémisphère gauche est associée à une amélioration de la performance à la GAC, particulièrement à la condition GAC_ID4. Enfin, l'augmentation de la perception subjective de la difficulté est associée à une augmentation de l'ASC de [O_2Hb] de l'hémisphère gauche lors de la condition GAC_ID5. En ce qui concerne les seniors, nous n'avons observé aucune corrélation entre les performances comportementales et l'ASC de [O_2Hb].

I.4. Discussion

La présente étude a été réalisée pour investiguer les effets de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur la perception subjective de la difficulté, les performances comportementales et surtout l'activité hémodynamique du CPF durant la procédure de la double-tâche. Les résultats obtenus sont discutés en deux points qui concernent l'effet de la double-tâche sur les différents paramètres mesurés et l'absence d'effet de la condition cardiorespiratoire.

I.4.a. Effet de la double-tâche sur la perception subjective de la difficulté

Les résultats de la comparaison de la GAC ou de la tâche de Fitts modifiée (simples tâches) avec la double-tâche montrent que la perception subjective de la difficulté augmente significativement au cours de la double-tâche et ceci en fonction de l'incrémentation de la

complexité. Ce résultat montre que les participants perçoivent la double-tâche comme plus difficile que les simples tâches. Nous avons aussi constaté que les jeunes adultes ont une perception subjective de la difficulté plus grande (8.35 ± 2.33) que les seniors (7.06 ± 2.24) durant la double-tâche. Ce résultat n'est pas en accord avec les résultats des travaux antérieurs qui montrent que la perception subjective de la difficulté augmente avec l'âge (Bar-Or et al., 1972 ; Sidney & Shephard, 1977). Cette divergence proviendrait du fait que nous avons utilisé la double-tâche dans notre étude, alors que dans les études antérieures, les auteurs ont utilisé uniquement une tâche motrice. En somme, nos résultats montrent que l'échelle de Delignières et al. (1994) est sensible à l'incrément de la complexité lors de la double-tâche. Ces résultats viennent complèter les résultats que nous avons déjà obtenus lors de notre première série d'études (Etudes 1A et 1B) où l'échelle de Delignières et al. (1994) a été sensible à l'augmentation de la complexité des tâches exécutives.

I.4.b. Effet de la double-tâche sur les performances comportementales

En ce qui concerne les performances comportementales, contrairement à notre hypothèse, la détérioration de la performance à la tâche secondaire (GAC) durant la double-tâche n'a pas été observée. Par contre, la performance à la tâche primaire n'est pas restée stable. En effet, nous avons constaté que, comparativement à la simple tâche, lors de la double-tâche, les jeunes adultes diminuaient leur TM alors que les seniors augmentaient leur TM dès la condition ID3. Toutefois, comme prédit, nous avons montré que le TM augmentait tandis que le taux de réussite diminuait au fur et à mesure que la complexité était incrementée. La détérioration de la performance de la tâche primaire durant la double-tâche s'expliquerait par le fait que les participants n'ont pas respecté la consigne qui était de prioriser la tâche de Fitts modifiée pour stabiliser leur performance. De manière générale, les résultats semblent montrer que les jeunes adultes ont une bonne gestion de la double-tâche. En effet, leur performance à la tâche secondaire (GAC) ne varie pas significativement durant la double-tâche alors que leur performance à la tâche primaire (tâche de Fitts modifiée) s'améliore lors de la double-tâche, comparativement à la condition simple tâche. Cette amélioration de la performance à la tâche primaire lors de la double-tâche pourrait s'expliquer par l'effet de familiarisation suite à la répétition de la même tâche durant la condition double-tâche. Ainsi, on pourrait se poser la question de savoir si les 20 s de familiarisation de la tâche de Fitts modifiée étaient suffisantes pour stabiliser la performance avant la phase expérimentale réelle. Par contre, les seniors maintiennent leur performance à

la tâche secondaire mais leur performance à la tâche primaire se détériore. Ces résultats peuvent s'interpréter dans le cadre du modèle de partage des capacités (Beauchet & Berrut, 2006). En effet, les jeunes adultes ont été capables de partager leurs ressources attentionnelles pour réaliser convenablement les deux tâches. Par contre, les seniors semblent focaliser leurs ressources attentionnelles sur la GAC, ce qui leur a permis de maintenir leur performance durant la double-tâche. Mais ils ne disposaient plus de ressources attentionnelles pour assurer la tâche de Fitts modifiée, ce qui se traduit par l'augmentation du TM chez eux. Ce résultat est contraire aux résultats de la littérature qui montrent que les seniors donnent la priorité à la tâche motrice au détriment de la tâche cognitive, ce qui induit une détérioration de la tâche cognitive (Albinet et al., 2006). Une explication possible de ce résultat serait qu'une fois dans la condition double-tâche, les seniors, indépendamment de la consigne qui a été donnée, auraient choisi leur tâche prioritaire qui leur semble plus abordable, et y auraient accordé toutes leurs ressources attentionnelles.

I.4.c. Les données hémodynamiques

Quant aux données hémodynamiques, nos résultats ont montré une augmentation significative de l'activité hémodynamique ([O_2Hb]) lors de la double-tâche, particulièrement lors de la condition GAC_ID5 comparativement aux conditions simple tâche (la GAC et la tâche de Fitts modifiée). Cette augmentation s'observe uniquement chez les jeunes adultes sur le CPF gauche et corrèle avec la perception subjective de la difficulté. Une explication possible de ce résultat serait que les jeunes adultes investiraient probablement plus d'efforts, ce qui induirait l'augmentation de l'activité hémodynamique sur le CPF gauche. Ce résultat montre que les jeunes adultes inclus dans notre étude sont capables de solliciter d'une manière importante le CPF durant une condition de double-tâche extrêmement complexe contrairement aux seniors. Ce résultat est en accord avec les travaux de Beurskens et al. (2014) qui ont montré une activité hémodynamique du CPF plus importante chez les jeunes adultes comparativement aux seniors lors de la procédure de la double-tâche impliquant la marche comme tâche motrice. Ainsi, le résultat de ces auteurs pourrait être étendu sur la procédure de double-tâche impliquant une tâche motrice fine. Cette différence entre les jeunes adultes et les seniors au niveau hémodynamique est en accord avec les travaux antérieurs (Fabiani et al., 2014 ; Hock et al., 1995). Cet effet de l'âge s'expliquerait par le fait qu'avec l'avancée de l'âge, le CNV devient moins efficace comme l'avaient observé Fabiani et al. (2014). Toutefois nous n'avons pas obtenu d'augmentation de l'activité

hémodynamique durant la complexité GAC_ID4 par rapport à la complexité GAC_ID3. Ce résultat pourrait s'expliquer dans le cadre de l'hypothèse de la redistribution des ressources (Beurskens et al., 2014; Lin & Lin, 2016). En effet, les participants utiliseraient d'autres aires cérébrales (l'aire motrice supplémentaire, l'aire motrice) au cours de la condition de double-tâche à faible complexité, et ne solliciteraient le CPF que lorsque la double-tâche devient plus ardue. Mais dans notre étude nous n'avons pas pu suivre l'évolution hémodynamique de ces aires cérébrales pouvant être impliquées dans la procédure de la double-tâche afin de mieux cerner la synergie entre ces différentes aires. Enfin, nos résultats montrent que chez les jeunes adultes, lors de la double-tâche avec une grande complexité, l'augmentation de [O_2Hb] sur l'hémisphère droit est corrélée une réduction du TM et donc à une amélioration de la performance. De même, une augmentation de l'ASC de [O_2Hb] sur l'hémisphère gauche est associée à une amélioration de la performance à la GAC, lors d'une complexité moyenne. Par contre, toujours chez les jeunes adultes, nous n'avons pas obtenu de relation entre l'augmentation de [O_2Hb] sur l'hémisphère gauche et la performance comportementale. Or, c'est sur cet hémisphère que nous avons constaté une augmentation significative de [O_2Hb]. En somme, l'ensemble des résultats montre qu'il existerait des relations entre la perception subjective de la difficulté, la performance comportementale et l'activité hémodynamique du CPF, surtout lorsque la tâche réalisée est complexe.

I.4.d. Absence de l'effet de la condition physique cardiorespiratoire

Dans la présente étude, l'un des principaux objectifs était de mettre en évidence l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la perception subjective de la difficulté, la performance comportementale et surtout l'activité hémodynamique. Les résultats de notre étude montrent que l'effet de la condition physique cardiorespiratoire n'a été mis en évidence sur aucun des différents paramètres pris en compte dans notre étude. Cette absence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire pourrait s'expliquer par plusieurs raisons. L'une des raisons serait que dans notre étude, nous avons constitué nos groupes haut et faible niveaux de VO_2max en nous servant de l'échelle qui a été validée par Jackson et al. (1990). Toutefois cette échelle est subjective et il se pourrait que nos participants qui se retrouvaient dans le groupe à haut niveau de VO_2max aient surestimé leur niveau de condition physique cardiorespiratoire, ou bien que ceux qui se trouvaient dans le groupe faible niveau de VO_2max aient sous-estimé leur niveau de condition physique cardiorespiratoire. Ainsi, même si cette échelle a été utilisée dans d'autres études pour déterminer le niveau de la

condition physique cardiorespiratoire (Boucard et al., 2012 ; Canivet et al., 2015), elle ne nous a pas permis de valider nos hypothèses en ce qui concerne la condition physique cardiorespiratoire. Dans de futurs travaux, il serait intéressant de prendre en compte cette limite, et de mesurer la condition physique cardiorespiratoire avec des tests de terrain ou de laboratoire, certainement plus sensibles, afin d'examiner l'effet de cette dernière sur la perception subjective de la difficulté, la performance comportementale et l'activité hémodynamique durant la procédure de double-tâche. Une autre raison pourrait être que la tâche de Fitts modifiée qui a été utilisée dans cette étude, ne serait pas influencée par la condition physique cardiorespiratoire mais plutôt par la condition physique sensorimotrice. En effet, la condition physique sensorimotrice est mesurée par plusieurs tests (voir Chapitre 2 - Partie 1 - III.2). Dans le cadre de notre étude nous avons utilisé deux de ces tests, ce qui n'a pas été suffisant pour catégoriser nos participants en fonction de la condition physique sensorimotrice. De plus, sur ces deux tests (la dextérité et la force manuelle), les différents groupes ne se différenciaient pas significativement (voir Tableau 6). Il serait donc intéressant d'examiner dans des études ultérieures, l'effet de la condition physique sensorimotrice sur les performances de la tâche de Fitts modifiée en simple tâche et en double-tâche. En effet, la condition physique sensorimotrice sera une mesure composite qui comportera des tests de souplesse, d'agilité, d'équilibre et de coordination motrice fine (Voelcker-Rehage et al., 2010 ; Voelcker-Rehage & Niemann, 2013). De plus, le fait que nous n'ayons pas examiné les autres aires cérébrales pouvant être impliquées dans la réalisation de la tâche motrice pourrait nous empêcher d'observer des différences au plan hémodynamique en fonction de la condition physique cardiorespiratoire, s'il en existait sur ces aires cérébrales. En effet, en utilisant l'IRMf, Van Impe et al. (2011) ont montré que durant une tâche motrice qui consiste à dessiner un cercle, il y a une activation au niveau de l'aire motrice supplémentaire, l'aire sensorimotrice et l'aire pré-motrice. Ainsi, l'exploration de ces aires durant le même protocole pourrait permettre de mettre potentiellement en évidence l'effet de la condition physique cardiorespiratoire.

I.5. Conclusion

En conclusion, les résultats de cette étude transversale montrent que la perception subjective de la difficulté est plus elévée lors de la double-tâche par rapport aux simples tâches. Sur le plan comportemental, nous avons observé que la performance à la GAC est restée stable chez les jeunes adultes ainsi que chez les seniors entre la simple tâche et la double-tâche. En revanche, la performance à la tâche de Fitts modifiée s'améliore chez les jeunes adultes (TM plus courts) lors de la double-tâche, tandis que la performance des seniors se déteriore (TM plus longs). En ce qui concerne l'activité hémodynamique, les jeunes adultes ont une activité hémodynamique du CPF plus importante comparativement aux seniors durant la double-tâche particulièrement lors de la complexité ID5. Toutefois, nous n'avons pas pu mettre en évidence l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur les différents paramètres. Nos résultats suggèrent, d'une part, que l'échelle de perception subjective de la difficulté pourrait être utilisée lors de la procédure de la double-tâche pour examiner la complexité ; d'autre part, que la SPIR est un outil qui peut être utilisé dans la procédure de la double-tâche pour suivre l'évolution de l'activité hémodynamique.

A retenir

La comparaison entre les conditions simples tâches (la GAC et la tâche de Fitts modifiée) et la condition double-tâche des données subjectives, comportementales et hémodynamiques montre les résultats suivants :

- Au niveau de la perception subjective de la difficulté, nous avons démontré qu'elle est plus elévée lors de la double-tâche par rapport aux simples tâches. Par contre, contrairement à notre hypothèse, ce sont les jeunes adultes qui ont une perception subjective de la difficulté plus élevée.

- Au niveau des données comportementales, contrairement à notre hypothèse, la détérioration de la performance comportementale de la tâche secondaire n'a pas été observée chez les jeunes adultes ni chez les seniors lors de la double-tâche. Ce résultat s'expliquerait par le fait que les participants n'ont pas respecté la consigne qui était de prioriser la tâche de Fitts modifiée.

- Au niveau hémodynamique, en accord avec notre hypothèse, l'activité hémodynamique du CPF augmente durant la double-tâche et uniquement lors de la GAC_ID5 comparativement à la GAC et à la tâche de Fitts modifiée chez les jeunes adultes, et cettte augmentation est plus importante sur le CPF gauche. Par contre, chez les seniors aucune augmentation significative de l'activité hémodynamique n'a été observée lors de la double-tâche par rapport à la GAC et la tâche de Fitts modifiée.

- Enfin, contrairement à toutes nos hypothèses, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur les données subjectives, comportementales et hémodynamiques lors des simples tâches ni lors de la double-tâche. Cette absence de résultat pouvait être due à l'utilisation de l'échelle de Jackson pour estimer la VO_2max. En effet, comme cette échelle est subjective, elle pourrait surestimer ou sous-estimer la condition physique cardiorespiratoire.

Chapitre 6

Synthèse

Partie 1 - Discussion générale des travaux expérimentaux

Un faisceau d'arguments montre que la pratique de l'exercice physique est un des moyens permettant de nos jours de réduire le déclin des fonctions exécutives qui s'opère avec le vieillissement (Audiffren et al., 2011 ; Colcombe & Kramer, 2003 ; Erickson et al., 2015 ; Netz, Dwolatzky, Zinker, Argov, & Agmon, 2011). L'une des hypothèses explicatives des effets prophylactiques de l'exercice physique est l'hypothèse cardiorespiratoire (Dustman et al., 1984 ; Hillman et al., 2008). De récentes études transversales, en utilisant la SPIR, ont apporté des supports empiriques à cette hypothèse cardiorespiratoire (Albinet et al., 2014 ; Dupuy et al., 2015).

Dans le cadre de ce travail de recherche, nos objectifs étaient dans un premier temps, de s'assurer que la SPIR est un outil capable de discriminer au niveau cérébral l'augmentation de la charge mentale de tâches exécutives, qui sollicitent respectivement la mise à jour de la mémoire de travail et l'inhibition (Etude 1A). Dans un deuxième temps, il était question d'explorer les effets de la condition physique cardiorespiratoire et de l'âge sur l'évolution des performances comportementales, de la perception subjective de la difficulté et de l'activité hémodynamique du CPF au cours d'une tâche exécutive avec trois niveaux de complexité. Le but était d'apporter un argument supplémentaire à l'hypothèse cardiorespiratoire, mais aussi d'explorer les possibles effets de la condition physique cardiorespiratoire sur le modèle CRUNCH (Etude 1B). Enfin, dans un troisième temps, nous avions voulu de manière anologue à l'étude 1B, explorer les effets de la condition physique cardiorespiratoire et de l'âge sur l'évolution des performances comportementales, de la perception subjective de la difficulté et de l'activité hémodynamique du CPF durant la procédure de double-tâche. Le but était de voir si l'hypothèse cardiorespiratoire pourrait se généraliser sur la procédure de la double-tâche impliquant du contrôle exécutif et du contrôle moteur (Etude 2).

A la suite des différents résultats obtenus, il nous a semblé indispensable d'articuler notre discussion générale autour de trois points majeurs. D'abord nous aborderons les méthodes d'analyse utilisées dans nos travaux pour traiter les signaux de la SPIR ainsi que la sensibilité des signaux de la SPIR à la complexité des tâches utilisées dans le cadre de nos études. Ensuite, nous discuterons des effets de l'âge sur la performance comportementale, la perception subjective de la difficulté et l'activité hémodynamique. Et enfin, les impacts de

la condition physique cardiorespiratoire sur les effets délétères de l'âge seront débattus au regard des résultats des travaux antérieurs.

Les signaux de la SPIR : Méthodes d'analyse et sensibilité à la complexité des tâches exécutives

Au nombre des différentes méthodes d'analyse exposées dans le Chapitre 3 - Partie 2, nous avions utilisé la méthode de l'ASC dans les études 1A et 2 et la méthode de la fenêtre autour du pic dans l'étude 1B, pour traiter les signaux hémodynamiques. L'utilisation de ces deux méthodes se justifiait par le fait qu'elles ont été déjà utilisées dans des travaux antérieurs, qui ont montré que ces dernières sont des méthodes capables de déterminer l'activité hémodynamique (Gagnon et al., 2012 ; Limongi et al., 2009 ; Watanabe et al., 2008). De plus, ces deux méthodes se sont révélées les plus sensibles à l'évolution des signaux hémodynamiques lors de nos travaux. Toutefois, le fait de ne pas utiliser une seule méthode pour analyser les signaux hémodynamiques de l'ensemble de nos travaux a induit une différence dans les résultats des études 1A et 1B qui pourraient paraître contradictoires. En effet, lors de l'étude 1A nous avions observé un effet principal du canal sur l'activité hémodynamique ([O_2Hb]), qui montrait que durant la tâche n-back l'activité hémodynamique était significativement plus importante sur le CPFVL comparativement au CPFDL. Par contre, lors de l'étude 1B, cet effet du canal n'avait plus été observé, ce qui nous avait amené à moyenner les signaux des différents canaux avant d'effectuer les traitements statistiques. Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que les deux méthodes utilisées dans ces deux études ne prenaient pas en compte la même durée de la fenêtre d'activation. En effet, la méthode de l'ASC prenait en compte l'intégralité de la fenêtre d'activation (140 s) alors que la méthode de la fenêtre autour du pic prenait en compte une partie (20 s) de la fenêtre d'activation (140 s). Cette différence entre les deux méthodes serait probablement l'explication la plus plausible de la non significativité de l'effet du canal dans l'étude 1B. Nous suggérons que de futures études se penchent sur la dynamique d'évolution du signal hémodynamique dans le temps, afin de pouvoir établir le lien entre le décours temporel et l'amplitude du signal.

Un autre résultat important était que nous avions démontré sur l'ensemble de nos travaux, que la [O_2Hb] était sensible à la complexité, et donc augmentait significativement au fur et à mesure que la complexité de la tâche était incrémentée. Mais en ce qui concerne la [HHb], cet effet de la complexité n'est pas systématique. A travers les résultats de notre

étude 1A nous avions constaté que durant la n-back et la GAC, l'effet de la complexité ne s'observait que lors de la n-back, uniquement entre la 1-back et la 2-back où la [HHb] diminuait significativement. Cette forte sensibilité de la [O_2Hb] par rapport à la [HHb] suite à l'incrémentation de la complexité des tâches exécutives, s'accorde avec les résultats de Hoshi et al. (2001) et Hoshi (2005) qui ont montré que l'indicateur le plus sensible aux changements du DSCR est la [O_2Hb]. En effet, pour ces auteurs les changements de la [O_2Hb] étaient directement liés aux changements du DSCR au niveau des artères tandis que les changements de la [HHb] étaient plus liés aux changements du volume sanguin au niveau des veines. L'augmentation paramétrique de la complexité des tâches exécutives induirait donc un changement du DSCR précisément au niveau du CPF, ce qui expliquerait la sensibilité de la [O_2Hb] lors de nos différents travaux. En dehors de l'étude 1A, la forte sensibilité de la [O_2Hb] avait été également observée dans les études 1B et 2.

L'ensemble de ces résultats, nous amène à suggérer que dans des travaux futurs, qui utiliseraient le même matériel que celui de notre thèse (le système d'oxymétrie à ondes continue Oxymon), la [O_2Hb] devrait être l'indicateur principal sur lequel on se baserait pour faire des interprétations. Même si toutefois, il reste indispensable de rapporter aussi la [HHb] et la [HbT], pour une compréhension globale de l'évolution de l'activité hémodynamique.

Les effets délétères de l'âge sur la performance comportementale

A travers notre étude 1B, nous avions démontré tout d'abord qu'à perception subjective de difficulté égale, la fonction de mise à jour de la mémoire de travail déclinait avec l'âge. Ce résultat valide notre hypothèse qui propose un effet délétère de l'âge sur la performance comportementale lors de la tâche n-back. De surcroit, ce déclin est plus marqué lorsque la tâche exécutive devient complexe. Nos résultats comportementaux observés dans cette étude, dans laquelle nous avons utilisé particulièrement la tâche n-back à trois niveaux de complexité, confirment les prédictions du modèle CRUNCH. En effet, ce modèle neurophysiologique suggèrait que durant une tâche à plusieurs niveaux de complexité, les performances comportementales vont décliner en fonction de la complexité ; et que cette détérioration serait plus marquée chez les seniors dans les conditions plus complexes (Reuter-Lorenz & Cappell, 2008). Même si dans le modèle CRUNCH, il n'est pas précisé explicitement qu'il faut utiliser une tâche exécutive à trois niveaux de complexité, les résultats de notre étude sur le plan comportemental corroborent parfaitement les prédictions de ce modèle. Nos résultats comportementaux sont également en accord avec d'autres

travaux qui ont aussi utilisé la tâche n-back (Mattay et al., 2006 ; Nagel et al., 2011; Vermeij et al., 2016) et apportent ainsi une preuve supplémentaire de l'effet délétère de l'âge sur la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. Dans le cadre du modèle CRUNCH, cet effet délétère de l'âge s'expliquerait par le fait que durant la tâche cognitive complexe, les seniors atteignaient un plafond de ressources, ce qui induisait un traitement insuffisant qui va réduire les performances comportementales.

Dans l'étude 2, nos résultats ont montré que nos participants auraient rédéfini la consigne qui leur a été donnée. C'est-à-dire qu'ils avaient priorisé la GAC au lieu de la tâche de Fitts modifiée. Nous avions constaté que durant la double-tâche, les jeunes adultes amélioraient leur performance en réduisant leur TM tandis que les seniors allongaient leur TM. Or selon notre prédiction, la performance de la tâche de Fitts modifiée devrait être stable puisque cette tâche est la tâche primaire. De plus, les jeunes adultes ainsi que les seniors avaient stabilisé leurs performances durant la GAC, performances qui devraient normalement se détériorer pour refléter le coût attentionnel de la tâche de Fitts modifiée. Malgré ce non respect de la consigne de double-tâche, les résultats mettent en exergue la capacité des jeunes adultes à pouvoir mieux gérer une situation de double-tâche contrairement aux seniors. La difficulté de réalisation des seniors face à la double-tâche avait été déjà soulignée par des travaux antérieurs (Albinet et al., 2006 ; Fraser et al. 2010). Le non respect de la consigne qui a amené les participants à prioriser la tâche cognitive (GAC) est contraire à l'étude d'Albinet et al. (2006) qui avait utilisé un protocole similaire au protocole de notre étude 2. Dans leur étude, Albinet et al. (2006) avaient montré que les participants avaient donné la priorité à la tâche de Fitts modifiée, durant laquelle ils devaient effectuer des mouvements de pointage, ce qui avait détérioré leur performance à la tâche GAC. La divergence entre nos résultats et ceux d'Albinet et al. (2006), s'expliquerait, comme nous l'avions proposé dans la discussion de l'étude 2, par le fait qu'entre les deux tâches qui composaient la procédure de la double-tâche, nos participants aient choisi la tâche qui leur paraissait plus abordable et y avaient consacré toutes leurs ressources attentionnelles. On aurait dû juguler cette situation dans le cadre de notre étude 2 en demandant aux participants à la fin de chaque condition de double-tâche de préciser la tâche qu'ils avaient priorisée. En dépit de ce résultat contraire à la littérature, l'ensemble de nos résultats suggèrent que l'avancée de l'âge impacterait négativement la performance à la mise à jour de la mémoire de travail et, dans une certaine mesure, la performance à la gestion de la double-tâche.

Les effets délétères de l'âge sur l'activité hémodynamique

Au cours de nos études 1B et 2, durant lesquelles nous avions exploré l'effet de l'âge sur l'activité hémodynamique du CPF, nous avions observé des résultats concluants. Nous avions constaté que les jeunes adultes avaient une activité hémodynamique du CPF plus importante que les seniors durant la tâche de mise à jour de la mémoire de travail (n-back) et la double-tâche. Ce résultat supporte notre hypothèse et est en accord avec les résultats de la littérature qui montrent un effet délétère de l'âge sur l'activité hémodynamique. Cet effet néfaste de l'âge sur l'activité hémodynamique serait dû à deux hypothèses proposées par Hock et al. (1995), que les résultats de nos travaux ne permettent pas de vérifier. La première hypothèse est l'altération du CNV avec l'avancée de l'âge. La seconde hypothèse est l'activation d'autres aires cérébrales qui ne sont pas directement impliquées dans la tâche utilisée. En dehors de ces deux hypothèses, qui peuvaient être à la base de la forte activité hémodynamique chez les jeunes adultes par rapport aux seniors, nos résultats, précisément ceux de l'étude 2, semblent indiquer que cette forte activité hémodynamique observée chez les jeunes adultes serait liée à la perception subjective de la difficulté. En effet, il semble que les jeunes adultes inclus dans notre étude 2 investissaient plus d'efforts mentaux lorsqu'ils percevaient la tâche plus complexe. Ceci pourrait expliquer l'augmentation de l'activité hémodynamique au niveau du CPF. Des études futures seraient nécessaires pour comprendre davantage la relation entre l'activité hémodynamique et la perception subjective de la difficulté.

Un autre point important à souligner dans cette partie est que la différence entre les jeunes adultes et les seniors était influencée par la complexité de la tâche. En effet, durant la n-back dans l'étude 1B, l'activité hémodynamique chez les jeunes adultes était minimale lors de la 1-back et augmentait significativement lors de la 2-back avant de se bilatéraliser sur la 3-back. Par contre, chez les seniors, l'activité hémodynamique était plus importante à la 1-back par rapport aux jeunes adultes et augmentait en fonction de la complexité sur les deux hémisphères de manière équivalente durant la 2-back et la 3-back. Dans l'étude 2, la différence entre les jeunes adultes et les seniors a été observée lors de la double-tâche, particulièrement lors de la complexité ID5. L'ensemble de ces résultats valident notre hypothèse qui stipule que l'évolution de l'activité hémodynamique est influencée par la complexité de la tâche effectuée.

En somme, nos résultats confirment les effets délétères de l'âge sur l'activité hémodynamique du CPF durant des tâches exécutives en simple tâche ou en double-tâche. Cette augmentation significative de l'activité hémodynamique dans les conditions complexes chez les jeunes adultes montre que ces derniers sont capables de solliciter fortement le CPF dans la réalisation des tâches complexes, ce qui les aiderait à bien performer contrairement aux seniors.

Les effets prophylactiques de la condition physique cardiorespiratoire

La comparaison de seniors à haut et à faible niveau de VO_2max dans l'étude 1B nous avait permis de mettre en évidence l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur les données comportementales, particulièrement sur la précision lors de la n-back. En effet, les seniors à haut niveau de VO_2max ont été plus précis lors de la 3-back. Un autre résultat de nos travaux, est que l'activité hémodynamique des seniors à haut niveau de VO_2max augmentait en fonction de la complexité de la tâche, ce qui n'était pas le cas des seniors à faible niveau de VO_2max. Nos résultats montraient aussi que la performance comportementale (Score A′ de précision) corrélait positivement avec l'activité hémodynamique chez les seniors à haut niveau de VO_2max. Ce résultat implique que seuls les seniors ayant une bonne condition physique cardiorespiratoire, voient évoluer dans un même sens l'activité hémodynamique du CPF et leurs performances comportementales durant la n-back. Cet effet prophylactique de la condition physique cardiorespiratoire sur la relation entre [O_2Hb] et la performance comportementale pourrait s'expliquer par une action conjointe des mécanismes que nous avions développés dans le Chapitre 2 - Partie 2 - II, à savoir l'angiogenèse, la plasticité vasculaire et l'amélioration de la santé vasculaire générale.

Nous avions aussi espéré observer cet effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la performance comportementale et l'activité hémodynamique durant la procédure de la double-tâche. Mais l'effet de la condition physique cardiorespiratoire n'a pas été significatif. Nous pensons que cette absence de résultat au plan comportemental serait due à la différence méthodologique qui existe entre notre étude et les études qui ont exploré l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la procédure de la double-tâche. En effet, ces travaux ont utilisé la marche comme tâche motrice ; et le programme d'entraînement était composé d'activités comme la marche, des exercices d'équilibre, des exercices de renforcement musculaire, des étirements et de la coordination qui pourraient favoriser la marche (Plummer et al., 2015). La tâche motrice utilisée dans notre étude est

une tâche motrice fine qui solliciterait peut-être plus la condition physique sensorimotrice que la condition physique cardiorespiratoire. En nous basant sur les travaux antérieurs (Voelcker-Rehage et al., 2010 ; Voelcker-Rehage & Niemann, 2013) qui ont précisé comment mesurer la condition physique sensorimotrice, nous avons reconstitué nos groupes de jeunes adultes et de seniors en prenant en compte la dextérité et la force manuelle pour explorer cet effet de la condition physique sensorimotrice. Comme pour la condition physique cardiorespiratoire, nous n'avions pas obtenu de résultats significatifs. L'absence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire s'expliquerait par le fait que l'échelle de Jackson et al. (1990) dont on s'est servi pour estimer la condition physique cardiorespiratoire n'aurait pas permis de bien discriminer nos participants.

Au niveau hémodynamique, en nous basant sur le fait qu'avec l'avancée de l'âge, les seniors activent davantage les aires cérébrales antérieures pour compenser la réduction des activations des aires postérieures (Grady et al, 1994), nous avions espéré observer l'effet de la condition physique cardiorespiratoire au niveau du CPF. Nos résultats n'ont pas validé cet effet de la condition physique cardiorespiratoire sur l'activité hémodynamique. En dehors du fait que les participants ne seraient pas bien discriminés, l'absence de l'effet de la condition physique cardiorespiratoire s'expliquerait par le fait que nous n'avions pas examiné l'activité hémodynamique d'autres aires cérébrales (particulièrement les aires motrices) qui seraient sollicitées lors de la tâche motrice fine. Dans les études futures il serait plus judicieux de déterminer la condition physique cardiorespiratoire des participants en utilisant un des tests de terrain présentés dans le Chapitre 2 - Partie 1 - II2.

En somme, nos résultats montrent qu'avec l'avancée de l'âge, les seniors ayant une bonne condition physique cardiorespiratoire montrent une forte activité hémodynamique du CPF durant la tâche n-back. De plus, cette forte activité hémodynamique corrèle avec la performance comportementale. Mais cette relation entre l'activité hémodynamique et la performance comportementale n'a pas été observée durant la procédure de la double-tâche chez les participants avec une bonne condition physique cardiorespiratoire.

Partie 2 - Apports et limites

Apports

L'ensemble des travaux effectués dans la présente thèse, a permis d'obtenir des résultats qui peuvent servir à l'amélioration des connaissances dans le domaine des effets de l'exercice physique sur le vieillissement. Plus particulièrement, dans la compréhension des mécanismes neurophysiologiques qui sous-tendent ces effets bénéfiques de l'exercice. L'une des originalités de notre travail est le caractère pluridisciplinaire de nos protocoles expérimentaux, qui nous a permis d'observer l'évolution de la perception subjective de la difficulté, des performances comportementales et surtout de l'activité hémodynamique du CPF qui est l'un des cortex qui subit très tôt les effets délétères du vieillissement. L'un des apports de nos travaux est que nous avons démontré que le style de vie actif pourrait contrecarrer le déclin de la performance exécutive chez les seniors durant une tâche exécutive complexe, qui mesure la mise à jour de la mémoire de travail. Un autre apport de notre thèse est que l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur la performance exécutive semblerait dépendre des processus exécutifs examinés. En effet, dans nos travaux, cet effet bénéfique a été démontré pour la mise à jour de la mémoire de travail mais pas pour la gestion de la double-tâche. Des études complémentaires semblent nécessaires, pour confirmer et mieux comprendre ces divergences.

En plus de ces deux apports majeurs, nos travaux ont également apporté des preuves supplémentaires de l'effet du vieillissement sur les fonctions exécutives. Ainsi, nos travaux s'insèrent sur le plan méthodologique dans la lignée des travaux qui suggèrent que la SPIR reste de nos jours une technique prometteuse capable de mesurer l'activité hémodynamique cérébrale et même de caractériser cette dernière en fonction du niveau de complexité de la tâche à effectuer. En effet, nos travaux ont démontré que la [O_2Hb] semble être plus sensible à l'incrémentation de la complexité que la [HHb].

Les résultats de la perception subjective de la difficulté dans les différentes études menées au cours de notre travail convergent et montrent que l'échelle de Delignières et al. (1994) est une échelle qui est en mesure de discriminer le niveau de complexité de tâches exécutives, et également le niveau de complexité entre simple tâche et double-tâche dans la procédure de la double-tâche. De plus, cette perception subjective de la difficulté, mesurée

avec l'echelle de Delignières et al. (1994), a des liens avec la performance comportementale durant la n-back lors de l'étude 1A. En effet, la perception subjective de la difficulté corrèle positivement avec le TR et négativement avec le score A′. Lors de l'étude 2, la perception subjective de la difficulté est en lien avec la forte activité hémodynamique observée chez les jeunes adultes sur l'hémisphère gauche. En somme, ces résultats observés au niveau de la perception subjective de la difficulté, montrent les prémices des relations qui peuvent exister entre la perception subjective de la difficulté, la performance comportementale et l'activité hémodynamique. A ce niveau, la relation qu'on espérait observer particulièrement entre la perception subjective de la difficulté et l'activité hémodynamique n'est pas aussi claire. Il conviendrait de poursuivre les recherches pour investiguer davantage cette relation en examinant la relation entre la perception subjective de la difficulté qui sera mesurée cette fois-ci de manière objective et l'activité hémodynamique cérébrale.

Limites

Nonobstant les apports de nos différents travaux, quelques limites méritent d'être soulevées. L'une des premières limitations de nos travaux est liée à l'appareil SPIR utilisé dans nos différents protocoles expérimentaux. Dans le cadre de notre thèse, nous avons utilisé l'Oxymon MKIII (Artinis, Pays Bas) pour mesurer les changements relatifs de [O_2Hb] et de [HHb]. La mesure de ces changements relatifs se base sur la loi modifiée de Beer-Lambert qui nécessite un facteur de correction appelé DPF[6]. Ce facteur calculé par l'oxymon MKIII est valable pour une population de 17 - 50 ans et est de 6.61 pour les 50 ans. Cette valeur de DPF a été donc utilisée par défaut pour nos participants seniors qui ont plus de 60 ans. De plus, nous n'avons pas examiné l'ensemble de l'activité hémodynamique cérébrale durant nos travaux. Lors de nos différentes études, nous avions examiné l'activité hémodynamique seulement au niveau du CPF. Or les différentes tâches utilisées dans nos travaux solliciteraient d'autres aires cérébrales. En effet, les travaux ayant examiné le réseau neuronal impliqué dans la fonction de mise à jour de la mémoire de travail, ont montré que ce réseau comporte en plus du CPF d'autres aires dans les régions pariétales (Turner & Spreng, 2012). En revanche, durant la procédure de la double-tâche, l'étude de Van Impe et

[6] Le DPF vient de l'anglais 'differential pathlength factor' et est appélé en francais le 'facteur correcteur du trajet différentiel'. Comme le tissu vivant est un diffuseur medium, les photons de lumière qui y penètrent, subissent des déviations. Ces déviations modifient la trajectoire normale que devraient suivre les photons de la lumière. Le DPF permet donc de corriger la trajectoire des photons en divisant la distance moyenne parcourue par ces derniers par la distance qui sépare l'entrée et la sortie des photons dans le tissu vivant (Mandrick, 2013a).

al. (2011) a montré l'activation d'autres aires cérébrales comme l'aire sensorimotrice, l'aire motrice supplémentaire, les lobes pariétaux, l'aire pré motrice. Ainsi, la non-investigation de l'activité hémodynamique au niveau de ces aires nous empêche de caractériser et d'interpréter d'une manière globale l'activité hémodynamique cérébrale. Les résultats obtenus dans nos différentes études, ne concernent donc que le CPF, qui toutefois est fortement impliqué dans les tâches utilisées durant notre thèse.

Un autre point de limitation est que les études présentées dans cette thèse, sont des études transversales et donc ne permettent pas d'établir directement le lien de causalité entre le niveau de la condition physique cardiorespiratoire, l'activité hémodynamique du CPF et les performances exécutives. Néanmoins, ces études transversales sont importantes pour caractériser dans un premier temps, l'évolution des données comportementales et hémodynamiques en fonction de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire. Il parait cependant important d'effectuer des études interventionnelles pour confirmer les effets bénéfiques de la condition physique cardiorespiratoire sur les données comportementales et hémodynamiques.

Dans nos différents travaux, nous n'avons pas pu séparer l'apport extra cortical de nos signaux de la SPIR. Il serait donc important de tenir compte des apports extra corticaux dans les futures études. Enfin, dans l'étude 1B, nous avons utilisé un seul groupe contrôle constitué de jeunes adultes à haut niveau de VO_2max. L'absence de groupe contrôle composé de jeunes adultes à faible niveau de VO_2max nous a empêché de tester l'effet combiné de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire.

Partie 3 : Perspectives

Perspectives

L'ensemble des résultats obtenus au cours de nos différents travaux laisse présager des perspectives à moyen et long terme dans le cadre de la thématique de recherche 'Vieillissement cognitif, exercice physique et activité hémodynamique' que nous avons abordée dans ce travail de thèse. Sur la base des résultats que nous avons obtenus, il apparait impérieux de mettre en avant deux perspectives à moyen terme. La première perspective concerne ***l'influence de l'exercice physique sur l'évolution de l'activité hémodynamique en fonction de la complexité d'une tâche exécutive au cours du vieillissement normal***. En effet, notre étude 1B est une étude transversale et ne permet pas d'établir une relation de causalité entre la condition physique cardiorespiratoire et l'évolution de l'activité hémodynamique. A la suite de cette étude transversale, nous proposons d'effectuer une étude interventionnelle en soumettant des seniors sains à faible niveau de VO_2max à un programme d'entraînement physique, pour examiner son impact sur l'activité hémodynamique et la performance comportementale en fonction de la complexité durant une tâche exécutive. Le but de cette étude sera donc de voir dans quelle mesure l'augmentation de la condition physique cardiorespiratoire, suite à l'exécution du programme d'entrainement, pourrait juguler la désactivation qui survient chez les seniors lors de la réalisation d'une tâche exécutive avec une complexité élevée. En s'appuyant sur la méta-analyse de Colcombe et Kramer (2003), le programme d'entraînement sera mixte (aérobie + renforcements) et s'étalera sur trois mois avec une fréquence de trois séances de 45 min chacune par semaine. L'intensité du programme sera de 40-50 % de la fréquence cardiaque de réserve[7] au début du programme et de 60-70 % de la fréquence cardiaque de réserve à la fin du programme (Colcombe et al., 2006). Sur la base des résultats de notre étude 1B, nous pouvons prédire une augmentation de l'activité hémodynamique à la fin du programme qui permettra aux seniors d'améliorer leurs performances comportementales.

Dans notre étude 2, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire lors de la procédure de la double-tâche avec une tâche motrice fine. Nous avons alors proposé dans la discussion quelques pistes explicatives possibles.

[7] La fréquence cardiaque de réserve est calculée en faisant la différence entre la fréquence cardiaque maximale et la fréquence cardiaque de repos.

D'abord, le fait que nous n'avons pas pu explorer les aires cérébrales impliquées dans la tâche motrice fine au niveau desquelles nous aurions pu observer un effet de la condition physique cardiorespiratoire. Ensuite, la subjectivité de l'échelle de Jackson et al. (1990) dans la mesure de la condition physique cardiorespiratoire. Dès lors, une seconde perspective à moyen terme sera de tester de nouveau ***l'effet de la condition physique cardiorespiratoire sur les performances comportementales et sur l'activité hémodynamique durant la procédure de la double-tâche avec une tâche motrice fine*** en utilisant une autre méthode de mesure de la VO_2max. Il sera question de soumettre des seniors à haut niveau et à faible niveau de VO_2max determiné par un test de terrain (voir Chapitre 2 - Partie 1 - II.2.b) à la procédure de la double-tâche en mesurant leurs performances comportementales et surtout leur activité hémodynamique au niveau du CPF et des aires motrices. Ensuite, une comparaison des données comportementales et hémodynamiques des deux groupes permettra de tester l'effet de la condition physique cardiorespiratoire. Toutefois, il conviendrait de contrôler la condition physique sensorimotrice, afin de s'assurer que l'effet qui sera obtenu s'expliquerait uniquement par la condition physique cardiorespiratoire.

Les résultats de nos travaux ont montré que les seniors à haut niveau de VO_2max ont une activité hémodynamique du CPF qui corrèle positivement avec la performance comportementale lors de la n-back. Or, nous savons qu'une réduction de l'activité hémodynamique des aires frontales et temporales chez des patients atteints de déficience cognitive légère[8] est à la base d'une mauvaise performance en mémoire de travail (Niu et al., 2013). De plus, cette réduction de l'activité hémodynamique se produit lorsque la complexité de la tâche est augmentée (Yeung et al., 2016). Récemment, Vermeij et al. (2016) ont investigué l'effet d'un entraînement cognitif de 5 semaines (25 sessions d'entrainement de la mémoire de travail) sur l'activité hémodynamique du CPF de patients qui souffrent de déficience cognitive légère durant la tâche n-back avec trois niveaux de complexité. Les auteurs n'ont pas pu mettre en évidence d'effet de l'entraînement cognitif sur l'activité hémodynamique des patients atteints de déficience cognitive légère. En effet, il n'y a pas eu de différence significative entre l'évolution de l'activité hémodynamique en fonction de la complexité avant et après le programme d'entraînement cognitif. Notre perspective à long terme sera donc ***d'explorer l'effet d'un programme d'entraînement physique sur l'activité***

[8] La déficience cognitive légère se réfère à un état clinique qui se caractérise par un déclin cognitif qui dépasse celui du vieillissement normal, en l'absence de dysfonctionnement quotidien (Vermeij et al., 2016).

hémodynamique du CPF de patients atteints de déficience cognitive légère et les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents.

L'objectif de ce projet sera de tester si, contrairement à l'entraînement cognitif, l'entraînement physique pourrait contrecarrer la réduction de l'activité hémodynamique observée au niveau des aires préfrontales, des aires frontales et temporales, durant la réalisation d'une tâche de mémoire de travail. Afin d'atteindre cet objectif, nous allons proposer un programme d'entraînement aux patients, qui aura les mêmes caractéristiques que le programme d'entraînement proposé en amont dans la première perspective à moyen terme. Toutefois, nous allons manipuler l'intensité du programme (contrôle vs. 40 % vs. 50 % vs. 70%). Ainsi les patients seront assignés aléatoirement à une intensité. Ensuite, avant et après le programme d'entrainement, des mesures hémodynamiques (activité hémodynamique sur le CPF, le cortex frontal et le cortex temporal), des mesures physiologiques (la pression artérielle, l'IGF-1 circulante) et des mesures comportementales (le TR et la précision durant la n-back) seront effectuées. L'analyse de ces différentes données permettra de répondre à deux questions principales. Dans un premier temps, on explorera l'intensité optimale à laquelle le programme d'entraînement sera bénéfique. En effet, l'intensité est l'un des facteurs importants dans la prescription de l'exercice physique (Norton, Norton, & Sadgrove, 2010). Dans un second temps, on examinera la relation entre l'IGF-1 et l'activité hémodynamique qui reflète le CNV, avant et après le programme d'entraînement. La réduction de l'IGF-1 circulante contribue au dysfonctionnement du CNV au cours du vieillissement (Tarantini, Tran, Gordon, Ungvari, Csiszar, 2017). L'investigation de cette relation nous permettra de comprendre par quel mécanisme physiologique la pratique de l'exercice physique pourrait influer sur l'activité hémodynamique de patients atteints de déficience cognitive légère.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'exercice physique est aujourd'hui l'un des moyens qui concourt au vieillissement réussi, en ce sens qu'il permet de réduire significativement les effets délétères de l'âge sur le fonctionnement cognitif et plus précisément sur les fonctions exécutives. Dans le cadre de cette thèse, nous avons démontré que la condition physique cardiorespiratoire permet de suppléer à la faible activité hémodynamique du CPF durant une tâche exécutive complexe, qui nécessite la mise à jour de la mémoire de travail. Cet effet bénéfique de l'exercice physique permettrait aux seniors en bonne condition physique cardiorespiratoire d'être plus précis que leurs homologues avec une moins bonne condition physique cardiorespiratoire. En revanche, nous n'avons pas pu mettre en évidence l'effet de la condition physique cardiorespiratoire lors des tâches impliquant à la fois du contrôle exécutif et du contrôle sensorimoteur. L'hypothèse que nous avons avancée pour expliquer cette absence d'effet de la condition physique cardiorespiratoire est que l'échelle de Jackson et al. (1990) que nous avons utilisée est subjective. Ceci pourrait influencer l'évaluation la condition physique cardiorespiratoire, qui constitue le facteur sur lequel nous nous sommes basés pour constituer nos différents groupes expérimentaux dans l'étude 2. Il semble donc nécessaire de poursuivre les travaux dans ce sens : en mesurant la condition physique cardiorespiratoire par un test de terrain pour explorer à nouveau les effets de la condition physique cardiorespiratoire sur la procédure de la double-tâche incluant une tâche motrice fine. Enfin, l'ensemble des résultats de nos travaux peuvent avoir un écho dans le domaine de la prise en charge des seniors présentant des déficiences cognitives légères ou sévères. De manière spécifique, du fait que nos résultats démontrent que la SPIR est un outil capable de mesurer indirectement l'activité cérébrale, mais surtout de discriminer la charge mentale, elle peut être utilisée pour suivre les possibles effets de l'exercice physique ou de tout traitement interventionnel sur les déficiences cognitives légères ou sévères qui peuvent survenir au cours du vieillissement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abernethy, B. (1988). Dual-task methodology and motor skills research: Some applications and methodological constraints. *Journal of Human Movement Studies, 14*, 101-132.

Abou-Dest, A., Albinet, C. T., Boucard, G., & Audiffren, M. (2012). Swimming as a positive moderator of cognitive aging: a cross-sectional study with a multitask approach. *Journal of Aging Research, 2012*:273185. doi:10.1155/2012/273185

Adrian, M. J. (1981). Flexibility in the aging adult. In E.L. Smith & R.C. Serfass (Eds.), *Exercises and Aging: The Scientific Basics* (pp. 45-58). Hillside, NJ: Enslow Publishers.

Agbangla, N. F., Audiffren, M., & Albinet, C. (2017). Use of Near-infrared Spectroscopy in the investigation of brain activation during cognitive aging: A systematic review of an emerging area of research. *Ageing Research Reviews, 38*, 52-66.

Agnew, J., Bolla-Wilson, K., Kawas, C. H., & Bleeker, M. L. (1988). Purdue pegboard age and sex norms for people 40 years old and older. *Developmental Neuropsychology, 4*, 29-35. http://dx.doi.org/10.1080/87565648809540388

Ainslie, P. N., Cotter, J. D., George, K. P., Lucas, S., Murrell, C., Shave R., … Atkinson, G. (2008). Elevation in cerebral blood flow velocity with aerobic fitness throughout healthy human ageing. *Journal of Physiology, 586*, 4005-4010. doi:10.1113/jphysiol.2008.158279

Ainsworth, B. E., Haskell, W. L., Whitt, M. C., Irwin, M. L., Swartz, A. M., Strath, S. J., … Leon, A. S. (2000). Compendium of physical activities: an update of activity codes and MET intensities. *Medicine & Science in Sports & Exercise, 32*, 498-504.

Al-Yahya, E., Dawes, H., Smith, L., Dennis, A., Howells, K., & Cockburn, J. (2011). Cognitive motor interference while walking: a systematic review and meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Review, 35*, 715-728. doi:10.1016/j.neubiorev.2010.08.008

Albinet, C. T., Abou-Dest, A., André, N., & Audiffren, M. (2016). Executive functions improvement following a 5-month aquaerobics program in older adults: Role of cardiac vagal control in inhibition performance. *Biological Psychology, 115*, 69-77. http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsycho.2016.01.010

Albinet, C. T., Boucard, G., Bouquet, C. A., Audiffren M. (2012). Processing speed and executive functions in cognitive aging: how to disentangle their mutual relationship? *Brain and Cognition, 79*, 1-11. doi: 10.1016/j.bandc.2012.02.001

Albinet, C., Fezzani, K., & Thon, B. (2008). Vieillissement, activité physique et cognition. *Movement & Sport Sciences, 63*, 9-36. doi: 10.3917/sm.063.0009

Albinet, C. T., Mandrick, K., Bernard, P. L., Perrey, S., & Blain, H. (2014). Improved cerebral oxygenation response and executive performance as a function of cardiorespiratory fitness in older women: A fNIRS study. *Frontiers in Aging Neuroscience, 6*:272. doi:10.3389/fnagi.2014.00272

Albinet, C. T., Tomporowski, P. D., & Beasman, K. (2006). Aging and concurrent task performance: Cognitive demand and motor control. *Educational Gerontology, 32*, 1-18. doi:10.1080/03601270600835421

American College of Sports Medicine (ACSM) (2006). *ACSM's guidelines for exercise testing and prescription*, 7th ed. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilks′ins.

Anderson, V., Jacobs, R., & Anderson, P. J. (2008). *Executive functions and the frontal lobes: A lifespan perspective*. New York, NY: Taylor & Francis.

Anderton, B. H. (2002). Ageing of the brain. *Mechanisms of Ageing and Development, 123*, 811-817. doi:10.1016/S0047-6374(01)00426-2

Andrés, P., Guerrini, C., Phillips, L. H., & Perfect, T. J. (2008). Differential effects of aging on executive and automatic inhibition. *Developmental Neuropsychology, 33*, 101-123. doi:10.1080/87565640701884212

Andrés, P., & Van Der Linden, M. (2000). Age-related differences in supervisory attentional system functions. *The Journals of Gerontology, Series B, Psychological Sciences and Social Sciences, 55*, 373-380. doi:10.1093/geronb/55.6.P373

Angel, L., Fay, S., Bouazzaoui, B., Isingrini, M. (2011). Two hemispheres for better memory in old age: role of executive functioning. *Journal of cognitive Neuroscience, 23*, 3767-3777. doi: 10.1162/jocn_a_00104

Angel, L., & Isingrini, M. (2015). Le vieillissement neurocognitif: Entre pertes et compensation. *L'Année Psychologique*, *115*, 289-324. doi: 10.4074/S0003503314000104

Araque, A., Parpura, V., Sanzgiri, R. P., & Haydon, P. G. (1999). Tripartite synapses: glia, the unacknowledged partner. *Trends in Neurosciences, 22,* 208-215. http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236(98)01349-6

Artuso, C., Cavallini, E., Bottiroli, S., & Palladino, P. (2016). Updating working memory: Memory load matters with aging. *Aging Clinical and Experimental Research*. Original Article, First Online: 06 May 2016. doi: 10.1007/s40520-016-0581-y

Asllani, I., Habeck, C., Borogovac, A., Brown, T. R., Brickman, A. M., & Stern, Y. (2009). Separating function from structure in perfusion imaging of the aging brain. *Human Brain Mapping*, 30, 2927-2935. doi: 10.1002/hbm.20719

Åstrand, P.-O., & Ryhming, I. (1954). A nomogram for calculation of aerobic capacity (physical fitness) from pulse rate during submaximal work. *Journal of Applied Physiology*, *7*, 218-221.

Attwell, D., Buchan, A. M., Charpak, S., Lauritzen, M., Macvicar, B. A., & Newman, E. A. (2010). Glial and neuronal control of brain blood flow. *Nature*, *468*, 232-243. doi:10.1038/nature09613

Audiffren, M., André, N., & Albinet, C. T. (2011). Positive effects of chronic physical exercise on cognitive functions in aging people: Assessment and prospects. *Revue de Neuropsychologie*, *3*, 207-225. doi:10.1684/nrp.2011.0191

Audiffren M., Tomporowski, P. D., & Zagrodnik, J. (2009). Acute aerobic exercise and information processing: Modulation of executive control in a Random Number Generation task. *Acta Psychologica*, *132*, 85-95. doi:10.1016/j.actpsy.2009.06. 008

Ayaz, H., Shewokis, P. A., Bunce, S., Izzetoglu, K., Willems, B., & Onaral, B. (2012). Optical brain monitoring for operator training and mental workload assessment. *NeuroImage*, *59*, 36-47. doi:10.1016/j. neuroimage.2011.06.023

Bäckman, L., Almkvist, O., Andersson, J., Nordberg, A., Windblad, B., Reineck, R., & Långström, B. (1997). Brain activation in young and older adults during implicit and explicit retrieval. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*, 378-391. doi:10.1162/jocn.1997.9.3.378

Baddeley, A. D (1986). *Working Memory*. New York: Clarendon Press/Oxford University Press.

Baddeley, A. D. (1996). Exploring the central executive. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A: Human Experimental Psychology, 49,* 5-28. http://dx.doi.org/10.1080/713755608

Baddeley, A. D. (2002). Fractionating the central executive. In D. Stuss & R.T. Knight (Eds.), *Principles of frontal lobe function* (pp. 246-260). New York, NY: Oxford University Press.

Bähler, C., Huber, C. A., Brüngger, B., & Reich, O. (2015). Multimorbidity, health care utilization and costs in an elderly community-dwelling population: A claims data based observational study. *BMC Health Services Research*, *15*:23. doi:10.1186/s12913-015-0698-2

Bakken, R. C., Carey, J. R., Di Fabio, R. P., Erlandson, T. J., Hake , J. L., & Intihar, T. W. (2001). Effect of aerobic exercise on tracking performance in elderly people: a pilot study. *Physical Therapy*, *81*, 1870-1879.

Baltes, P. B., & Lindenberger, U. (1997). Emergence of a powerful connection between sensory and cognitive functions across the adult life span: A new window to the study of cognitive aging? *Psychology and Aging*, *12*, 12-21. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0882-7974.12.1.12

Banich, M. T. (2009). Executive function. The search for an integrated account. *Current Directions in Psychological Science, 18,* 89-94. doi:10.1111/j.1467-8721.2009.01615.x

Banich, M. T., & Depue, B. E. (2015). Recent advances in understanding neural systems that support inhibitory control. *Current Opinion in Behavioral Sciences, 1,* 17-22. doi:10.1016/j.cobeha.2014.07. 006

Bar-Or, O., Skinner, J. S., Buskirk, E. R., Borg, G. (1972). Physiological and perceptual indicators of physical stress in 41-to 60-year-old men who vary in conditioning level and in body fatness. *Medicine and Science in Sports, 4,* 96-100.

Barton, M. (2014). Aging and endothelin: Determinants of disease. *Life Sciences, 118,* 97-109. doi: 10.1016/j.lfs.2014.09.009

Beauchet, O., & Berrut, G. (2006). Marche et double tâche : Définition, intérêts et perspectives chez le sujet. *Psychologie & Neuropsychiatrie du Vieillissement, 4,* 215-225.

Berger, M. A., Shin, C., Storti, K. L., Curb, J. D., Kriska, A. M., Arena, V. C., … Sekikawa A. (2013). Correlation of a self-report and direct measure of physical activity level in the electron-beam tomography and risk assessment among Japanese and US Men in the post World War II birth cohort (ERA JUMP) study. *Journal of Epidemiology, 23,* 411-417. doi: 10.2188/jea.JE20120151

Berryman, N., Bherer, L., Nadeau, S., Lauzière, S., Lehr, L., Bobeuf, F., … Bosquet, L. (2014). Multiple roads lead to Rome: Combined high-intensity aerobic and strength training vs. gross motor activities leads to equivalent improvement in executive functions in a cohort of healthy older adults. *Age, 36*:9710. doi:10.1007/s11357-014-9710-8

Beurskens, R., & Bock, O. (2012). Age-related deficits of dual-task walking: A review. *Neural Plasticity, 2012*:131608. doi: 10.1155/2012/131608

Beurskens, R., Helmich, I., Rein, R., & Bock, O. (2014). Age-related changes in prefrontal activity during walking in dual-task situations: A fNIRS study. *International Journal of Psychophysiology, 92,* 122-128. doi:10.1016/j.ijpsycho.2014.03.005

Black, J. E., Isaacs, K. R., Anderson, B. J., Alcantara, A. A., & Greenough, W. T. (1990). Learning causes synaptogenesis, whereas motor activity causes angiogenesis, in cerebellar cortex of adult rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 87,* 5568-5572.

Boas, D. A., Elwell, C. E., Ferrari, M., & Taga, G. (2014). Twenty years of functional near-infrared spectroscopy: Introduction for the special issue. *NeuroImage, 85,* 1-5. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.11.033

Boas, D. A., Jones, S. R., Devor, A., Huppert, T. J., & Dale, A. M. (2008). A vascular anatomical network model of the spatio-temporal response to brain activation. *NeuroImage, 40,*1116-1129. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.12.061

Bock, O. (2008). Dual-task costs while walking increase in old age for some, but not for other tasks: An experimental study of healthy young and elderly persons. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation, 5,* 27. doi: 10.1186/1743-0003-5-27

Bock, O., Engelhard, K., Guardiera, P., Allmer, H., & Kleinert, J. (2008). Gerontechnology and human cognition. Impact of cognitive decay on the ability to operate remote-controlled devices while walking. *IEEE Engineering in Medicine and Biology Magazine, 27,* 23-28. doi:10.1109/MEMB.2008.919497

Borg, G. A. (1982). Psychophysical bases of perceived exertion. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 14,* 377-381.

Borg, E., & Kaijser, L. (2006). A comparison between three rating scales for perceived exertion and two different work tests. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports, 16,* 57- 69. doi:10.1111/j.1600-0838.2005.00448.x

Boucard, G. K., Albinet, C. T., Bugaiska, A., Bouquet, C. A., Clarys, D., & Audiffren, M. (2012). Impact of physical activity on executive functions in aging: A selective effect on inhibition among old adults. *Journal of Sport & Exercise Psychology, 34*, 808-827. http://dx.doi.org/10.1123/jsep.34.6.808

Bourque, P., Blanchard, L., & Vézina, J. (1990). Étude psychométrique de l'Échelle de dépression gériatrique. *Canadian Journal on Aging, 9*, 348-355. doi:10.1017/s0714980800007467

Bowles, R., FitzGerald, S. J., Morrow, J. R. Jr., Jackson, A. W., & Blair, S. N. (2004). Construct validity of self-reported historical physical activity. *American Journal of Epidemiology, 160*, 279-286. doi: 10.1093/aje/kwh209

Braver, T. S., Cohen, J. D., Nystrom, L. E., Jonides, J., Smith, E. E., & Noll, D. C. (1997). A parametric study of prefrontal cortex involvement in human working memory. *NeuroImage, 5*, 49-62. doi:10.1006/nimg.1996.0247

Brookhuis, K. A., & de Waard, D. (2010). Monitoring drivers' mental workload in driving simulators using physiological measures. *Accident Analysis and Prevention, 42*, 898-903. doi:10.1016/j.aap. 2009.06.001

Brown, A. D., McMorris, C. A., Longman, R. S., Leigh, R., Hill, M. D., Friedenreich, C. M., & Poulin, M. J. (2010). Effects of cardiorespiratory fitness and cerebral blood flow on cognitive outcomes in older women. *Neurobiology of Aging, 31*, 2047-2057. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2008.11.002

Buddenberg, L. A., & Davis, C. (2000). Test-retest reliability of the Purdue pegboard test. *American Journal of Occupational Therapy, 54*, 555-558. doi:10.5014/ajot.54.5.555

Bullitt, E., Rahman, F. N., Smith, J. K., Kim, E., Zeng, D., Katz, L. M., & Marks, B. L. (2009). The effect of exercise on the cerebral vasculature of healthy aged subjects as visualized by MR angiography. *American Journal of Neuroradiology, 30*, 1857-1863. doi:10.3174/ajnr.A1695

Bunge, S. A., Klingberg, T., Jacobsen, R. B., & Gabrieli, J. D. (2000). A resource model of the neural basis of executive working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97*, 3573-3578. doi:10.1073/pnas.050583797

Burdette, J. H., Laurienti, P. J., Espeland, M. A., Morgan, A., Telesford, Q., Vechlekar, C. D., … Rejeski, W. J. (2010). Using network science to evaluate exercise-associated brain changes in older adults. *Frontiers in Aging Neuroscience, 2*:23. doi: 10.3389/fnagi.2010.00023

Butler, K. M., Zacks, R. T., & Henderson, J. M. (1999). Suppression of reflexive saccades in younger and older adults: Age comparisons on an antisaccade task. *Memory and Cognition, 27*, 584-591. doi:10.3758/BF03211552

Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: The HAROLD model. *Psychology and Aging, 17*, 85-100. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0882-7974.17.1.85

Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: Compensatory brain activity in high-performing older adults. *NeuroImage, 17*, 1394-1402. doi:10.1006/nimg.2002.1280

Cabeza, R., Daselaar, S. M., Dolcos, F., Prince, S. E., Budde, M., & Nyberg, L. (2004). Task-independent and task-specific age effects on brain activity during working memory, visual attention and episodic retrieval. *Cerebral Cortex, 14*, 364-375. https://doi.org/10.1093/cercor/bhg133

Cabeza, R., Grady, C. L., Nyberg, L., McIntosh, A. R., Tulving, E., Kapur, S., … Craik, F. I. (1997). Age-related differences in neural activity during memory encoding and retrieval: A positron emission tomography study. *The Journal of Neuroscience, 17*, 391-400.

Canivet, A., Albinet, C. T., André, N., Pylouster, J., Rodríguez-Ballesteros, M., Kitzis, A., & Audiffren, M. (2015). Effects of BDNF polymorphism and physical activity on episodic memory in the elderly: A cross sectional study. *European Review of Aging and Physical Activity, 12*, 15. doi:10.1186/s11556-015-0159-2

Capa, R. L., Audiffren, M., & Ragot, S. (2008). The interactive effect of achievement motivation and task difficulty on mental effort. *International Journal of Psychophysioloy*, *70*, 144-150. doi:10.1016/j.ijpsycho.2008.06.007

Cappell, K. A., Gmeindl, L., & Reuter-Lorenz, P. A. (2010). Age differences in prefrontal recruitment during verbal working memory maintenance depend on memory load. *Cortex*, *46*, 462-473. doi:10.1016/j.cortex.2009.11.009

Carp, J., Gmeindl, L., & Reuter-Lorenz, P. A. (2010). Age differences in the neural representation of working memory revealed by multi-voxel pattern analysis. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*:217. https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00217

Caspersen, C. J., Powell, K. E., & Christenson, G. M. (1985). Physical activity, exercise, and physical fitness: Definitions and distinctions for health-related research. *Public Health Reports*, *100*, 126-131.

Cazorla, G. (1990). *Épreuve progressive de course sur piste avec paliers d'une minute : Épreuve VAMEVAL*. Association Recherche et Évaluation en Activité Physique et en Sport, Cestas, France.

Chen, H. C., Schultz, A. B., Ashton-Miller, J. A., Giordani, B., Alexander, N. B., Guire, K. E. (1996). Stepping over obstacles: dividing attention impairs performance of old more than young adults. *The Journals of Gerontology, Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, *51*,116-122. https://doi.org/10.1093/gerona/51A.3.M116

Colcombe, S. J., & Kramer, A. F. (2003). Fitness effects on the cognitive function of older adults: A meta-analytic study. *Psychological Science*, *14*, 125-130. doi:10.1111/1467-9280.t01-1-01430

Colcombe, S.J., Erickson, K.I., Scalf, P.E., Kim, J.S., Prakash, R., McAuley, E., … Kramer, A.F. (2006). Aerobic exercise training increases brain volume in aging humans. *The Journals of Gerontology, Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, *61*, 1166 -1170.

Colcombe, S. J., Kramer, A. F., Erickson, K. I., Scalf, P., McAuley, E., Cohen, N. J., … Elavsky, S. (2004). Cardiovascular fitness, cortical plasticity, and aging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 3316-3321. doi:10.1073/pnas.0400266101

Collette, F., Hogge, M., Salmon, E., & Van Der Linden, M. (2006). Exploration of the neural substrates of executive functioning by functional neuroimaging. *Neuroscience*, *139*, 209-221. doi:10.1016/j.neuroscience.2005.05.035

Collette, F., & Salmon, E. (2014). Les modifications du fonctionnement exécutif dans le vieillissement normal. *Psychologie Française*, *59*, 41-58. http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.03.006

Collette F., & Van Der Linden, M. (2002). Brain imaging of the central executive component of working memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *26*, 105-125. http://dx.doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00063-X

Connelly, S. L., & Hasher, L. (1993). Aging and the inhibition of spatial location. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *19*, 1238-1250. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0096-1523.19.6.1238

Contreras-Vidal, J. L., Teulings, H. L., Stelmach, G.E. (1998). Elderly subjects are impaired in spatial coordination in fine motor control. *Acta Psychologica*, *100*, 25-35.

Cornoldi, C., Bassani, C., Berto, R., & Mammarella, N. (2007). Aging and the intrusion superiority effect in visuo-spatial working memory. *Aging, Neuropsychology and Cognition*, *14*, 1-21. http://dx.doi.org/10.1080/138255890969311

Cornelissen, V.A., Fagard, R.H. (2005). Effects of endurance training on blood pressure, blood pressure-regulating mechanisms, and cardiovascular risk factors. *Hypertension*, *46*, 667-675. doi:10.1161/01.HYP.0000184225.05629.51

Creer, D. J., Romberg, C., Saksida, L. M., van Praag, H., & Bussey, T. J. (2010). Running enhances spatial pattern separation in mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107,* 2367-2372. doi:10.1073/pnas.0911725107

Cress, M. E., Buchner, D. M., Prohaska, T., Rimmer, J., Brown, M., Macera, C., … Chodzko-Zajko, W. (2005). Best practices for physical activity programs and behavior counseling in older adult populations. *Journal of Aging and Physical Activity, 13,* 61-74. http://dx.doi.org/10.1123/japa.13.1.61

D'Esposito, M., Detre, J. A., Alsop, D. C., Shin, R. K., Atlas, S., & Grossman, M. (1995). The neural basis of the central executive system of working memory. *Nature, 378,* 279-281. doi:10.1038/378279a0

Daniels, C., Witt, K., Wolff, S., Jansen, O., & Deuschl, G. (2003). Rate dependency of the human cortical network subserving executive functions during generation of random number series - A functional magnetic resonance imaging study. *Neuroscience Letters, 345,* 25-28. http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3940(03)00496-8

Davidson, D. J., Zacks, R. T., & Williams, C. C. (2003). Stroop interference, practice, and aging. *Aging, Neuropsychology and Cognition, 10,* 85-98. doi:10.1076/anec.10.2.85.14463

Davis, S. W., Dennis, N. A., Daselaar, S. M., Fleck, M. S., & Cabeza, R. (2008). Que PASA? The posterior-anterior shift imaging. *Cerebral Cortex, 18,* 1201-1209. doi:10.1093/cercor/bhm155

De Beni, R., & Palladino, P. (2004). Decline in working memory updating through ageing: Intrusion error analyses. *Memory, 12,* 75-89. doi:10.1080/09658210244000568

Delignières, D., Famose, J. P., & Genty, J. (1994). Validation d'une échelle de catégories pour la perception de la difficulté. *Revue S.T.A.P.S, 34,* 77-88.

Dempster, F. N., & Corkill, A. J. (1999). Individual differences in susceptibility to interference and general cognitive ability. *Acta Psychologica, 101,* 395-416. http://dx.doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00013-X

Dennis, N. A., & Cabeza, R. (2011). Age-related dedifferentiation of learning systems: An fMRI study of implicit and explicit learning. *Neurobiology of Aging, 32,* 2318.e17-2318.e30. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2010.04.004

Dennis, N. A., Daselaar, S., & Cabeza, R. (2007). Effects of aging on transient and sustained successful memory encoding activity. *Neurobiology of Aging, 28,* 1749-1758. doi:10.1016/j.neurobiolaging. 2006.07.006

Di Domenico, S. I., Rodrigo, A. H., Ayaz, H., Fournier, M. A., & Ruocco, A. C. (2015). Decision-making conflict and the neural efficiency hypothesis of intelligence: A functional near-infrared spectroscopy investigation. *NeuroImage, 109,* 307-317. doi:10.1016/j.neuroimage.2015.01.039

Di Francescomarino, S., Sciartilli, A., Di Valerio, V., Di Baldassarre, A., & Gallina, S. (2009). The effect of physical exercise on endothelial function. *Sports Medicine, 39,* 797-812. doi:10.2165/11317750-000000000-00000

Diggles-Buckles, V. (1993). Age-related slowing. In G.E. Stelmach, V. Hömberg (Eds.), *Sensorimotor Impairment in the Elderly* (pp. 73-87). Norwell, MA: Kluwer Academic.

Ding, Y., Li, J., Luan, X., Ding, Y. H., Lai, Q., Rafols, J. A., Phillis, J. W., … Diaz, F. G. (2004). Exercise pre-conditioning reduces brain damage in ischemic rats that may be associated with regional angiogenesis and cellular overexpression of neurotrophin. *Neuroscience, 124,* 583-591. doi:10.1016/j.neuroscience.2003.12.029

Doherty, M., Nobbs, L., & Noakes, T. D. (2003). Low frequency of the “plateau phenomenon” during maximal exercise in elite British athletes. *European Journal of Applied Physiology, 89,* 619-623. doi:10.1007/s00421-003-0845-z

Dunn, A. L., Marcus, B. H., Kampert, J. B., Garcia, M. E., Kohl, H. W.3rd, Blair, S. N. (1999). Comparison of lifestyle and structured interventions to increase physical activity and cardiorespiratory fitness: a randomized trial. *Jama, 281,* 327-334.

Dupuy, O., Gauthier, C. J., Fraser, S. A., Desjardins-Crèpeau, L., Desjardins, M., Mekary, S., … Bherer, L. (2015). Higher levels of cardiovascular fitness are associated with better executive function and prefrontal oxygenation in younger and older women. *Frontiers in Human Neuroscience*, *9*:66. doi: 10.3389/fnhum.2015.00066

Durantin, G., Gagnon, J. F., Tremblay, S., & Dehais, F. (2014). Using near infrared spectroscopy and heart rate variability to detect mental overload. *Behavioural Brain Research*, *259*, 16-23. doi:10.1016/j.bbr.2013.10.042

Dustman, R. E., Ruhling, R. O., Russell, E. M., Shearer, D. E., Bonekat, H. W., Shigeoka, J. W., … Bradford, D. C. (1984). Aerobic exercise training and improved neuropsychological function of older individuals. *Neurobiology of Aging*, *5*, 35-42.

Ebersbach, G., Dimitrijevic, M. R., & Poewe, W. (1995). Influence of concurrent tasks on gait: A dual-task approach. *Perceptual and Motor Skills*, *81*, 107-113. doi:10.2466/pms.1995.81.1.107

Ekdahl, C., Jarnlo, G. B., & Andersson, S. I. (1989). Standing balance in healthy subjects: Evaluation of a quantitative test battery on a force platform. *Scandinavian Journal of Rehabilitation Medicine*, *21*, 187-195.

Ekkekakis, P. (2009). Illuminating the black box: Investigating prefrontal cortical hemodynamics during exercise with near-infrared spectroscopy. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, *31*, 505–553. http://dx.doi.org/10.1123/jsep.31.4.505

Erickson, K. I., Hillman, C. H., & Kramer, A. F. (2015). Physical activity, brain, and cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *4*, 27-32. doi:10.1016/j.cobeha.2015.01.005

Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a non-search task. *Perception & Psychophysics*, *16*, 143-149. doi:10.3758/BF03203267

Etienne, V., Marin-Lamellet, C., & Laurent, B. (2008). Executive functioning in normal aging. *Revue Neurologique*, *164*, 1010-1017. doi:10.1016/j.neurol.2008.03.021

Evans, F. J. (1978). Monitoring attention deployment by random number generation. An index to measure subjective randomness. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *12*, 35-38. doi:10.3758/BF03329617

Fabiani, M., Gordon, B. A., Maclin, E. L., Pearson, M. A., Brumback-Peltz, C. R., Low, K. … Gratton, G. (2014). Neurovascular coupling in normal aging: A combined optical, ERP and fMRI study. *NeuroImage*, *85*, 592-607. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.04.113

Fallgatter, A. J., & Strik, W. K. (1998). Frontal brain activation during the Wisconsin Card Sorting Test assessed with two-channel near-infrared spectroscopy. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, *248*, 245-249. doi:10.1007/s004060050045

Ferreri, L., Bigand, E., Perrey, S., Bugaiska, A. (2014). The promise of Near-Infrared Spectroscopy (NIRS) for psychological research: A brief review. *L'Année psychologique, 114*, 537 - 569. doi: 10.4074/S0003503314003054

Filosa, J. A., & Blanco, V. M. (2007). Neurovascular coupling in the mammalian brain. *Experimental Physiology*, *92*, 641-646. doi:10.1113/expphysiol.2006.036368

Filosa, J. A., Bonev, A. D., & Nelson, M. T. (2004). Calcium dynamics in cortical astrocytes and arterioles during neurovascular coupling. *Circulation Research*, *95*, 73-81. doi:10.1161/01. RES. 0000148636. 60732.2e

Fiore, F., Borella, E., Mammarella, I. C., & De Beni, R. (2011). Age differences in verbal and visuo-spatial working memory updating: Evidence from analysis of serial position curves. *Memory*, *20*, 14-27. doi:10.1080/09658211.2011.628320

Fishburn, F. A., Norr, M. E., Medvedev, A. V., & Vaidya, C. J. (2014). Sensitivity of fNIRS to cognitive state and load. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8:76. doi:10.3389/fnhum.2014.00076

Fisk, J. E., & Sharp, C. A. (2004). Age-related impairment in executive functioning: Updating, inhibition, shifting, and access. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *26*, 874-890.

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. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/h0055392

Fjell, A. M., McEvoy, L., Holland, D., Dale, A. M., & Walhovd, K. B. (2014). What is normal in normal aging? Effects of aging, amyloid and Alzheimer's disease on the cerebral cortex and the hippocampus. *Progress in Neurobiology*, *117*, 20-40. doi:10.1016/j.pneurobio.2014.02.004

Flatt, T. (2012). A new definition of aging? *Frontiers in Genetics*, *3*:148. doi:10.3389/fgene.2012.00148

Fleg, J. L., Morrell, C. H., Bos, A. G., Brant, L. J., Talbot, L. A., Wright, J. G., Lakatta, E. G. (2005). Accelerated longitudinal decline of aerobic capacity in healthy older adults. *Circulation*, *112*, 674-682. doi:10.1161/CIRCULATIONAHA.105.545459

Fozard, J. L., Metter, E. J., & Brant, L. J. (1990). Next steps in describing aging and disease in longitudinal studies. *Journal of Gerontology*, *45*, 116-127. doi:10.1093/geronj/45.4.P116

Fraser, S. A., Dupuy, O., Pouliot, P., Lesage, F., & Bherer, L. (2016). Comparable cerebral oxygenation patterns in younger and older adults during dual-task walking with increasing load. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 8:240. doi:10.3389/fnagi. 2016.00240

Fraser, S. A., Li, K. Z. H., & Penhune, V. B. (2010). Dual-task performance reveals increased involvement of executive control in fine motor sequencing in healthy aging. *The Journals of Gerontology, Series B, Psychological Sciences and Social Sciences*, *65*, 526-535. doi:10.1093/geronb/gbq036

Friedman, N. P., & Miyake, A. (2004). The relations among inhibition and interference control functions: A latent-variable analysis. *Journal of Experimental Psychology: General*, *133*, 101-135. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0096-3445.133.1.101

Friedman, N. P., & Miyake, A. (2017). Unity and diversity of executive functions: Individual differences as a window on cognitive structure. *Cortex*, *86*, 186-204. http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2016.04.023

Friedman, N. P., Miyake, A., Robinson, J. L., & Hewitt, J. K. (2011). Developmental trajectories in toddlers' self-restraint predict individual differences in executive functions 14 years later: A behavioral genetic analysis. *Developmental Psychology*, *47*, 1410-1430. doi:10.1037/a0023750

Fristoe, N. M., Salthouse, T. A., & Woodard, J. L. (1997). Examination of age-related deficits on the Wisconsin Card Sorting Test. *Neuropsychology*, *11*, 428-436. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0894-4105.11.3.428

Gagnon, C., Desjardins-Crépeau, L., Tournier, I., Desjardins, M., Lesage, F., Greenwood, C., … Bherer, L. (2012). Near-infrared imaging of the effects of glucose ingestion and regulation on prefrontal activation during dual-task execution in healthy fasting older adults. *Behavioural Brain Research*, *232*, 137-147. doi:10.1016/j.bbr.2012.03.039

Galy, E., Cariou, M., & Mélan, C. (2012). What is the relationship between mental workload factors and cognitive load types? *International Journal of Psychophysiology*, *83*, 269-275.

Giacometti, P., & Diamond, S. G. (2013). Compliant head probe for positioning electroencephalography electrodes and near-infrared spectroscopy optodes. *Journal of Biomedical Optics*, *18*:027005. doi:10.1117/1.JBO.18.2.027005

Godde, B., & Voelcker-Rehage, C. (2010). More automation and less cognitive control of imagined walking movements in high-versus low-fit older adults. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *2*:139.doi:10.3389/fnagi.2010.00139

Grady, C. L. (2000). Functional brain imaging and age-related changes in cognition. *Biological Psychology*, *54*, 259-281. doi:10.1016/S0301-0511(00)00059-4

Grady, C. L., Bernstein, L. J., Beig, S., & Siegenthaler, A. L. (2002). The effects of encoding task on age-related differences in the functional neuroanatomy of face memory. *Psychology and Aging, 17*, 7-23. doi:10.1037/0882-7974.17.1.7

Grady, C. L., McIntosh, A. R., Horwitz, B., & Rapoport, S. I. (2000). Age-related changes in the neural correlates of degraded and nondegraded face processing. *Cognitive Neuropsychology, 217*, 165-186. doi:10.1080/026432900380553

Grady, C. L., Maisog, J. M., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Mentis, M. J., Salerno, J. A., … Haxby, J. V. (1994). Age-related changes in cortical blood flow activation during visual processing of faces and location. *The Journal of Neuroscience, 14*, 1450-1462.

Grandjean, J., & Collette, F. (2011). Capacités d'inhibition et vieillissement normal. In D. Brouillet (Ed.), *Le vieillissement cognitif normal. Maintenir l'autonomie de la personne âgée* (pp. 65-76). Bruxelles: De Boeck.

Groslambert, A., Mahon, A. D. (2006). Perceived exertion: influence of age and cognitive development. *Sports Medicine, 36*, 911-928.

Hagen, K., Ehlis, A. C., Haeussinger, F. B., Heinzel, S., Dresler, T., Mueller, L. D., … Metzger, F. G. (2014). Activation during the Trail Making Test measured with functional near-infrared spectroscopy in healthy elderly subjects. *NeuroImage, 85*, 583-591. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.09. 014

Haier, R. J., Siegel, B. V. Jr, MacLachlan, A., Soderling, E., Lottenberg, S., & Buchsbaum, M. S. (1992a). Regional glucose metabolic changes after learning a complex visuospatial/motor task: A positron emission tomographic study. *Brain Research, 570*, 134-143. doi:10.1016/0006-8993(92)90573-R

Haier, R. J., Siegel, B. V. Jr, Tang, C., Abel, L., & Buchsbaum, M. S. (1992b). Intelligence and changes in regional cerebral glucose metabolic rate following learning. *Intelligence, 16*, 415-426. doi:10.1016/0160-2896(92)90018-M

Hart, S. G., & Staveland, L. E. (1988). Development of NASA-TLX (Task Load Index): Results of empirical and theoretical research. In P.A. Hancock & N. Meshkati (Eds.), *Human Mental Workload* (pp 139-183). Amsterdam: North-Holland.

Hasher, L., & Zacks, R. T. (1988). Working memory, comprehension, and aging: A review and a new view. In G.H. Bower (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 22, pp. 193-225). New York, NY: Academic Press.

Hasher, L., Zacks, R. T., & May, C. P. (1999). Inhibitory control, circadian arousal, and age. In D. Gopher & A. Koriat (Eds.), *Attention and performance XVII*: *Cognitive regulation of performance*. *Interaction of Theory and Application* (pp. 653-675). Cambridge, MA: MIT Press.

Hayes, S. M., Hayes, J. P., Cadden, M., & Verfaellie, M. (2013). A review of cardiorespiratory fitness-related neuroplasticity in the aging brain. *Frontiers in Aging Neuroscience, 5*:31. doi:10.3389/fnagi.2013.00031

Hébert, R., Bravo, G., & Girouard, D. (1992). Validation de l'adaptation française du Modified Mini-Mental State (3MS). *Revue de Gériatrie, 17*, 443–450.

Heilbronner, U., & Münte, T. F. (2013). Rapid event-related near-infrared spectroscopy detects age-related qualitative changes in the neural correlates of response inhibition. *NeuroImage, 15*, 408-415. doi:10.1016/j.neuroimage.2012.09.066

Heinzel, S., Metzger, F. G., Ehlis, A.-C., Korell, R., Alboji, A., Haeussinger, F. B., … Fallgatter, A. J. (2013). Aging-related cortical reorganization of verbal fluency processing: A functional near-infrared spectroscopy study. *Neurobiology of Aging, 34*, 439-450. http://dx.doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2012.05.021

Herff, C., Heger, D., Fortmann, O., Hennrich, J., Putze, F., & Schultz, T. (2014). Mental workload during n-back task-quantified in the prefrontal cortex using fNIRS. *Frontiers in Human Neuroscience, 7*:935. doi:10.3389/fnhum.2013.00935

Hershey, D. (1984). *Must we grow old?* Cincinnati, OH: Basal Books.

Hillman, C. H., Erickson, K. I., & Kramer, A. F. (2008). Be smart, exercise your heart: Exercise effects on brain and cognition. *Nature Reviews Neuroscience, 9*, 58-65. doi:10.1038/nrn2298

Hobson, P., & Leeds, L. (2001). Executive functioning in older people. *Reviews in Clinical Gerontology*, *11*, 361-372. doi:10.1017/S0959259801011479

Hock, C., Müller-Spahn, F., Schuh-Hofer, S., Hofmann, M., Dirnagl, U., & Villringer, A. (1995). Age dependency of changes in cerebral hemoglobin oxygenation during brain activation: A near-infrared spectroscopy study. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, *15*, 1103-1108. doi:10.1038/jcbfm.1995.137

Hogge, M., Salmon, E., & Collette, F. (2008). Interference and negative priming in normal aging and in mild Alzheimer's disease. *Psychologica Belgica*, *48*, 1-23. http://doi.org/10.5334/pb-48-1-1

Hollman, J. H., Kovash, F. M., Kubik, J. J., & Linbo, R. A. (2007). Age-related differences in spatiotemporal markers of gait stability during dual task walking. *Gait & Posture*, *26*, 113-119. http://dx.doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.08.005

Holtzer, R., Mahoney, J. R., Izzetoglu, M., Izzetoglu, K., Onaral, B., & Verghese, J. (2011). fNIRS study of walking and walking while talking in young and old individuals. *The Journals of Gerontology, Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, *66*, 879-887. doi:10.1093/gerona/glr068

Hoshi, Y. (2005). Functional near-infrared spectroscopy: Potential and limitations in neuroimaging studies. *International Review of Neurobiology*, *66*, 237-266.

Hoshi, Y., Kobayashi, N., & Tamura, M. (2001). Interpretation of near-infrared spectroscopy signals: A study with a newly developed perfused rat brain model. *Journal of Applied Physiology*, *90*, 1657-1662.

Hoshi, Y., Tsou, B. H., Billock, V. A., Tanosaki, M., Iguchi, Y., Shimada, M., … Oda, I. (2003). Spatiotemporal characteristics of hemodynamic changes in the human lateral prefrontal cortex during working memory tasks. *NeuroImage*, *20*, 1493-1504. doi:10.1016/S1053-8119(03)00412-9

Huppert, T. J., Diamond, S. G., Franceschini, M. A., & Boas, D. A. (2009). HomER: A review of time-series analysis methods for near-infrared spectroscopy of the brain. *Applied Optics*, *48*, 280-298. doi:10.1364/AO.48.00D280

Hyodo, K., Dan, I., Suwabe, K., Kyutoku, Y., Yamada, Y., Akahori, M., … Soya, H. (2012). Acute moderate exercise enhances compensatory brain activation in older adults. *Neurobiology of Aging*, *33*, 2621-2632. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2011.12.022

Jackson, A. S., Blair, S. N., Mahar, M. T., Wier, L. T., Ross, R. M., & Stuteville, J. E. (1990). Prediction of functional aerobic capacity without exercise testing. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *22*, 863-870.

Jackson, A.S., Sui, X., Hébert, J.R., Church, T.S., Blair, S.N. (2009). Role of lifestyle and aging on the longitudinal change in cardiorespiratory fitness. *Archives of Internal Medicine*, *169*, 1781-1787. doi: 10.1001/archinternmed.2009.312

Jahanshahi, M., Dirnberger, G., Fuller, R., & Frith, C. D. (2000). The role of the dorsolateral prefrontal cortex in random number generation: A study with positron emission tomography. *NeuroImage*, *12*, 713-725. doi:10.1006/nimg.2000.0647

Jahanshahi, M., Saleem, T., Ho, A. K., Dirnberger, G., & Fuller, R. (2006). Random number generation as an index of controlled processing. *Neuropsychology*, *20*, 391-399. doi:10.1037/0894-4105.20.4.391

Jahanshahi, M., Saleem, T., Ho, A. K, Fuller, R., & Dirnberger, G. (2008). A preliminary investigation of the running digit span as a test of working memory. *Behavioural Neurology*, *20*, 17-25. doi:10.3233/BEN-2008-0212

Jaušovec, N. (2000). Differences in cognitive processes between gifted, intelligent, creative, and average individuals while solving complex problems: An EEG study. *Intelligence*, *28*, 213-237. doi:10.1016/S0160-2896(00)00037-4

Jaušovec, N., & Jaušovec, K. (2005). Differences in induced gamma and upper alpha oscillations in the human brain related to verbal/performance and emotional intelligence. *International Journal of Psychophysiology, 56,* 223-235. doi:10.1016/j.ijpsycho.2004.12.005

Jöbsis, F. F. (1977). Noninvasive, infrared monitoring of cerebral and myocardial oxygen sufficiency and circulatory parameters. *Science, 198,* 1264-1267. doi:10.1126/science.929199

Jonides, J., Schumacher, E. H., Smith, E. E., Lauber, E. J., Awh, E., Minoshima, S., & Koeppe, R. A. (1997). Verbal working memory load affects regional brain activation as measured by PET. *Journal of Cognitive Neuroscience, 9,* 462-75. doi:10.1162/jocn.1997.9.4.462

Jurca, R., Jackson, A. S., LaMonte, M. J., Morrow, J. R. Jr, Blair, S. N., Wareham, N. J., … Laukkanen, R. (2005). Assessing cardiorespiratory fitness without performing exercise testing. *American Journal of Preventive Medicine, 29,* 185-193. http://dx.doi.org/10.1016/j.amepre.2005.06.004

Kahlaoui, K., Di Sante, G., Barbeau, J., Maheux, M., Lesage, F., Ska, B., & Joanette, Y. (2012). Contribution of NIRS to the study of prefrontal cortex for verbal fluency in aging. *Brain and Language, 121,* 164-173. doi:10.1016/j.bandl.2011.11.002

Kameyama, M., Fukuda, M., Uehara, T., & Mikuni, M. (2004). Sex and age dependencies of cerebral blood volume changes during cognitive activation: A multichannel near-infrared spectroscopy study. *NeuroImage, 22,* 1715-1721. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.03.050

Kelly, M. E., Loughrey, D., Lawlor, B. A., Robertson, I. H., Walsh, C., & Brennan, S. (2014). The impact of exercise on the cognitive functioning of healthy older adults: A systematic review and meta-analysis. *Ageing Research Reviews, 15,* 28-43. doi:10.1016/j.arr.2014.05.002

Kieley, J. M., & Hartley, A. A. (1997). Age-related equivalence of identity suppression in the Stroop color-word task. *Psychology and Aging, 12,* 22-29. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0882-7974.12.1.22

Kiphard, E. J., & Schilling, F. (1974). *Körperkoordinationstest Für Kinder: KTK*. Weinheim: Beltz Test.

Kiphard, E. J., & Schilling, F., (2007). *Körperkoordinationstest Für Kinder: KTK*. Göttingen: Beltz Test.

Kirilina, E., Jelzow, A., Heine, A., Niessing, M., Wabnitz, H., Brühl, R., … Tachtsidis, I. (2012). The physiological origin of task-evoked systemic artefacts in functional near infrared spectroscopy. *NeuroImage, 61,* 70-81. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.02.074

Kleim, J. A., Cooper, N. R., & VandenBerg, P. M. (2002). Exercise induces angiogenesis but does not alter movement representations within rat motor cortex. *Brain Research, 934,* 1-6. doi:10.1016/S0006-8993(02)02239-4

Kline, G. M., Porcari, J. P., Hintermeister, R., Freedson, P. S., Ward, A., McCarron, R. F., … Rippe, J. M. (1987). Estimation of VO_2max from a one-mile track walk, gender, age, and body weight. *Medicine & Science in Sports & Exercise, 19,* 253-259.

Klingberg, T. (1998). Concurrent performance of two working memory tasks: Potential mechanisms of interference. *Cerebral Cortex, 8,* 593-601.

Koskas, P., Saad, S., Belqadi, S., & Drunat, O. (2010). Gait analysis with simple and dual-task paradigm in community-dwelling old people attending a geriatric outpatient clinic. *Revue Neurologique, 166,* 321-327. doi:10.1016/j.neurol.2009.07.009

Kramer, A. F., Hahn, S., McAuley, E., Cohen, N. J., Banich, M. T., Harrison, C., … Vakil, E. (2001). Exercise, aging and cognition: Healthy body, healthy mind. In A.D. Fisk & W. Rogers (Eds.), *Human factors interventions for the health care of older adults* (pp. 91–120). Hillsdale, N.J.: Erlbaum.

Kramer, A. F., Humphrey, D. G., Larish, J. F., Logan, G. D., & Strayer, D. L. (1994). Aging and inhibition: Beyond an unitary view of inhibitory processing in attention. *Psychology and Aging,* 9, 491-512. doi: 10.1037/0882-7974.9.4.491

Krampe, R. T., Smolders, C., & Doumas, M. (2014). Leisure sports and postural control: can a black belt protect your balance from aging? *Psychology and aging, 29,* 95-102.

Kriska, A. M., Knowler, W. C., LaPorte, R. E., Drash, A. L., Wing, R. R., Blair, S. N., … Kuller, L. H. (1990). Development of questionnaire to examine relationship of physical activity and diabetes in Pima Indians. *Diabetes Care, 13,* 401-411. https://doi.org/10.2337/diacare.13.4.401

Kriska, A. M., Sandler, R. B., Cauley, J. A., LaPorte, R. E., Hom, D. L., & Pambianco, G. (1988). The assessment of historical physical activity and its relation to adult bone parameters. *American Journal of Epidemiology, 127,* 1053-1063. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aje.a114881

Kwee, I. L., & Nakada, T. (2003). Dorsolateral prefrontal lobe activation declines significantly with age-functional NIRS study. *Journal of Neurology, 250,* 525-529. doi:10.1007/s00415-003-1028-x

Lacour, J. R., & Flandrois, R. (1977). Le rôle du métabolisme aérobie dans l'exercice intense de longue durée. *Journal de Physiologie, 73,* 89-130.

Lamm, C., Fischmeister, F. P. S., & Bauer, H. (2005). Individual differences in brain activity during visuo-spatial processing assessed by slow cortical potentials and LORETA. *Cognitive Brain Research, 25,* 900-912. http://dx.doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.09.025

LaRoche, D. P., Greenleaf, B. L., Croce, R. V., & McGaughy, J. A. (2014). Interaction of age, cognitive function, and gait performance in 50-80-year-olds. *Age, 36*:9693. doi:10.1007/s11357-014-9693-5

Leff, D. R., Orihuela-Espina, F., Elwell, C. E., Athanasiou, T., Delpy, D. T., Darzi, A. W., & Yang, G. Z. (2011). Assessment of the cerebral cortex during motor task behaviours in adults: A systematic review of functional near infrared spectroscopy (fNIRS) studies. *NeuroImage, 54,* 2922-2936. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.10.058

Leh, S. E., Petrides, M., & Strafella, A. P. (2010). The neural circuitry of executive functions in healthy subjects and Parkinson's disease. *Neuropsychopharmacology, 35,* 70-85. doi:10.1038/npp.2009.88

Li, S.-C., & Lindenberger, U. (1999). Cross-level unification: A computational exploration of the link between deterioration of neurotransmitter systems dedifferentiation of cognitive abilities in old age. In L.-G. Nilsson & H.J. Markowitsch (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Memory* (pp. 103-146). Seattle: Hogrefe & Huber.

Li, T., Luo, Q., & Gong, H. (2010). Gender-specific hemodynamics in prefrontal cortex during a verbal working memory task by near-infrared spectroscopy. *Behavioural Brain Research, 209,* 148-153. doi:10.1016/j.bbr.2010.01.033

Limongi, T., Di Sante, G., Ferrari, M., & Quaresima, V. (2009). Detecting mental calculation related frontal cortex oxygenation changes for brain computer interface using multi-channel functional near infrared topography. *International Journal of Bioelectromagnetism, 11,* 86-90.

Lin M-I.B., & Lin, K.H. (2016). Walking while performing working memory tasks changes the prefrontal cortex hemodynamic activations and gait kinematics. *Frontiers in Behavioral Neuroscience, 10*:92. doi:10.3389/fnbeh.2016.00092

Lindenberger, U., Marsiske, M., & Baltes, P. B. (2000). Memorizing while walking: Increase in dual-task costs from young adulthood to old age. *Psychology and Aging, 15,* 417-436. doi:10.1037/0882-7974.15.3.417

Lista, I., & Sorrentino, G. (2010). Biological mechanisms of physical activity in preventing cognitive decline. *Cellular and Molecular Neurobiology, 30,* 493-503. doi:10.1007/s10571-009-9488-x

Lloyd-Fox, S., Blasi, A., & Elwell, C. E. (2010). Illuminating the developing brain: The past, present and future of functional near infrared spectroscopy. *Neuroscience Biobehavioral Reviews, 34,* 269-284. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.07.008

Logan, G. D., Van Zandt, T., Verbruggen, F., & Wagenmakers, E. J. (2014). On the ability to inhibit thought and action: General and special theories of an act of control. *Psychological Review, 121,* 66-95. doi:10.1037/a0035230

Lopez-Lopez, C., LeRoith, D., & Torres-Aleman, I. (2004). Insulin-like growth factor I is required for vessel remodeling in the adult brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*, 9833-9838. doi:10.1073/pnas.0400337101

Lutzler, P., Khoulalene, M., Bekov, K., Lapalus, N., Carlier, V., & Hutzler, P. (2005). Les mécanismes du vieillissement. *Phytothérapie*, *3*, 53-56. doi:10.1007/s10298-005-0069-y

MacLeod, C. M. (1998). Directed forgetting. In J.M. Golding & C.M. MacLeod (Eds.), *Intentional forgetting: Interdisciplinary approaches* (pp. 1-57). Mahwah, NJ: Erlbaum.

McAuley, E., Szabo, A. N., Mailey, E. L., Erickson, K. I., Voss, M., White, S. M., … Kramer, A. F. (2011). Non-exercise estimated cardiorespiratory fitness: Associations with brain structure, cognition, and memory complaints in older adults. *Mental Health and Physical Activity*, *4*, 5-11. http://dx.doi.org/10.1016/j.mhpa.2011.01.001

McCully, K. K., & Hamaoka, T. (2000). Near-infrared spectroscopy: What can it tell us about oxygen saturation in skeletal muscle? *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *28*, 123-127.

Madden, D. J., Turkington, T. G., Provenzale, J. M., Denny, L. L., Langley, L. K., Hawk, T. C., & Coleman, R. E. (2002). Aging and attentional guidance during visual search: Functional neuroanatomy by positron emission tomography. *Psychology and Aging*, *17*, 24-43. doi:10.1037/0882-7974.17.1.24

Maguire, E. A., & Frith, C. D. (2003). Lateral asymmetry in the hippocampal response to the remoteness of autobiographical memories. *The Journal of Neuroscience*, *23*, 5302-5307.

Maidan, I., Nieuwhof, F., Bernad-Elazari, H., Reelick, M. F., Bloem, B. R., Giladi, N., … Mirelman, A. (2016). The role of the frontal lobe in complex walking among patients with Parkinson's disease and healthy older adults: An fNIRS study. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *30*, 963-971. https://doi.org/10.1177/1545968316650426

Mailey, E. L., White, S. M., Wójcicki, T. R., Szabo, A. N., Kramer, A. F., & McAuley, E. (2010). Construct validation of a non-exercise measure of cardiorespiratory fitness in older adults. *BMC Public Health*, *10*:59. doi:10.1186/1471-2458-10-59

Makizako, H., Doi, T., Shimada, H., Park, H., Uemura, K., Yoshida, D., … Suzuki, T. (2013). Relationship between going outdoors daily and activation of the prefrontal cortex during verbal fluency tasks (VFTs) among older adults: A near-infrared spectroscopy study. *Archives of Gerontology and Geriatrics*, *56*, 118-123. doi:10.1016/j.archger.2012.08.017

Mandrick, K. (2013a). *Application de la spectroscopie proche infrarouge dans la discrimination de la charge de travail.* Thèse de doctorat en Sciences du Mouvement Humain - Université de Montpellier 1, France. Retrieved from https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00868844/document

Mandrick, K., Derosiere, G., Dray, G., Coulon, D., Micallef, J. P., & Perrey, S. (2013b). Utilizing slope method as an alternative data analysis for functional near-infrared spectroscopy-derived cerebral hemodynamic responses. *International Journal of Industrial Ergonomics*, *43*, 335-341. doi:10.1016/j.ergon.2013.05.003

Maquestiaux, F. (2012). La simultanéité des actes psychiques : Apports du protocole PRP. *L'Année Psychologique*, *112*, 631-662. doi:10.4074/S0003503312004058

Maquestiaux, F., Hartley, A. A., & Bertsch, J. (2004). Can practice overcome age-related differences in the psychological refractory period effect? *Psychology and Aging*, *19*, 649-667. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0882-7974.19.4.649

Marmeleira, J. (2013). An examination of the mechanisms underlying the effects of physical activity on brain and cognition: A review with implications for research. *European Review of Aging and Physical Activity*, *10*, 83-94. doi:10.1007/s11556-012-0105-5

Mattay, V. S., Fera, F., Tessitore, A., Hariri, A. R., Berman, K. F., Das, S., … Weinberger, D. R. (2006). Neurophysiological correlates of age-related changes in working memory capacity. *Neuroscience Letters*, *392*, 32-37. doi:10.1016/j.neulet.2005.09. 025

Meulenbroek, O., Petersson, K. M., Voermans, N., Weber, B., & Fernández, G. (2004). Age differences in neural correlates of route encoding and route recognition. *NeuroImage*, *22*, 1503-1514. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.04.007

Micheloyannis, S., Pachou, E., Stam, C. J., Vourkas, M., Erimaki, S., & Tsirka, V. (2006). Using graph theoretical analysis of multi-channel EEG to evaluate the neural efficiency hypothesis. *Neuroscience Letters*, *402*, 273-277. doi:10.1016/j.neulet.2006.04.006

Miyake, A., & Friedman, N. P. (2012). The nature and organization of individual differences in executive functions: Four general conclusions. *Current Directions in Psychological Sciences, 21*, 8-14. doi:10.1177/0963721411429458

Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex "Frontal Lobe" tasks: A latent variable analysis. *Cognitive Psychology, 41*, 49-100. doi:10.1006/cogp.1999.0734

Miyake, A., & Shah, P. (1999). Toward unified theories of working memory: Emerging general consensus, unresolved theoretical issues, and future research directions. In A. Miyake & P. Shah (Eds.), *Models of working memory: Mechanisms of active maintenance and executive control* (pp. 442-481). New York, NY: Cambridge University Press.

Mokdad, A. H., Marks, J. S., Stroup, D. F., & Gerberding, J. L. (2004). Actual causes of death in the United States, 2000. *Jama, 291,* 1238-1245. doi:10.1001/jama. 291.10. 1238

Molteni, E., Contini, D., Caffini, M., Baselli, G., Spinelli, L., Cubeddu, R., … Torricelli, A. (2012). Load-dependent brain activation assessed by time-domain functional near-infrared spectroscopy during a working memory task with graded levels of difficulty. *Journal of Biomedical Optics, 17,* 056005. doi:10.1117/1.JBO.17.5.056005

Montero, D., Vinet, A., & Roberts, C. K. (2015). Effect of combined aerobic and resistance training versus aerobic training on arterial stiffness. *International Journal of Cardiology, 178,* 69-76. doi:10.1016/j.ijcard.2014.10.147

Morris, N., & Jones, D. M. (1990). Memory updating in working memory: The role of the central executive. *British Journal of Psychology, 81,* 111-121. doi:10.1111/j.2044-8295.1990.tb02349.x

Muir, S. W., Speechley, M., Wells, J., Borrie, M., Gopaul, K., & Montero-Odasso, M. (2012). Gait assessment in mild cognitive impairment and Alzheimer's disease: The effect of dual-task challenges across the cognitive spectrum. *Gait & Posture, 35,* 96-100. doi:10.1016/j.gaitpost.2011.08.014

Mutter, S. A., Naylor, J. C., & Patterson, E. R. (2005). The effects of age and task context on Stroop task performance. *Memory & Cognition, 33,* 514-530. doi:10.3758/BF03193068

Nagel, I. E., Preuschhof, C., Li, S. C., Nyberg, L., Bäckman, L., Lindenberger, U., & Heekeren, H. R. (2011). Load modulation of BOLD response and connectivity predicts working memory performance in younger and older adults. *Journal of Cognitive Neuroscience, 23,* 2030-2045. doi:10.1162/jocn.2010.21560

Nascimento, C. M., Pereira, J. R., de Andrade, L. P., Garuffi, M., Talib, L. L., Forlenza, O. V., … Stella, F. (2014). Physical exercise in MCI elderly promotes reduction of pro-inflammatory cytokines and improvements on cognition and BDNF peripheral levels. *Current Alzheimer Research, 11,* 799-805.

Netz, Y., Dwolatzky, T., Zinker, Y., Argov, E., & Agmon, R. (2011). Aerobic fitness and multidomain cognitive function in advanced age. *International Psychogeriatrics, 23,* 114-124. doi:10.1017/S1041610210000797

Neubauer, A. C., & Fink, A. (2009). Intelligence and neural efficiency. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 33,* 1004-1023. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.04.001

Neubauer, A. C., Fink, A., & Schrausser, D. G. (2002). Intelligence and neural efficiency: The influence of task content and sex on the brain–IQ relationship. *Intelligence, 30,* 515-536. http://dx.doi.org/10.1016/S0160-2896(02)00091-0

Neubauer, A. C., Grabner, R. H., Fink, A., & Neuper, C. (2005). Intelligence and neural efficiency: Further evidence of the influence of task content and sex on the brain–IQ relationship. *Cognitive Brain Research, 25,* 217-225. http://dx.doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.05.011

Nielson, K. A., Langenecker, S. A., & Garavan, H. (2002). Differences in the functional neuroanatomy of inhibitory control across the adult life span. *Psychology and Aging*, *17*, 56-71. doi:10.1037/0882-7974.17.1.56

Nigg, J. T. (2000). On inhibition/disinhibition in developmental psychopathology: Views from cognitive and personality psychology and a working inhibition taxonomy. *Psychological Bulletin*, *126*, 220-246. doi:10.1037/0033-2909.126.2.220

Norman, D. A., & Shallice, T. (1986). Attention to action: Willed and automatic control of behavior. In R.J. Davidson, G.E. Schwartz, & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and self-regulation: Advances in research and theor*y (Vol. 4, pp. 1–18). New York, NY: Plenum.

Norton, K., Norton, L., Sadgrove, D. (2010). Position statement on physical activity and exercise intensity terminology. *Journal of Science and Medicine in Sport*, *13*, 496-502. doi: 10.1016/j.jsams.2009.09.008

Niu, H.J., Li, X., Chen, Y.J., Ma, C., Zhang, J.Y., & Zhang, Z.J. (2013). Reduced frontal activation during a working memory task in mild cognitive impairment: a non-invasive near-infrared spectroscopy study. *CNS Neuroscience & Therapeutics*, *19*, 125-131. doi: 10.1111/cns.12046

Nyberg, L., Dahlin, E., Stigsdotter Neely, A., & Bäckman, L. (2009). Neural correlates of variable working memory load across adult age and skill: Dissociative patterns within the fronto-parietal network. *Scandinavian Journal of Psychology*, *50*, 41-46. doi:10.1111/j.1467-9450.2008.00678.x

Obayashi, S., & Hara, Y. (2013). Hypofrontal activity during word retrieval in older adults: A near-infrared spectroscopy study. *Neuropsychologia*, *51*, 418-424. doi:10.1016/j.neuropsychologia. 2012.11.023

Obrig, H., & Villringer, A. (2003). Beyond the visible - Imaging the human brain with light. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, *23*, 1-18. https://doi.org/10.1097/01.WCB.0000043472.45775.29

Ogawa, T., Spina, R.J., Martin, W.H., Kohrt, W.M., Schechtman, K.B., Holloszy, J.O., Ehsani, A.A. (1992). Effects of aging, sex, and physical training on cardiovascular responses to exercise. *Circulation*, *86*, 494-503.

Ohsugi, H., Ohgi, S., Shigemori, K., & Schneider, E. B. (2013). Differences in dual-task performance and prefrontal cortex activation between younger and older adults. *BMC Neuroscience*, *14*, 10. doi:10.1186/1471-2202-14-10

Oja, P., Laukkanen, R., Pasanen, M., Tyry, T., & Vuori, I. (1991). A 2-km walking test for assessing the cardiorespiratory fitness of healthy adults. *International Journal of Sports Medicine*, *12*, 356-362. doi:10.1055/s-2007-1024694

Okamoto, M., Dan, H., Sakamoto, K., Takeo, K., Shimizu, K., Kohno, S., … Dan, I. (2004). Three-dimensional probabilistic anatomical cranio-cerebral correlation via the international 10-20 system oriented for transcranial functional brain mapping. *NeuroImage*, *21*, 99-111. http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.08.026

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*, 97-113. http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4

Orihuela-Espina, F., Leff, D. R., James, D. R., Darzi, A. W., & Yang, G. Z. (2010). Quality control and assurance in functional near infrared spectroscopy (fNIRS) experimentation. *Physics in Medicine and Biology*, *55*, 3701-3724. doi:10.1088/0031-9155/55/13/009

Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., & Bullmore, E. (2005). N-back working memory paradigm: A meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, *25*, 46-59. doi:10.1002/hbm.20131

Palladino, P., & De Beni, R. (1999). Working memory in aging: Maintenance and suppression. *Aging*, *11*, 301-306. doi:10.1007/BF03339804

Pardo, J. V., Pardo P. J., Janer, K. W., & Raichle, M. E. (1990). The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *87*, 256-259.

Park, D. C., & Hedden, T. (2001). Working memory and aging. In M. Naveh-Benjamin, M. Moscovitch & H.L.I. Roediger (Eds.), *Perspectives on Human Memory and Cognitive Aging. Essays in Honour of Fergus Craik* (pp. 148-160). New York, NY: Psychology Press.

Park, D. C., Polk, T. A., Mikels, J. A., Taylor, S. F., & Marshuetz, C. (2001). Cerebral aging: Integration of brain and behavioral models of cognitive function. *Dialogues in Clinical Neuroscience, 3,* 151-165.

Park, D. C., & Reuter-Lorenz, P. (2009). The adaptive brain: Aging and neurocognitive scaffolding. *Annual Review of Psychology, 60,* 173-196. doi:10.1146/annurev.psych.59.103006.093656

Pashler, H. (1994). Dual-task interference in simple tasks: Data and theory. *Psychological Bulletin, 116,* 220-244. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0033-2909.116.2.220

Patel, P., Lamar, M., & Bhatt, T. (2014). Effect of type of cognitive task and walking speed on cognitive-motor interference during dual-task walking. *Neuroscience, 260,* 140-148. doi:10.1016/j.neuroscience. 2013. 12.016

Peng, K., Nguyen, D. K., Tayah, T., Vannasing, P., Tremblay, J., Sawan, M., … Pouliot, P. (2013). fNIRS-EEG study of focal interictal epileptiform discharges. *Epilepsy Research, 108,* 491-505. doi:10.1016/j.eplepsyres.2013.12.011

Perrey, S. (2008). Non-invasive NIR spectroscopy of human brain function during exercise. *Methods, 45,* 289-299. doi:10.1016/j.ymeth.2008.04.005

Petersen, S. E., van Mier, H., Fiez, J. A., & Raichle, M. E. (1998). The effects of practice on the functional anatomy of task performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95,* 853-860.

Petrella, R. J., & Wight, D. (2000). An office-based instrument for exercise counseling and prescription in primary care. The Step Test Exercise Prescription (STEP). *Archives of Family Medicine, 9,* 339-344.

Plummer, P., Zukowski, L. A., Giuliani, C., Hall, A. M., & Zurakowski, D. (2015). Effects of physical exercise interventions on gait-related dual-task interference in older adults: A systematic review and meta-analysis. *Gerontology, 62,* 94-117. doi:10.1159/000371577

Pollack, I., Johnson, L. B., & Knaff, P. R. (1959). Running memory span. *Journal of Experimental Psychology, 57,* 137-146. doi:10.1037/h0046137

Raz, N., Lindenberger, U., Rodrigue, K. M., Kennedy, K. M., Head, D., Williamson, A., … Acker, J. D. (2005). Regional brain changes in aging healthy adults: General trends, individual differences and modifiers. *Cerebral Cortex, 15,* 1676-1689. doi:10.1093/cercor/bhi044

Reuter-Lorenz, P. A., & Cappell, K. A. (2008). Neurocognitive aging and the compensation hypothesis. *Current Directions in Psychological Science, 17,* 177-182. doi:10.1111/j.1467-8721.2008.00570.x

Reuter-Lorenz, P. A., Jonides, J., Smith, E. E., Hartley, A., Miller, A., Marshuetz, C., & Koeppe, R. A. (2000). Age differences in the frontal lateralization of verbal and spatial working memory revealed by PET. *Journal of Cognitive Neuroscience, 12,* 174-187. doi:10.1162/089892900561814

Reuter-Lorenz, P. A., & Lustig, C. (2005). Brain aging: Reorganizing discoveries about the aging mind. *Current Opinion in Neurobiology, 15,* 245-251. doi:10.1016/j.conb.2005.03.016

Reuter-Lorenz, P. A., & Park, D. C. (2010). Human neuroscience and the aging mind: A new look at old problems. *The Journals of Gerontology, Series B, Psychological Sciences and Social Sciences, 65,* 405-415. doi:10.1093/geronb/gbq035

Rikli, R. E., & Jones, C. J. (1999a). Development and validation of a functional fitness test for comunity-residing older adults. *Journal of Aging and Physical Activity, 7,* 129-161. http://dx.doi.org/10.1123/japa.7.2.129

Rikli, R. E., & Jones, C. J. (1999b). Functional fitness normative scores for comunity-residing older adults, Ages 60-94. *Journal of Aging and Physical Activity, 7,* 162-181. http://dx.doi.org/10.1123/japa.7.2.162

Robert, L. (2004). Mécanismes et mesure du vieillissement. *Immuno-analyse & Biologie Spécialisée, 19*, 215-218. http://dx.doi.org/10.1016/j.immbio.2004.05.003

Rose, M. R. (1991). *Evolutionary biology of aging.* New York, NY: Oxford University Press.

Rowe, J. W., & Kahn, R. L. (1997). Successful aging. *The Gerontologist, 37*, 433-440. doi:10.1093/geront/37.4.433

Rush, B. K., Barch, D. M., & Braver, T. S. (2006). Accounting for cognitive aging: Context processing, inhibition or processing speed? *Aging, Neuropsychology and Cognition, 13*, 588-610. doi:10.1080/13825580600680703

Rypma, B., & D'Esposito, M. (2000). Isolating the neural mechanisms of age-related changes in human working memory. *Nature Neuroscience, 3*, 509-515. doi:10.1038/74889

Rzewnicki, R., Vanden Auweele, Y., & De Bourdeaudhuij, I. (2003). Addressing overreporting on the International Physical Activity Questionnaire (IPAQ) telephone survey with a population sample. *Public Health Nutrition, 6*, 299-305. doi:10.1079/PHN2002427

Safonova, L. P., Michalos, A., Wolf, U., Wolf, M., Hueber, D. M., Choi, J. H., … Gratton, E. (2004). Age-correlated changes in cerebral hemodynamics assessed by near-infrared spectroscopy. *Archives of Gerontology and Geriatrics, 39*, 207-225. http://dx.doi.org/10.1016/j.archger.2004.03.007

Salmon, E., Van Der Linden, M., Collette, F., Delfiore, G., Maquet, P., Degueldre, C., … Franck, G. (1996). Regional brain activity during working memory tasks. *Brain, 119*, 1617-1625. https://doi.org/10.1093/brain/119.5.1617

Sato, H., Yahata, N., Funane, T., Takizawa, R., Katura, T., Atsumori, H., … Kasai, K. (2013). A NIRS-fMRI investigation of prefrontal cortex activity during a working memory task. *NeuroImage, 83*, 158-173. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.06.043

Schmidt, W., Endres, M., Dimeo, F., & Jungehulsing, G. J. (2013). Train the vessel, gain the brain: Physical activity and vessel function and the impact on stroke prevention and outcome in cerebrovascular disease. *Cerebrovascular Diseases, 35*, 303-312. doi:10.1159/000347061

Schneider-Garces, N. J., Gordon, B. A., Brumback-Peltz, C. R., Shin, E., Lee, Y., Sutton, B. P., … Fabiani, M. (2010). Span, CRUNCH, and beyond: Working memory capacity and the aging brain. *Journal of Cognitive Neuroscience, 22*, 655-669. doi:10.1162/jocn.2009.21230

Scholkmann, F., Kleiser, S., Metz, A. J., Zimmermann, R., Mata Pavia, J., Wolf, U., & Wolf, M. (2014). A review on continuous wave functional near-infrared spectroscopy and imaging instrumentation and methodology. *NeuroImage, 85*, 6-27. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.05.004

Scholkmann, F., Spichtig, S., Muehlemann, T., & Wolf, M. (2010). How to detect and reduce movement artifacts in near-infrared imaging using moving standard deviation and spline interpolation. *Physiological Measurement, 31*, 649-662. doi:10.1088/0967-3334/31/5/004

Schroeter, M. L., Zysset, S., Kruggel, F., & von Cramon, D. Y. (2003). Age dependency of the hemodynamic response as measured by functional near-infrared spectroscopy. *NeuroImage, 19*, 555-564. doi:10.1016/S1053-8119(03)00155-1

Schulz, L. O., Harper, I. T., Smith, C. J., Kriska, A. M., & Ravussin, E. (1994). Energy intake and physical activity in Pima Indians: Comparison with energy expenditure measured by doubly-labeled water. *Obesity, 2*, 541–548. doi:10.1002/j.1550-8528.1994.tb00103.x

Sego, S. A., Golding, J. M., & Gottlob, L. R. (2006). Directed forgetting in older adults using the item and list methods. *Aging, Neuropsychology and Cognition, 13*, 95-114. http://dx.doi.org/10.1080/138255890968682

Seidler, R. D., Alberts, J. L., Stelmach, G. E. (2002). Changes in multi-joint performance with age. *Motor Control, 6*, 19-31.

Shephard, R. J. (2003). Limits to the measurement of habitual physical activity by questionnaires. *British Journal of Sports Medicine, 37*, 197-206. doi:10.1136/bjsm.37.3.197

Shephard, R. J., & Balady, G. J. (1999). Exercise as cardiovascular therapy. *Circulation, 99*, 963-972. doi:10.1161/01.CIR.99.7.963

Sheppard, J. M., & Young, W. B. (2006). Agility literature review: Classifications, training and testing. *Journal of Sports Sciences, 24*, 919-932. http://dx.doi.org/10.1080/02640410500457109

Shvartz, E., & Reibold, R. C. (1990). Aerobic fitness norms for males and females aged 6 to 75 years: A review. *Aviation, Space, and Environmental Medicine, 61*, 3-11.

Sidney, K. H, Shephard, R. J. (1977). Perception of exertion in the elderly, effects of aging, mode of exercise and physical training. *Perceptual and Motor Skills, 44*, 999-1010. doi:10.2466/pms.1977.44.3.999

Simon, J. R., & Berbaum, K. (1990). Effect of conflicting cues on information processing: The 'Stroop effect' vs the 'Simon effect'. *Acta Psychologica, 73*, 159-170. doi:10.1016/0001-6918(90)90077-S

Simson, R., Vaughan, H. G., & Ritter, W. (1977). The scalp topography of potentials in auditory and visual Go/NoGo tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 43*, 864-875. doi:10.1016/0013-4694(77)90009-8

Smiley-Oyen, A. L., Lowry, K. A., Francois, S. J., Kohut, M. L., & Ekkekakis, P. (2008). Exercise, fitness, and neurocognitive function in older adults: The "selective improvement" and "cardiovascular fitness" hypotheses. *Annals of Behavioral Medicine, 36*, 280-291. doi:10.1007/s12160-008-9064-5

Smith, P. J., Blumenthal, J. A., Hoffman, B. M., Cooper, H., Strauman, T. A., Welsh-Bohmer, K., … Sherwood, A. (2010). Aerobic exercise and neurocognitive performance: A meta-analytic review of randomized controlled trials. *Psychosomatic Medicine, 72*, 239-252. doi:10.1097/PSY.0b013e3181d14633

Sorel, O., & Pennequin, V. (2008). Aging of the planning process: The role of executive functioning. *Brain and Cognition, 66*, 196-201. http://dx.doi.org/10.1016/j.bandc.2007.07.006

Sparrow, W. A., Bradshaw, E. J., Lamoureux, E., Tirosh, O. (2002). Ageing effects on the attention demands of walking. *Human Movement Science, 21*, 961-972. http://doi.org/10.1016/S0167-9457 (02)00154-9

Sparrow, W. A., Begg, R. K., & Parker, S. (2006). Aging effects on visual reaction time in a single task condition and when treadmill walking. *Motor Control, 10*, 201-211. http://dx.doi.org/10.1123/mcj.10.3.201

Spatt, J., & Goldenberg, G. (1993). Components of random generation by normal subjects and patients with dysexecutive syndrome. *Brain and Cognition, 23*, 231-242. http://dx.doi.org/10.1006/brcg.1993.1057

Stanislaw, H., & Todorov, N. (1999). Calculation of signal detection theory measures. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 31*, 137-149. doi:10.3758/BF03207704

Stebbins, G. T., Carrillo, M. C., Dorfman, J., Dirksen, C., Desmond, J. E., Turner, D. A., … Gabrieli, J. D. (2002). Aging effects on memory encoding in the frontal lobes. *Psychology and Aging, 17*, 44-55. http://psycnet.apa.org/doi/10.1037/0882-7974.17.1.44

Steppan, J., Sikka, G., Jandu, S., Barodka, V., Halushka, M. K., Flavahan, N. A. … Santhanam, L. (2014). Exercise, vascular stiffness, and tissue transglutaminase. *Journal of the American Heart Association, 3*:e000599. doi:10.1161/JAHA.113.000599

Strangman, G., Boas, D. A., & Sutton, J. P. (2002). Non-invasive neuroimaging using near-infrared light. *Biological Psychiatry, 52*, 679-693. doi:10.1016/S0006-3223(02)01550-0

Strangman, G., Franceschini, M. A., & Boas, D. A. (2003). Factors affecting the accuracy of near-infrared spectroscopy concentration calculations for focal changes in oxygenation parameters. *NeuroImage, 18*, 865-879. http://dx.doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00021-1

Strobach, T., Schütz, A., & Schubert, T. (2015). On the importance of Task1 and error performance measures in PRP dual-task studies. *Frontiers in Psychology*. *6*:403. doi:10.3389/fpsyg.2015.00403

Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, *18*, 643-662.

Tachtsidis, I., Elwell, C. E., Leung, T. S., Lee, C. W., Smith, M., & Delpy, D. T. (2004). Investigation of cerebral haemodynamics by near-infrared spectroscopy in young healthy volunteers reveals posture-dependent spontaneous oscillations. *Physiological Measurement*, *25*, 437- 445. https://doi.org/10.1088/0967-3334/25/2/003

Tachtsidis, I., & Scholkmann, F. (2016). False positives and false negatives in functional near-infrared spectroscopy: Issues, challenges, and the way forward. *Neurophotonics*, *3*:031405. doi:10.1117/1.NPh.3.3.031405

Takano, T., Tian, G. F., Peng, W., Lou, N., Libionka, W., Han, X., & Nedergaard, M. (2006). Astrocyte-mediated control of cerebral blood flow. *Nature Neuroscience*, *9*, 260-267. doi:10.1038/nn1623

Tanaka, H., Dinenno, F. A., Monahan, K. D., Clevenger, C. M., DeSouza, C. A., & Seals, D. R. (2000). Aging, habitual exercise, and dynamic arterial compliance. *Circulation*, *102*, 1270-1275. doi:10.1161/01.CIR.102.11.1270

Tang, P. F., & Woollacott, M. H. (1996). Balance control in the elderly. In A.M. Bronstein, T. Brandt, M.H. Woollacott & J.G. Nutt (Eds.), *Clinical Disorders of Balance, Posture and Gait* (pp. 385-403). London: Arnold.

Tarantini, S., Tran, C.H.T., Gordon, G.R., Ungvari, Z., Csiszar, A. (2017). Impaired neurovascular coupling in aging and Alzheimer's disease: Contribution of astrocyte dysfunction and endothelial impairment to cognitive decline. *Experimental Gerontology*, *94*, 52-58. doi: 10.1016/j.exger.2016.11.004

Thorin-Trescases, N., Voghel, G., Farhat, N., Drouin, A., Gendron, M. E., & Thorin, E. (2010). Âge et stress oxydant vers un déséquilibre irréversible de l'homéostasie endothéliale. *Medecine/Sciences*, *26*, 875-880. doi:10.1051/medsci/20102610875

Tiffin, J., & Asher, E. J. (1948) The Purdue Pegboard: Norms and studies of reliability and validity. *Journal of Applied Psychology*, *32*, 234-247.

Touvier, M., Bertrais, S., Charreire, H., Vergnaud, A. C., Hercberg, S., & Oppert, J. M. (2010). Changes in leisure-time physical activity and sedentary behaviour at retirement: A prospective study in middle-aged French subjects. *International Journal of Behavioral Nutrition and Physical Activity*, *7*:14. doi:10.1186/1479-5868-7-14

Towse, J. N., & Neil, D. (1998). Analyzing human random generation behavior: A review of methods used and a computer program for describing performance. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *30*, 583-591. doi:10.3758/BF03209475

Towse, J. N., & Valentine, J. D. (1997). Random generation of numbers: A search for underlying processes. *European Journal of Cognitive Psychology*, *9*, 381-400. doi:10.1080/713752566

Turner, G. R., & Spreng, R. N. (2012). Executive functions and neurocognitive aging: Dissociable patterns of brain activity. *Neurobiology of Aging*, *33*, 826.e1–826.e13. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2011.06.005

Vaitkevicius, P. V., Fleg, J. L., Engel, J. H., O'Connor, F. C., Wright, J. G., Lakatta, L. E., … Lakatta, E. G. (1993). Effects of age and aerobic capacity on arterial stiffness in healthy adults. *Circulation*, *88*, 1456-1462. doi:10.1161/01. CIR.88.4.1456

Vallesi, A., Stuss, D. T., McIntosh, A. R., & Picton, T. W. (2009). Age-related differences in processing irrelevant information: Evidence from event-related potentials. *Neuropsychologia*, *47*, 577-586. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.10.018

Van Der Linden, M., Beerten, A., & Pesenti, M. (1998). Age-related differences in random generation. *Brain and Cognition*, *38*, 1-16. doi:10.1006/brcg.1997.0969

Van Der Linden, M., Brédart, S., & Beerten, A. (1994). Age-related differences in updating working memory. *British Journal of Psychology*, *85*, 145-152. doi:10.1111/j.2044-8295.1994.tb02514.x

Van Der Linden, M., Collette, F., Salmon, E., Delfiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., & Franck, G. (1999). The neural correlates of updating information in verbal working memory. *Memory, 7,* 549-560. doi:10.1080/096582199387742

Van Impe, A., Coxon, J. P., Goble, D. J., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2011). Age-related changes in brain activation underlying single- and dual-task performance: Visuomanual drawing and mental arithmetic. *Neuropsychologia, 49,* 2400-2409. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.04.016

Vandewalle, H. (2004). Oxygen uptake and maximal oxygen uptake: Interests and limits of their measurements. *Annales de Réadaptation et de Médecine Physique, 47,* 243-257. doi:10.1016/j.annrmp.2004.05.014

Verbruggen, F., & Logan, G. D. (2009). Models of response inhibition in the stop-signal and stop-change paradigms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 33,* 647-661. doi:10.1016/ j.neubiorev. 2008. 08.014

Verhaeghen, P., & Basak, C. (2005). Ageing and switching of the focus of attention in working memory: Results from a modified *N*-back task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, Section A, Human Experimental Psy*chology, *58,* 134-154. http://dx.doi.org/10.1080/02724980443000241

Vermeij, A., Kessels, R. P., Heskamp, L., Simons, E. M., Dautzenberg, P. L., & Claassen, J. A. (2016). Prefrontal activation may predict working-memory training gain in normal aging and mild cognitive impairment. *Brain Imaging and Beh*avior. First Online 3 February. doi:10.1007/s11682-016-9508-7

Vermeij, A., van Beek, A. H., Olde Rikkert, M. G., Claassen, J. A., & Kessels, R. P. (2012). Effects of aging on cerebral oxygenation during working-memory performance: A functional near-infrared spectroscopy study. *PLoS ONE, 7*:e46210. doi:10.1371/ journal.pone.0046210

Vermeij, A., van Beek, A. H., Reijs, B. L., Claassen, J. A., & Kessels, R. P. (2014). An exploratory study of the effects of spatial working-memory load on prefrontal activation in low- and high-performing elderly. *Frontiers in Aging Neuro*science, *6*:303. doi:10.3389/fnagi.2014.00303

Villringer, A., & Chance, B. (1997). Non-invasive optical spectroscopy and imaging of human brain function. *Trends in Neurosciences, 20,* 435-442. doi:10.1016/S0166-2236(97)01132-6

Voelcker-Rehage, C., Godde, B., & Staudinger, U. M. (2010). Physical and motor fitness are both related to cognition in old age. *European Journal of Neuroscience, 31,* 167-176. doi:10.1111/j.1460-9568.2009.07014.x

Voelcker-Rehage, C., & Niemann, C. (2013). Structural and functional brain changes related to different types of physical activity across the life span. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 37,* 2268-2295. doi:10.1016/j.neubiorev.2013.01.028

Voss, M. W., Vivar, C., Kramer, A. F., & van Praag, H. (2013). Bridging animal and human models of exercise-induced brain plasticity. *Trends in Cognitive Sciences, 17,* 525-544. doi:10.1016/j.tics.2013.08. 001

Wang, X., Pi, Y., Chen, P., Liu, Y., Wang, R., & Chan, C. (2015). Cognitive motor interference for preventing falls in older adults: A systematic review and meta-analysis of randomised controlled trials. *Age and Ageing, 44,* 205-212. doi:10.1093/ageing/afu175

Watanabe, H., Homae, F., Nakano, T., & Taga, G. (2008). Functional activation in diverse regions of the developing brain of human infants. *NeuroImage, 43,* 346-357. doi:10.1016/j.neuroimage. 2008.07.014

Weale, R. A. (1993). Have human biological functions evolved in support of life-span? *Mechanisms of Ageing and Development, 69,* 65-77. doi:10.1016/0047-6374(93)90072-Y

Werner, C., Fürster, T., Widmann, T., Pöss, J., Roggia, C., Hanhoun, M., . . . Kindermann, W. (2009). Physical exercise prevents cellular senescence in circulating leukocytes and in the vessel wall. *Circulation, 120,* 2438-2447.

Wickens, C. D. (1992). *Engineering psychology and human performance*. New York, NY: Routledge.

Wilkinson, A. J., & Yang, L. (2016). Inhibition plasticity in older adults: Practice and transfer effects using a multiple task approach. *Neural Plasticity*, article ID 9696402. http://dx.doi.org/10.1155/2016/9696402

Woollacott, M., & Shumway-Cook, A. (2002). Attention and the control of posture and gait: A review of an emerging area of research. *Gait & Posture*, *16*, 1-14. http://dx.doi.org/10.1016/S0966-6362(01)00156-4

Wray, S., Cope, M., Delpy, D. T., Wyatt, J. S., & Reynolds, E. O. R. (1988). Characterization of the near infrared absorption spectra of cytochrome aa3 and haemoglobin for the non-invasive monitoring of cerebral oxygenation. *Biochimica et Biophysica Acta*, *933*, 184-192. doi:10.1016/0005-2728(88)90069-2

Yeung, M.K., Sze, S.L., Woo, J., Kwok, T., Shum, D.H., Yu, R., & Chan, A.S. (2016). Reduced frontal activations at high working memory load in mild cognitive impairment: Near-Infrared Spectroscopy. *Dementia and Geriatric Cognitive Disorders*, *42*, 278-296. doi:10.1159/000450993

Yogev-Seligmann, G., Hausdorff, J. M., & Giladi, N. (2008). The role of executive function and attention in gait. *Movement Disorders*, *23*, 329-342. doi:10.1002/mds.21720

Young, J., Angevaren, M., Rusted, J., & Tabet, N. (2015). Aerobic exercise to improve cognitive function in older people without known cognitive impairment. *Cochrane Database Systematic Reviews*, *4*:CD005381. doi:10.1002/14651858.CD005381. pub4

Zacks, R. T., & Hasher, L. (1994). Directed ignoring: Inhibitory regulation of working memory. In D. Dagenbach & T.H. Carr (Eds.), *Inhibitory processes in attention, memory, and language* (pp. 241 - 264). San Diego, CA: Academic Press.

Zeef, E. J., Sonke, C. J., Kok, A., Buiten, M. M., & Kenemans, J. L. (1996). Perceptual factors affecting age-related differences in focused attention: Performance and psychophysiological analyses. *Psychophysiology*, *33*, 555-565. doi:10.1111/j.1469-8986.1996.tb02432.x

ANNEXES

Annexe : 1 L'échelle de Jackson

Consigne : Cochez la case qui décrit le mieux votre niveau d'activité physique durant les 6 derniers mois.

VOTRE CONDITION PHYSIQUE ACTUELLE : choisissez seulement une réponse pour évaluer votre niveau actuel de condition physique :	
I. Je ne pratique pas régulièrement d'activité physique ou sportive de manière programmée :	
☐ **(0)**	J'évite la marche ou l'exercice physique (par exemple, j'utilise toujours l'ascenseur plutôt que les escaliers, j'utilise plutôt la voiture quand c'est possible au lieu de la marche).
☐ **(1)**	Je marche pour le plaisir (promenade), j'utilise habituellement l'escalier, je fais de temps en temps de l'exercice, suffisamment pour être légèrement essoufflé (e) ou transpirer.
II. Je pratique régulièrement des activités de loisir ou de travail entraînant une dépense physique modérée, comme le golf, l'équitation, la gymnastique, le tennis de table, le bowling ou le jardinage :	
☐ **(2)**	10 à 60 minutes par semaine
☐ **(3)**	Plus d'une heure par semaine
III. Je pratique régulièrement des exercices physiques fatigants (comme la course, le jogging, la natation, le cyclisme, l'aviron, le saut à la corde, la course sur tapis roulant) ou je pratique des activités vigoureuses de type aérobie (comme le tennis, le basketball, ou le handball) :	
☐ **(4)**	Je cours moins de 1,6 km par semaine ou je pratique moins de 30 minutes par semaine une activité physique comparable.
☐ **(5)**	Je cours de 1,6 à 8 km par semaine ou je pratique de 30 à 60 minutes par semaine une activité physique comparable.
☐ **(6)**	Je cours de 8 à 16 km par semaine ou je pratique de 1 à 3 heures par semaine une activité physique comparable.
☐ **(7)**	Je cours plus de 16 km par semaine ou je pratique plus de 3 heures par semaine une activité physique comparable.

Annexe 2 : Questionnaire HLAQ

Veuillez cocher les **huit activités physiques** que vous avez **le plus pratiquées au cours de votre vie** parmi la liste des activités physiques listées ci-dessous. Les activités pratiquées dans le cadre des enseignements d'éducation physique et des activités professionnelles ne doivent pas être prises en compte. Si une ou plusieurs de ces activités physiques ne figure(nt) pas dans le tableau veuillez la ou les inscrire dans les cases A90 à A93. Si vous avez pratiqué moins de huit activités physiques, veuillez simplement indiquer celles que vous avez pratiquées.

Code	Activité		Code	Activité		Code	Activité	
A1	Aérobic	☐	A24	Deltaplane	☐	A47	Jonglage	☐
A2	Aquagym	☐	A25	Equitation	☐	A48	Lutte libre	☐
A3	Arts martiaux (judo, karaté)	☐	A26	Escalade	☐	A49	Marche, léger	☐
A4	Athlétisme (lancers)	☐	A27	Escrime	☐	A50	Marche, modéré	☐
A5	Athlétisme (sauts)	☐	A28	Etirements	☐	A51	Marche, vigoureux	☐
A6	Athlétisme (courses)	☐	A29	Fléchettes	☐	A52	Motocross	☐
A7	Aviron (compétition)	☐	A30	Football (compétition)	☐	A53	Musculation, léger	☐
A8	Aviron (loisir)	☐	A31	Football (loisir)	☐	A54	Musculation, modéré	☐
A9	Badminton (compétition)	☐	A32	Frisbee	☐	A55	Musculation, vigoureux	☐
A10	Badminton (loisir)	☐	A33	Golf	☐	A56	Natation, léger	☐
A11	Basketball (compétition)	☐	A34	Gymnastique, modéré	☐	A57	Natation, modéré	☐
A12	Basketball (loisir)	☐	A35	Gymnastique, vigoureux	☐	A58	Natation, vigoureux	☐
A13	Billard	☐	A36	Gymnastique sportive	☐	A59	Natation synchronisée	☐
A14	Bowling	☐	A37	Haltérophilie	☐	A60	Parachutisme	☐
A15	Boxe	☐	A38	Handball	☐	A61	Patinage sur route	☐
A16	Canoë-kayak (compétition)	☐	A39	Hata yoga	☐	A62	Patinage sur glace	☐
A17	Canoë-kayak (loisir)	☐	A40	Hockey sur gazon	☐	A63	Pêche	☐
A18	Chasse	☐	A41	Hockey sur glace	☐	A64	Pétanque, Lyonnaise	☐
A19	Course d'orientation	☐	A42	Jardinage extérieur (léger)	☐	A65	Plongée avec tuba	☐
A20	Cyclisme, léger	☐	A43	Jardinage extérieur (vigoureux)	☐	A66	Plongée sous-marine	☐
A21	Cyclisme, modéré	☐	A44	Jogging, léger	☐	A67	Randonnée pédestre	☐
A22	Cyclisme, vigoureux	☐	A45	Jogging, modéré	☐	A68	Marche en raquettes	☐
A23	Danse	☐	A46	Jogging, vigoureux	☐	A69	Roller / Skate	☐

Code	Activité		Code	Activité		Code	Activité	
A70	Rugby	☐	A78	Sports de voile (compétition)	☐	A86	Trampoline	☐
A71	Ski alpin, léger	☐	A79	Sports de voile (loisir)	☐	A87	Volleyball (compétition)	☐
A72	Ski alpin, modéré	☐	A80	Squash	☐	A88	Volleyball (loisir)	☐
A73	Ski alpin, vigoureux	☐	A81	Tai Chi Chuan	☐	A89	Water polo	☐
A74	Ski de fond, léger	☐	A82	Tennis de table	☐	A90		☐
A75	Ski de fond, modéré	☐	A83	Tennis (simple)	☐	A91		☐
A76	Ski de fond, vigoureux	☐	A84	Tennis (double)	☐	A92		☐
A77	Ski nautique	☐	A85	Tir à l’arc	☐	A93		☐

Je vais maintenant vous demander d'indiquer quel temps vous accordiez à chacune des activités physiques que vous avez mentionnées dans le tableau précédent. Cette information sera à donner au cours de quatre périodes de votre vie (*Enoncez les quatre périodes de vie*). Il faudra donc nous préciser le nombre d'années pendant lesquelles vous pratiquiez cette activité pour chaque période de vie, le nombre de mois par an en moyenne, et le nombre d'heures par semaine en moyenne.

	Périodes de la vie												
	Entre 6 et 18 ans			**Entre 19 et 34 ans**			**Entre 35 et 54 ans**			**A partir de 55 ans**			
Code activité	**Nb. années**	**Mois/an**	**H/sem**	**Nb. années**	**Mois/an**	**H/sem**	**Nb. années**	**Mois/an**	**H/sem**	**Nb. années**	**Période**	**Mois/an**	**H/sem**
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|
	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|	|__|__|		|__|__|	|__|__|

Annexe 3 : Questionnaire MAQ

Nom & Prénoms :
Date (réponse au questionnaire) : ...../...../.....
Ce questionnaire a pour but de quantifier votre activité physique régulière
*Parmi les activités listées ci-dessous, cochez celles que vous avez pratiquées **au moins 10 fois au cours des 12 derniers mois** :*

Code	Activité		Code	Activité		Code	Activité	
A1	Aérobic	☐	A37	Haltérophilie	☐	A73	Ski alpin, vigoureux	☐
A2	Aquagym	☐	A38	Handball	☐	A74	Ski de fond, léger	☐
A3	Arts martiaux (préciser)	☐	A39	Hata yoga	☐	A75	Ski de fond, modéré	☐
A4	Athlétisme (lancers)	☐	A40	Hockey sur gazon	☐	A76	Ski de fond, vigoureux	☐
A5	Athlétisme (sauts)	☐	A41	Hockey sur glace	☐	A77	Ski nautique	☐
A6	Athlétisme (courses)	☐	A42	Jardinage extérieur (léger)	☐	A78	Sports de voile (compétition)	☐
A7	Aviron (compétition)	☐	A43	Jardinage extérieur (vigoureux)	☐	A79	Sports de voile (loisir)	☐
A8	Aviron (loisir)	☐	A44	Jogging, léger	☐	A80	Squash	☐
A9	Badminton (compétition)	☐	A45	Jogging, modéré	☐	A81	Tai Chi Chuan	☐
A10	Badminton (loisir)	☐	A46	Jogging, vigoureux	☐	A82	Tennis de table (ping-pong)	☐
A11	Basketball (compétition)	☐	A47	Jonglage	☐	A83	Tennis (simple)	☐
A12	Basketball (loisir)	☐	A48	Lutte libre	☐	A84	Tennis (double)	☐
A13	Billard	☐	A49	Marche, léger	☐	A85	Tir à l'arc	☐
A14	Bowling	☐	A50	Marche, modéré	☐	A86	Trampoline	☐
A15	Boxe	☐	A51	Marche, vigoureux	☐	A87	Volleyball (compétition)	☐
A16	Canoë-kayak (compétition)	☐	A52	Motocross	☐	A88	Volleyball (loisir)	☐
A17	Canoë-kayak (loisir)	☐	A53	Musculation, léger	☐	A89	Water polo	☐
A18	Chasse	☐	A54	Musculation, modéré	☐	A90		☐
A19	Course d'orientation	☐	A55	Musculation, vigoureux	☐	A91		☐
A20	Cyclisme, léger	☐	A56	Natation, léger	☐	A92		☐
A21	Cyclisme, modéré	☐	A57	Natation, modéré	☐	A93		☐
A22	Cyclisme, vigoureux	☐	A58	Natation, vigoureux	☐	A94		☐
A23	Danse	☐	A59	Natation synchronisée	☐	A95		☐
A24	Deltaplane	☐	A60	Parachutisme	☐			☐
A25	Equitation	☐	A61	Patinage sur route	☐			☐

A26	Escalade	☐	A62	Patinage sur glace	☐			☐
A27	Escrime	☐	A63	Pêche	☐			☐
A28	Etirements	☐	A64	Pétanque, Lyonnaise	☐			☐
A29	Fléchettes	☐	A65	Plongée avec tuba	☐			☐
A30	Football (compétition)	☐	A66	Plongée sous-marine	☐			☐
A31	Football (loisir)	☐	A67	Randonnée pédestre	☐			☐
A32	Frisbee	☐	A68	Marche en raquettes	☐			
A33	Golf	☐	A69	Roller / Skate	☐			
A34	Gymnastique, modéré	☐	A70	Rugby	☐			
A35	Gymnastique, vigoureux	☐	A71	Ski alpin, léger	☐			
A36	Gymnastique sportive	☐	A72	Ski alpin, modéré	☐			

Reportez ces activités sur le tableau ci-dessous. Indiquez le nombre de mois et le nombre de fois/mois où vous avez effectué ces activités au cours des 12 derniers mois. Puis notez le temps passé pour chaque activité.

Activités (code)	**Nombre de mois**	**Nombre moyen de fois/mois**	**Temps moyen passé à chaque fois (en min)**

Annexe 4 : Echelle de difficulté perçue à 15 échelons (DP- 15)

1

2 Extrêmement facile

3

4 Très facile

5

6 Facile

7

8 Un peu difficile

9

10 Difficile

11

12 Très difficile

13

14 Extrêmement difficile

15

Delignières et al. (1994)

Ageing Research Reviews 38 (2017) 52–66

Contents lists available at ScienceDirect

Ageing Research Reviews

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

Review

Use of near-infrared spectroscopy in the investigation of brain activation during cognitive aging: A systematic review of an emerging area of research

Nounagnon F. Agbangla[a], Michel Audiffren[a], Cédric T. Albinet[a,b,*]

[a] Centre de Recherches sur la Cognition et l'Apprentissage (UMR7295) Université de Poitiers and Université François-Rabelais de Tours, 5 rue Théodore Lefebvre TSA 21103, 86073 Poitiers Cedex 9, France

[b] Laboratoire Sciences de la Cognition, Technologie, Ergonomie (SCoTE), Université de Toulouse, INU Champollion, Albi, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 12 June 2017
Received in revised form 18 July 2017
Accepted 19 July 2017
Available online 26 July 2017

Keywords:
NIRS
Brain oxygenation
Aging
Cognition
Activation
Oxyhemoglobin
Deoxyhemoglobin
Prefrontal cortex

ABSTRACT

The cognitive neuroscience of aging is a growing and stimulating research area. The development of neuroimaging techniques in the past two decades has considerably increased our understanding of the brain mechanisms that might underlie cognitive performance and resulting changes due to normal aging. Beside traditional metabolic neuroimaging techniques, such as Positron Emission Tomography and functional Magnetic Resonance Imaging, near infrared spectroscopy (NIRS), an optical imaging technique allowing to monitor real-time cerebral blood oxygenation, has gained recent interest in this field. The aim of the present review paper, after briefly presenting the NIRS technique, is to review and to summarize the recent results of neuroimaging studies using this technique in the field of cognitive aging. The reviewed literature shows that, despite low spatial resolution and cerebral depth penetration, this technique provides consistent findings on the reduced hemodynamic activity as a function of chronological age, mainly in the prefrontal cortex. Important moderators of brain hemodynamics, such as cognitive load, subjects' characteristics and experimental conditions, for which the NIRS technique is sensitive, are discussed. Strengths and weaknesses of functional NIRS in the field of cognitive aging are presented and finally, novel perspectives of research are proposed.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

Contents

1. Introduction 53
2. Basic principles of NIRS in the investigation of brain activity 53
   2.1. Presentation, advantages and limits 53
   2.2. Basic methodological considerations for recording and interpreting NIRS signals 54
3. An overview of studies using NIRS in cognitive aging 54
   3.1. Hemodynamic response during aging 55
   3.2. Moderators of brain activation 61
4. Novel perspectives 63
5. Conclusion 63
   Conflicts of interest 63
   Funding 63
   Ethical approval 63
   Informed consent 63
   References 63

* Corresponding author at: SCoTE, INU Champollion, Place Verdun, 81000 Albi, France.
E-mail address: cedric.albinet@univ-jfc.fr (C.T. Albinet).

http://dx.doi.org/10.1016/j.arr.2017.07.003
1568-1637/© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Normal aging induces the loss of volume and weight of brain tissues (Jernigan et al., 2001; Pakkenberg et al., 2003) but also reduces the cerebral blood flow (CBF), (Bertsch et al., 2009; Vaidya et al., 2007). Reduced CBF particularly affects the frontal and parietal regions, which mostly support the neural networks activated during tasks involving executive functions (Leh et al., 2010; Yuan and Raz, 2014). All these harmful changes are thought to induce the deterioration of cognitive performance as age increases (Cabeza et al., 2005; Grady, 2012; Park et al., 2001). The development of neuroimaging techniques in the past two decades has considerably increased our understanding of the brain mechanisms that might underlie cognitive performance and their changes due to normal aging. Studies in this field have shown evidence of age differences in task-related brain activity and have also documented the possible cerebral functional reorganization that can occur during the aging process. This reorganization, which reflects functional brain plasticity, sometimes translates into a reduction in localized brain activity relative to young adults or at other times into an increase or overactivation of the bilateral brain regions in older adults. The paradoxical increased brain activity in older adults is often interpreted as a compensatory mechanism when it is concomitant with preserved cognitive performance (Cabeza et al., 2002; Reuter-Lorenz and Cappell, 2008), or it may be related to functional dedifferentiation, reflecting an increase in neural noise as we age, that is an increase of the overall level of random variability in the aging brain activity (Li et al., 2000). Based on these accumulating neuroimaging data in the elderly, modern neurocognitive models have been developed, providing new insight into the relationship between cognition and brain activity (see Cabeza, 2002; Grady, 2012; Reuter-Lorenz and Cappell, 2008; Reuter-Lorenz and Park, 2010). For example, the HAROLD (Hemispheric Asymmetric Reduction in OLD adults) model proposed by Cabeza (2002) states that under similar circumstances, cerebral prefrontal activity tends to be less lateralized in older than in young adults during cognitive performance. More recently, the Compensation-Related Utilization of Neural Circuits' Hypothesis (CRUNCH, Reuter-Lorenz and Cappell, 2008) predicts overactivation or bilateral recruitment mainly in the prefrontal cortex (PFC) in older adults at low cognitive load where young adults show more focal activations. Nevertheless, when cognitive load increases, young adults should shift to an overactive or bilateral pattern of activation to cope with task demands, whereas older adults, who have attained functional limitations, should show underactivation concomitant to performance declines (for a review, see Reuter-Lorenz and Park, 2010).

These neurocognitive models of aging were developed using brain imaging techniques such as Positron Emission Tomography (PET) and functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI). Although these tools are considered the *gold standard* techniques for investigating brain metabolic activity, they have some limitations. For instance, they are very expensive and have a high signal-to-noise ratio, making them difficult to use in older adults. Moreover, PET requires the use of radioisotopes, while fMRI requires the participants to be fully immobilized (Lloyd-Fox et al., 2010). Near-infrared spectroscopy (NIRS) is an optical imaging technique allowing the investigation of hemodynamic changes associated with brain activity. This neuroimaging technique has gained growing interest in the last ten years, particularly because it overcomes the above-mentioned main limitations. In this context, the aim of the present work, after briefly presenting the NIRS technique, is to review and to summarize the recent results of neuroimaging studies using functional NIRS (fNIRS) in the field of cognitive aging. New perspectives of research will then be proposed.

2. Basic principles of NIRS in the investigation of brain activity

NIRS relies on light absorption properties in the near infrared spectrum (from 700 nm to 1400 nm). Because in the spectrum between approximately 700 nm and 900 nm, light readily penetrates most biological tissues, such as muscle and bone, but also the cerebral cortex, this so-called optical window is used to measure tissue oxygenation and hemodynamics. Jöbsis (1977) was the first to use NIRS to non-invasively measure brain oxygen concentration and cytochrome in cats and humans. Since this pioneering work, and due to rapid technical progress in the material, NIRS has become a growing neuroimaging method in cognitive neuroscience.

2.1. Presentation, advantages and limits

At the cerebral level, NIRS can detect the different absorption spectra of hemoglobin. The two main forms of hemoglobin, namely oxyhemoglobin (O_2Hb; i.e., the hemoglobin in oxygenated blood) and deoxyhemoglobin (HHb; i.e., the hemoglobin in deoxygenated blood), have different and distinguishable optical absorption characteristics, allowing NIRS to quantify the variations in the concentrations of the two chromophores in the cerebral cortex (Ekkekakis, 2009; Villringer and Chance, 1997). An increase in neuronal activity leads to an increase in the local CBF, which is called neurovascular coupling, in response to the higher metabolic demands on the brain, thus provoking a rise in oxygen delivery (Fabiani et al., 2014; Perrey, 2008). On the basis of neurovascular coupling, the transient increase in O_2Hb coupled with the smaller decrease in HHb are an indirect measure of the underlying neuronal population activity and can be seen as a marker of cerebral oxygenation changes due to cortical activation. The modified Beer-Lambert law relates the change in light attenuation to the change in the chromophore concentration and thus provides the physical and mathematical basis for NIRS to quantify the relative changes in cerebral O_2Hb and HHb concentrations (see Ekkekakis, 2009; Perrey, 2008).

NIRS has several advantages: It is a non-invasive, quick and silent method with an adequate signal-to-noise ratio and can be made portable (Ekkekakis, 2009; Lloyd-Fox et al., 2010). It is less susceptible to data corruption by motion artifacts than other neuroimaging techniques, thus it can be used during motion or exercise. As such, NIRS has a strong ecological validity for use in situated cognition paradigms (Ferreri et al., 2014b) or when one needs to repeat the measures a large number of times (Gratton and Fabiani, 2001). These characteristics confer a real advantage to NIRS in the investigation of cerebral activity in particular populations, such as infants or older adults. Compared with fMRI, NIRS has good temporal resolution (with data acquisition up to hundreds of Hertz) and allows for investigations of slow hemodynamic changes related to the neurovascular coupling dynamics. NIRS temporal resolution is, however, lower than that of Electroencephalography (EEG), which can reach one thousand Hertz (Lloyd-Fox et al., 2010). Fig. 1 shows the spatial and temporal resolution of NIRS compared with other metabolic neuroimaging methods. In contrast to PET, NIRS is a non-ionizing technique (Perrey, 2008) and remains cheaper and easier to use in experimental and ecological settings than PET and fMRI. Another important advantage is that NIRS is currently the only hemodynamic neuroimaging technique that provides accurate information on both O_2Hb and HHb concentrations and changes (Leff et al., 2011). Moreover, NIRS can be associated with fMRI (Fabiani et al., 2014; Heinzel et al., 2013b; Sato et al., 2013) and with EEG in order to measure different aspects of brain activity (metabolic and electric) due to the non-intrusion between optical and electrical systems (Giacometti and Diamond,

2013; Peng et al., 2013) and to examine functional connectivity between separate brain areas (Anwar et al., 2016).

Despite its various advantages, NIRS has some limitations. First, it can only be used to investigate the metabolic activity of superior cortex regions because the light cannot penetrate deeper than 3 cm below the skull (Perrey, 2008; Strangman et al., 2002a). In comparison to other hemodynamic techniques, such as PET and fMRI, NIRS has a lower spatial resolution (even if better than EEG) of approximately 1 cm (Perrey, 2008). The spatial resolution and the overall brain surface and volume that can be monitored by NIRS are directly dependent on the number of optode-channels of the device (like the EEG). Thus, the fMRI and PET techniques appear to be better than the fNIRS technique for investigating the cerebral functional reorganization that may occur during normal aging. Another limitation is that the fiber-optic cables are prone to inducing motion artifacts, which can be avoided only if using a multichannel wireless NIRS system with good motion tolerance (Piper et al., 2014). Furthermore, similar to fMRI, NIRS suffers from the hemodynamic delay. That is, the hemodynamic response is temporally delayed from the onset of the underlying neural activity by about 5–6 s (Cui et al., 2010). Similarly, at the end of the stimulation, several seconds are needed to come back to baseline level (Villringer and Chance, 1997). This means that the researcher must be very cautious in interpreting the hemodynamic signals following cognitive stimulations and in designing experimental protocols with sufficient delays between successive stimulations. This can be achieved by using block designs or event-related designs with the inter-stimulus interval superior to the hemodynamic delay (Jasdzewski et al., 2003; Schroeter et al., 2002). Finally, NIRS is not able to provide anatomical pictures or other direct measures of anatomy (Lloyd-Fox et al., 2010; Strangman et al., 2002a). In addition, due to task-evoked changes occurring in forehead skin perfusion, NIRS signal may be overestimated (Takahashi et al., 2011; Kirilina et al., 2012). As demonstrated by Gagnon et al. (2014), the use of short separation measurements may effectively reduce this overestimation. Despite these limitations, NIRS, which offers a good compromise between temporal and spatial resolution, likely remains the most realistic tool used to investigate cortical activity in older adults.

2.2. Basic methodological considerations for recording and interpreting NIRS signals

There are three main types of NIRS instruments: continuous-wave spectroscopy, time-resolved spectroscopy and frequency-domain spectroscopy, each with their own advantages and limitations. The full presentation of these instruments is beyond the scope of this article and the interested reader may find valuable information on these different techniques in the review papers published by Ekkekakis (2009), Lloyd-Fox et al. (2010), Perrey (2008) and Scholkmann et al. (2014). Table 1 summarizes the main methodological bases of these techniques and Fig. 2 depicts one example of a continuous-wave spectroscopy device, which is the most used technique in the field of neuroimaging of aging.

Regardless of the instrument, the use of NIRS for the measurement of single-point spectroscopic requires that the light source and optical fibers end with emitter and detector optodes (Perrey, 2008, see Fig. 2b). The optodes are placed in order to induce a stable optical contact and a sufficient light gain at the level of the investigated tissues (see Fig. 2c, d). With this tool, it is difficult to precisely locate the brain area where the optodes are placed. Regarding the placement of the optodes, many solutions have been implemented for holding the optical fibers (Strangman et al., 2002a; see Table 1). In the literature, there is no clear reference for the optode placement over brain areas, while some recommendations have recently been proposed (Tsuzuki and Dan, 2014). However, the international 10–20 system is mainly used to find the areas of interest in the investigation of neuronal activity (Heinzel et al., 2013a; Müller et al., 2014; Obayashi and Hara, 2013; Okamoto et al., 2004; Vermeij et al., 2012). Recently, helmets were created and proposed by different NIRS manufacturers for the placement of optodes with good accuracy (Giacometti and Diamond, 2013; Takeuchi et al., 2009) for recording NIRS signals.

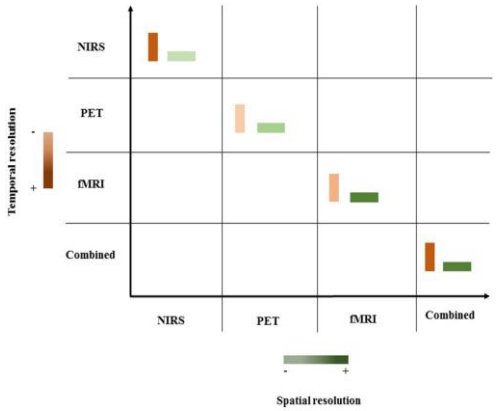


Fig. 1. Comparison of the temporal and spatial resolutions of metabolic brain imaging techniques. The green color represents the spatial resolution while the brown color represents the temporal resolution. The darker the color, the higher the resolution.

The signals recorded by NIRS are the sum of the functional brain activity and noise (Scholkmann et al., 2014). For Huppert et al. (2009), the noise can come from the employed materials, experimental environment and physiological signals (see Table 1). To analyze the signals, the first step is the pre-processing of signals, which consists of removing various sources of noise. Several techniques using statistical analyses and/or using short source-detector separation optodes can be used to achieve this goal (see more details in Gagnon et al., 2014; Scholkmann et al., 2014; Huppert et al., 2009). After signal pre-processing, the next step of the treatment is the determination of brain activation levels. These steps are briefly explained in Table 1. As with other neuroimaging techniques, the main principle is to compare measures of brain activation (here variations of [O_2Hb] and [HHb]) between a baseline level or a control condition (usually passive observation of a neutral stimulus or performing a simple task not involving the cognitive process or the brain area of interest) and a stimulation condition during suitable temporal windows. These analyses may be done following a block-design or an event-related design, depending on the experimental protocol. However, due to the time scale of the hemodynamic response, the block-design is most predominantly used in the below reviewed studies. A special issue was recently edited by Boas et al. (2014) on all these topics, in which the interested reader may find valuable and more detailed information.

3. An overview of studies using NIRS in cognitive aging

Cerebral oxygenation and blood flow and volume are reduced in normal aging. As detailed in the preceding section, NIRS is suitable for monitoring those age-related changes in cortical hemodynamics and thus for examining the possible links between these reductions and cognitive deficits (Ferreri et al., 2014b). Most of the studies conducted have focused on parts of the frontal (mostly), parietal and visual cortices, with a particular interest in brain areas underlying executive control processes. A literature search yielded thirty-four published studies from 1995 to mid-2016 relevant to

Table 1
Brief overview of NIRS methodological bases.

Type of NIRS	Placement of optodes	Sources of noise in NIRS	Steps in signal processing
The *continuous-wave spectroscopy* is solely based on the measurement of light intensity and attenuation, and does not allow to obtain absolute values of hemodynamic parameters.	*Tools for the placement of optodes:* Thermoplastic devices molded to the contours of each subject's head; Spring-loaded fibers attached to semi-rigid plastic forms; Fibers embedded in neoprene rubber forms.	*Instrumental noise: electronic component.*	*Removing noise:* Recording measurements of cardiac, respiratory, or blood pressure oscillations, as model regressors; Eigenvector-based of motion artifacts; Time-frequency filtering techniques; short source-detector separation optodes to remove extra-cerebral blood flow.
The *Time-resolved spectroscopy* modulates the emitted light intensity and measures the intensity of the detected light as well as the phase shift. It allows to determinate absolute values.	*Localization of cerebral areas:* In order to locate cerebral areas to be examined, the international 10–20 system or three-dimensional (3D) digitizer are generally used.	*Experimental noise:* subject's movements, movements of the optodes and optical fibers.	*Determination of brain activation:* Several methods have been used to determinate brain activation. The prevalent are: The *Slope method* applies a linear regression on the entire signal window to obtain the slope coefficient of the regression line.
The *Frequency-domain spectroscopy* emits an extremely short pulse of light into the tissue and measures the arrival times of the photons that emerge from the tissue. This tool allows to determinate absolute values.		*Physiological noise*: cardiac oscillations, breathing, vasomotion or Mayer wave, and extra-cortical blood flow.	The *Amplitude method* consists of subtracting the level obtained during a resting state period from the level of the activation period.
			The *Area under the curve* integrates the surface obtained under the curve of the hemodynamic signals.

Fig. 2. Photos representing: (a) a continuous-wave NIRS apparatus; (b) transmitter (yellow) and receiver (blue) optical fibers; (c) optode holder; (d) an older participant ready for NIRS recording.

our purpose and using NIRS with older adults, which were carefully examined and synthetized in Table 2. In the following section, we firstly present and discuss the most relevant results of these studies organized in four main domains: (1) general cognition, (2) memory and verbal fluency, (3) executive functions, and (4) dual-tasking. Secondly, we present the main factors that may influence the cerebral hemodynamic, particularly in the aged population.

3.1. Hemodynamic response during aging

Hock et al. (1995) were the first to examine the sensitivity of the NIRS technique for monitoring and quantifying cerebral hemodynamic changes in the left prefrontal cortex (PFC) as a function of aging during brain activation. Using a calculation task, they showed that older adults (mean age = 52 ± 10 years) had a significantly smaller increase in [O_2Hb] and [Tot Hb] (sum of [HHb] and [O_2Hb]) than younger adults (mean age = 28 ± 4 years) during cognitive stimulation. Moreover, these authors reported significant negative correlations between chronological age and O_2Hb changes ($r = -.43$) and Tot Hb changes ($r = -.57$), indicating that with advancing age, the amplitude of the hemodynamic response decreases. Such a negative relationship between age and PFC activation was also confirmed by Kwee and Nakada (2003) during a more comprehensive evaluation of fluid intelligence using three subscales of the Wechsler adult intelligence scale (WAIS III, Wechsler, 1998) in adults aged 20–90 years.

Following this work demonstrating the interest and the sensitivity of NIRS for studying cerebral oxygenation in older adults, a growing number of studies have used this technique to examine more specific questions in the field of cognitive aging. Episodic

Table 2
Description of the studies using the NIRS technique to investigate brain activations and cognitive aging.

Author	NIRS (device, acquisition rate, interoptode distance, channel number)	Method (participants, determination of the level of activation, area investigated, tasks)	Summary of major findings
Maidan et al. (2016)	Portamon (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3–4 cm, channel number: 6.	Participants: 38 healthy older (HO, 70.4 ± 0.9 years) and 68 patients with Parkinson's disease (PD, 71.6 ± 0.9 years) – determination of the level of activation: each baseline concentration ([O_2Hb]) was subtracted from the average concentration during specific tasks – area investigated: DLPFC and anterior PFC – tasks: usual walking, dual-task walking and obstacle negotiation walking.	- Higher dual-task costs and worse cognitive performance in PD compared to HO. - No difference between HO and PD in [O_2Hb] variations during usual walking. - In HO only, [O_2Hb] increased during dual-task compared with usual walking and was more important than in PD, - During obstacle negotiation walking, PD showed significant increase of [O_2Hb], but not HO. - Only PD showed a positive correlation between [O_2Hb] and gait speed during obstacle negotiation walking (r = 0.326).
Vermeij et al. (2016)	Oxymon (continuous wave), acquisition rate: 125 Hz, interoptode distance: 5 cm, channel number: 2.	Participants: 21 HO (69.5 ± 5.4 years) and 14 mild cognitive impairment (MCI, 66.1 ± 3.9 years) – determination of the level of activation: mean changes of [O_2Hb] and [HHb] were calculated over the full duration of the task (45 s) – area investigated: right and left PFC – task: n-back (1, 2, 3-back).	- In HO, before training of the n-back task, [O_2Hb] increased as a function of working memory load. After the training, HO showed decreased PFC activation specifically for the 2-back task. - MCI showed no effect of working memory load and of training on the hemodynamic response.
Bierre et al. (2016)	NIRO-200 (Continuous wave), acquisition rate: 1 Hz, interoptode distance: 4.5 cm, channel number: NC.	Participants: 36 young (21.9 ± 2.7 years) and 36 HO (66.2 ± 3.8 years) – determination of the level of activation: Variations of [O_2Hb], [HHb], [Tot Hb] and TOI were calculated using the mean change between baseline and completion of the experimental tasks – area investigated: anterior frontal cortex – tasks: visuomotor task with three difficulty level (anti, pro and anti/pro).	- Hemodynamic results showed opposing effects between young and HO, with [O_2Hb] and [Tot Hb] decreasing in young but increasing in older adults, particularly during the most difficult task (anti/pro). - Among HO only, anterior frontal hemodynamic changes correlated with better visuomotor performance.
Dupuy et al. (2015)	CW6 (Continuous wave), acquisition rate: NC, interoptode distance: 2.8 cm, channel number: 28.	Participants: 22 young wowen (24.6 ± 3.6 years) and 36 elderly women (62.9 ± 5.4 years) – determination of the level of activation: A general linear model (GLM) was estimated for each NIRS channel and for each participant using this same hemodynamic response function (HRF) for each chromophore (O_2Hb, HHb) – area investigated: right and left DLPFC and right and left VLPFC – task: Modified Stroop task with two conditions (naming and execution).	- High fit women scored better on the executive condition of the computerized Stroop task, than lower fit women. - Only high fit women demonstrated a significant increase of [O_2Hb] in the right inferior frontal gyrus (VLPFC).
Laguë-Beauvais et al. (2015)	CW6 (Continuous wave), acquisition rate: NC, interoptode distance: 2.8 cm, channel number: 28.	Participants: 16 young (23.94 ± 2.32 years) and 19 HO (63.47 ± 3.67 years) – determination of the level of activation: GLM was used to estimate the functional response – area investigated: anterior and posterior DLPFC and anterior and posterior VLPFC – task: dual-task (color and letter tasks) was performed in priority condition and equal condition.	- During priority condition, younger adults showed right-sided activation in the PFC, while HO showed bilateral activation. - During equal condition, younger adults showed isolated left DLPFC and VLPFC activation, while HO showed widespread bilateral DLPFC activation.
Vermeij et al. (2014a)	Oxymon (continuous wave), acquisition rate: 125 Hz, interoptode distance: 5 cm, channel number: 2.	Participants: 14 healthy young (26.4 ± 3.0 years) and 14 HO (70.3 ± 4.7 years) – determination of the level of activation: mean values of [O_2Hb] were calculated over the last 20 s of pre-task baseline period and during 0 and 2-back periods (180 s). Spectral analyses (very-low-frequency (VLF: 0.02–0.07 Hz), low frequency (LF: 0.07–0.2 Hz), and high-frequency (HF: 0.2–0.35 Hz)) were performed on 180-s of [O_2Hb] data segments. – area investigated: PFC – task: n-back (0, 2-back).	- During 0-back [O_2Hb] increased compared to baseline in HO but no significant change was observed in young adults. - During 2-back [O_2Hb] increased compared to baseline in HO and young adults. The difference between young and older adults was marginally significant (p = 0.051). - Spectral analyses showed that VLF of [O_2Hb] were stronger in young compared to HO during the control condition and, when working-memory load increased, VLF of [O_2Hb] decreased in young and became similar to those of HO.
Vermeij et al. (2014b)	Oxymon (continuous wave), acquisition rate: NC, interoptode distance: 5 cm, channel number: 2.	Participants: 18 HO (9 low performers and 9 high performers) – determination of the level of activation: mean relative values of [O_2Hb] and [HHb] were calculated for the whole task period (180 s) – area investigated: left and right PFC – task: n-back (0, 1, 2-back).	- Overall, [O_2Hb] increased as a function of working memory load. - High performers showed strong right PFC activation in comparison to low performers under high cognitive demands. - Low performers showed large bilateral upregalation of PFC.

Table 2 (*Continued*)

Author	NIRS (device, acquisition rate, interoptode distance, channel number)	Method (participants, determination of the level of activation, area investigated, tasks)	Summary of major findings
Albinet et al. (2014)	NIRO-200 (continuous wave), acquisition rate: 6 Hz, interoptode distance: 4 cm, channel number: 2.	Participants: 34 elderly women (high-fit group: 67.32 ± 4.48 years; low-fit group: 68.88 ± 3.87 years) – determination of the level of activation: slope method in 100 s stimulation window – area investigated: right and left DLPFC – task: Random Number Generation (RNG) task with two levels of difficulty (RNG 1 s and RNG – 1.5 s) and a control count task.	- Strong activation of the DLPFC during RNG 1 s and 1.5 s compared to the count condition. - DLPFC activation increased as a function of pace (difficulty) during the RNG task. - Low fit older women showed significantly less DLPFC activation in the right hemisphere compared to their left hemisphere and compared to the high fit older women during the RNG task - Increases in [O_2Hb] in the right DLPFC were found to mediate the relationship between VO_2max level and executive performance during the RNG task at 1.5 s.
Ferreri et al. (2014a)	Oxymon (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3.5 cm, channel number: 8.	Participants: 16 HO (64.5 ± 2.5 years) – determination of the level of activation: computing of maximum [O_2Hb] and minimum [HHb] values over the 28 s stimulus window – area investigated: DLPFC – task: encoding task during two conditions (silence and music) and retrieval task.	- Better memory performance for words encoded with music compared to words encoded with silence. - Greater bilateral DLPFC activation ([O_2Hb] increase and [HHb] decrease) during encoding phase in the silence condition than in the music condition. - Music encoding was associated with a strong bilateral decrease of [O_2Hb].
Beurskens et al. (2014)	DYNOT Imaging System (continuous wave), acquisition rate: 1.81 Hz, interoptode distance: 2.2–2.5 cm, channel number: 14.	Participants: 15 young (24.5 ± 3.3 years) and 10 HO (71.0 ± 3.8 years) – determination of the level of activation: GLM estimation was used to obtain concentration changes in [O_2Hb] and [HHb] for each of the walking conditions – area investigated: PFC – task: walk, walk and check, walk and talk.	- Little change of PFC activation between dual-tasks and single-task in young adults. - Decreased activation in PFC during walk and check in HO. - Higher PFC activation in the young compared the HO during the walk and check condition.
Clark et al. (2014)	Niro 200NX (continuous wave), acquisition rate: 2 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: NC.	Participants: 16 HO (77.2 ± 5.6 years) – determination of the level of activation: TOI was calculated (the ratio of [O_2Hb] to [Tot Hb]) – area investigated: left and right anterior PFC – task: preparation and performance of various dual tasks (walking and verbal fluency, walking in dim lighting, walking and carrying a tray, walking and negotiating obstacles, walking and wearing a weighted vest).	- During preparation of complex walking tasks, TOI increased significantly during walking in dim lighting, walking and carrying a tray, walking and negotiating obstacles, walking and wearing a weighted vest compared to the control task. - During performance of complex walking tasks, TOI increased significantly during walking and verbal fluency, walking and negotiating obstacles, walking and wearing a weighted vest. - Comparison between preparation phase and performance phase did not show significant difference in TOI.
Fabiani et al. (2014)	Imagent device (frequency domain), acquisition rate: 50–kHz, interoptode distance: 6 cm, channel number: 64 laser-diode sources and 8 photomultiplier tubes as detectors.	Participants: 19 young (20–28 years) and 44 HO (65–81 years) – determination of the level of activation: the average change of [O_2Hb] and [HHb] between baseline (10 s before stimulation) and activation period (5 and 19.2 s after the onset of stimulation) was used to estimate the amplitude of the response – area investigated: primary visual cortex – task: visual stimulation (checkerboard reversals at different frequencies).	- A quadratic relationship between neuronal and hemodynamic effects was found for both young and HO. - HO showed reduced activation and the coupling between [O_2Hb] and [HHb] changes decreased with age and increased with increasing fitness. - VO_2max level in HO correlated with the amplitude of the [O_2Hb] response, but not with the amplitude of the [HHb] response.
Müller et al. (2014)	ETG-4000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 52.	Participants: 20 young (21–32 years) and 20 HO (64–77 years) – determination of the level of activation: amplitude response of [O_2Hb] and [HHb] (baseline: 2 s – activation period: 5–30 s) – area investigated: PFC, motor and premotor cortices, superior temporal cortex – task: Trail Making Test (TMT) A and B.	- Such as young adults, HO showed bilateral activations in the PFC (VLPFC, DLPFC) and premotor cortex during TMT B only. - HO showed additional activations in the medial and lateral parts of the PFC.
Hagen et al. (2014)	ETG-4000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 38.	Participants: 16 HO (50–75 years) divided into two groups (<58 years and >58 years) – determination of the level of activation: peak detection method was used to determinate the maxima values of [O_2Hb] during the interval 10–40 s of the 60 s activation period of each task – area investigated: Broca's area and PFC – task: TMT A and B.	- During the TMT B, [O_2Hb] increased in the left DLPFC, the right primary motor cortex and the somatosensory association cortex in HO < 58 years. In HO > 58 years, the increase of [O_2Hb] was less important. - The same pattern of activation was observed in the left frontopolar cortex and Broca's area. - HO >58 years showed higher activations than HO < 58 years in the pars triangularis, the primary motor cortex and the primary somatosensory cortex.

Table 2 (*Continued*)

Author	NIRS (device, acquisition rate, interoptode distance, channel number)	Method (participants, determination of the level of activation, area investigated, tasks)	Summary of major findings
Oboshi et al. (2014)	Spectratech OEG-16 system (continuous wave), acquisition rate: 1.526 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 16.	Participants: 60 young (21.7 ± 3.3 years) and 60 HO (71.0 ± 6.4 years) – determination of the level of activation: the values of each sampling point were normalized. Later, the normalized data during the whole period were averaged for each group – area investigated: rostral PFC – task: visual working memory task.	- Before activation, hemodynamic responses were smaller in HO than in young adults. - During the activation period, hemodynamic responses were higher in the lateral PFC in HO than in young adults. - A positive correlation was observed between hemodynamic changes in the PFC (before activation) and the correct answer ratio in both groups during the visual working memory task.
Makizako et al. (2013)	Spectratech OEG-16 system (continuous wave), acquisition rate: 650 ms (1.538 Hz), interoptode distance: 3 cm, channel number: 16.	Participants: 20 HO (66–89 years) divided into two groups defined by the frequency of going outdoors (daily or non-daily) – determination of the level of activation: changes in [O_2Hb] in each regions of interest data (ROI) were averaged for each participant – area investigated: VLPFC (right and left inferior frontal gyri) – task: verbal fluency task.	- During the verbal fluency task, there was an increase of [O_2Hb] in the right and left inferior frontal gyri compared to the baseline period, in both groups. - [O_2Hb] increase was less important during the verbal fluency task over both cortices in the non-daily group, compared to the daily group.
Heilbronner and Münte (2013)	ETG-4000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 52.	Participants:19 young (20–26 years) and 16 HO (60–76 years) – determination of the level of activation: NIRS-SPM created the models for [O_2Hb] and [HHb] with opposing polarity so that a significant model fit for [O_2Hb] indicated increased concentration and decreased concentration for [HHb] – area investigated: frontal cortex- task: visual Go/NoGo task.	- As young adults, HO showed an increase of [O_2Hb] in the frontal areas (bilaterally). - Changes in [HHb] were less important than changes in [O_2Hb] for both groups. - Significant differences related to age were observed in [HHb] variations in the right frontal cortex (old > young).
Heinzel et al. (2013a)	ETG-4000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 22.	Participants: 271 HO (51–82 years) – determination of the level of activation: mean hemodynamic response amplitude (within 1–30 s) for each channel and each verbal fluency task condition were calculated – area investigated: frontal, temporal and parietal cortices- task: verbal fluency task.	- Age predicted bilaterally reduced inferior frontal junction and increased middle frontal and supramarginal gyri activity during verbal fluency. - Years of education and sex partly predicted opposite effects on activation, while task performance was not a significant predictor. - Middle frontal and supramarginal gyri activity may compensate for an age-related decrease in inferior frontal junction.
Ohsugi et al. (2013)	ETG-7100 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, Channel number: 47.	Participants: 20 young (22–35 years) and 15 HO (69–87 years) – determination of the level of activation: changes of [O_2Hb] were determined by time-course method. Average values for [O_2Hb] were calculated across the whole task period. 10 s periods were used to consider the time-dependent change – area investigated: PFC – task: dual-task (calculation task and stepping).	- [O_2Hb] values during the stepping task were significantly lower than the values of [O_2Hb] in the calculating task in the PFC. - During dual-task HO demonstrated significantly higher [O_2Hb] which persisted 10 s beyond the completion of the task, compared to young adults.
Obayashi and Hara (2013)	ETG-4000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, Channel number: 22.	Participants: 11 young (21–36 years) and 11 HO (53–76 years) – determination of the level of activation: mean values of [O_2Hb], [HHb] and [Tot Hb] were calculated during baseline (5 s) and activation period (10 s) – area investigated: supplementary motor area (SMA) – task: verbal fluency task.	- Both groups showed comparable behavioral task performance. - During the verbal fluency task, [O_2Hb] increased in the anterior and posterior portions of the supplementary motor area. - Significant greater [O_2Hb] increase for young adults compared to HO in the anterior SMA but not in the posterior SMA.
Laguë-Beauvais et al. (2013)	CW5 (continuous wave), acquisition rate: raw data were down sampled to 10 Hz, interoptode distance: 2.8 cm, channel number: 14.	Participants: 21 young (19–36 years) and 19 HO (59–69 years) – determination of the level of activation: GLM was applied to estimate the functional response – area investigated: PFC (DLPFC and VLPFC) – task: the modified Stroop task with two conditions (inhibition and switching).	- The inhibition condition revealed no significant activation in the PFC of the younger adults. In the HO, this condition revealed significant activations, mostly in the posterior left DLPFC and bilateral VLPFC. - The switching condition induced an increased activation bilaterally in the anterior DL PFC and VL PFC of younger adults. - In HO, the switching condition induced a more spread out activation, mainly in the bilateral anterior DLPFC, the posterior left DLPFC and the bilateral VLPFC.

Table 2 (*Continued*)

Author	NIRS (device, acquisition rate, interoptode distance, channel number)	Method (participants, determination of the level of activation, area investigated, tasks)	Summary of major findings
Vermeij et al. (2012)	Oxymon (continuous wave), acquisition rate: 125 Hz, interoptode distance: 5 cm, channel number: 2.	Participants: 17 young (21–32 years) and 17 HO (64–81 years) – determination of the level of activation: changes of [O_2Hb], [HHb] and [Tot Hb] were calculated using the method of time-course over a period of 180 s. Each task period (180 s) was divided into six time segments of 30 s and mean values of [O_2Hb], [HHb] and [Tot Hb] were calculated for each segment – area investigated: PFC (DLPFC and frontopolar) – task: n-back (0, 1, 2-back).	- Overall, [O_2Hb] increased as a function of working memory load. - Slight right-hemispheric dominance at low levels of working-memory load for the young adults, but bilateral activations for the HO at each level of difficulty. - In the most difficult condition (2-back), a continuous increase of [O_2Hb] response was observed for the young adults, whereas the HO showed a quadratic pattern. Maximum and plateau level of activation were reached earlier in HO than in young adults.
Kahlaoui et al. (2012)	CW32 (continuous wave), acquisition rate: NC, interoptode distance: 3 cm, channel number: 8.	Participants: 16 young (23.06 ± 3.11years) and 16 HO (70.19 ± 4.59 years) – determination of the level of activation: amplitude response of [O_2Hb] (baseline: 10 s – activation period: 10 s) – area investigated: PFC – task: verbal fluency task (letter and category).	- Bilateral PFC activation for both groups. - Significant reduced activation of the PFC (reduced increase of [O_2Hb] and reduced decrease of [HHb]) in HO compared to young adults. - This reduced activation was observed in both hemispheres in most of the experimental conditions.
Gagnon et al. (2012)	CW6 (continuous wave), acquisition rate: NC, interoptode distance: 3 cm, channel number: 24.	Participants: 20 HO (>60 years; mean age: 69.4 years) – determination of the level of activation: variations of [O_2Hb] and [HHb] were calculated with the area under the curve near the maximal activation (O_2Hb) and/or minimal activation (HHb) – area investigated: PFC (VLPFC, DLPFC), task: dual-task (discrimination tasks of colors and letters).	- Glucose ingestion before the cognitive tasks improved the capacity to coordinate more equally the two concurrent tasks and increased PFC activation. - This effect was more apparent in the VLPFC. - Individual differences in glucose regulation influenced brain activation patterns.
Lucas et al. (2012)	NIRO-200 (continuous wave), acquisition rate: 1 Hz, interoptode distance: NC, channel number: NC.	Participants: 13 young (24 ± 5 years) and 9 HO (62 ± 3 years) – determination of the level of activation: mean changes of [O_2Hb], [HHb], [Tot Hb] and TOI from the resting baseline value – area investigated: right frontal cortex – task: Stroop task.	- Cognitive performance was improved while exercising. - At rest, [O_2Hb] increased and [HHb] decreased significantly compared to baseline during the interference condition of the Stroop task. - When exercising, [O_2Hb] remained unchanged at 30% of HRR in HO and increased significantly in both groups at 70% of HRR. - In the interference condition of the Stroop task, [HHb] increased during exercise at 30% of HRR but remained unchanged at 70% of HRR. - There were smaller increases in [O_2Hb] and [Tot Hb] in HO between exercise intensities, compared to young adults.
Hyodo et al. (2012)	ETG-7000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 48.	Participants: 16 HO (64–74 years) – determination of the level of activation: amplitude response of [O_2Hb] and [HHb] (baseline: 0–2 s – activation period: 6–8 s for [O_2Hb] and 7–9 s for [HHb]) – area investigated: left and right DLPFC, VLPFC, frontopolar – task: Stroop task.	- In the bilateral DLPFC, VLPFC and frontopolar cortex, [O_2Hb] increased significantly during the interference condition of the Stroop task. [HHb] decreased significantly only in the DLPFC. - After 10 min of acute exercise, there was a significant increase of [O_2Hb] in the frontopolar cortex and this increase correlated with behavioral improvement in the interference condition of the Stroop task.
Tsujii et al. (2010)	ETG-7000 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 22.	Participants: 32 young (20–27 years) and 32 HO (61–78 years) – determination of the level of activation: [O_2Hb] and [HHb] were averaged across incongruent blocks (80 s). Baseline values were determinated during the congruent blocks (40 s) – area investigated: left and right inferior frontal cortex – task: belief-bias effect reasoning.	- HO exhibited a larger belief–bias than young adults. - Left and right inferior frontal cortices were activated (increases of [O_2Hb] and decrease of [HHb]) during belief-biais effect reasoning. - The inferior frontal cortex activation was more pronounced in the right hemisphere than in the left hemisphere only in the young adults. - There was no significant difference between the two hemispheres in the HO.

Table 2 (*Continued*)

Author	NIRS (device, acquisition rate, interoptode distance, channel number)	Method (participants, determination of the level of activation, area investigated, tasks)	Summary of major findings
Holtzer et al. (2011)	Epitex Inc (continuous wave), acquisition rate: 2 Hz, interoptode distance: 2.5 cm, channel number: 16.	Participants: 11 young (19–29 years) and 11 HO (69–88 years) – determination of the level of activation: maximum [O_2Hb] value was determined by the time-course method with time-windows of 4 s for HO and 3.5 s for young – area investigated: PFC – task: dual-task (normal pace walking and walking while talking).	- The activation level (maximum value of [O_2Hb]) was significantly higher during walking while talking than during normal pace walking. - Young adults showed significant greater [O_2Hb] increases during walking while talking compared to HO.
Herrmann et al. (2006)	ETG-100 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 24.	Participants: 44 young (19–31 years) and 42 HO (52–80 years) – determination of the level of activation: amplitude response of [O_2Hb] and [HHb] (baseline: 10 s – activation period: 30 s) – area investigated: superior temporal gyrus (Brodmann area 22 and 42) – task: verbal fluency task.	- Increase of [O_2Hb] and decrease of [HHb] in both left and right DLPFCs, with a clear left hemispheric dominance in young adults. - HO exhibited significantly less activation than young adults and did not show clear lateralization effect.
Kameyama et al. (2004)	ETG-100 (continuous wave), acquisition rate: 10 Hz, interoptode distance: 3 cm, channel number: 24.	Participants: 39 healthy volunteers (23–52 years) – determination of the level of activation: mean of [O_2Hb] response was calculated for each experimental condition – area investigated: bilateral frontal and temporal areas – task: verbal fluency task.	- [O_2Hb] increases were prominent in male than in female subjects. - [O_2Hb] increases were larger in the young than in the middle-aged subjects.
Safonova et al. (2004)	Oxiplex (frequency domain), acquisition rate: 110 MHz, interoptode distance: 3.12 cm, channel number: NC.	Participants: 37 healthy volunteers (22–56 years) – determination of the level of activation: mean of [O_2Hb], [HHb], [Tot Hb] concentrations were calculated – area investigated: left frontal lobe – task: data were recorded during rest and voluntary breath holding.	- Diminished cerebral hemodynamic response to hypoxia due to breath holding in middle-aged subjects (38–56 years) compared to young subjects (22–36 years). - Reduced amplitude of the cerebral hemodynamic changes due to vasomotion at rest.
Kwee and Nakada (2003)	Invos 4100 (continuous wave), acquisition rate: NC, interoptode distance: NC, channel number: NC.	Participants: 60 subjects (20–90 years) – determination of the level of activation: saturation index (rSO2) was calculated during task completion – area investigated: DLPFC – task: Wechsler Adult Intelligence Scale (WAIS-III).	- Age was a significant predictor of activation decline in the DLPFC ($R^2 = -0.561$).
Schroeter et al. (2003)	NIRO-300 (continuous wave), acquisition rate: 6 Hz, interoptode distance: 4–5 cm, channel number: 5.	Participants: 14 young (19–29 years) and 14 HO (62–71 years) – determination of the level of activation: amplitude response of [O_2Hb] and [HHb] (baseline: 2 s – activation period: 3–8 s) – area investigated: lateral PFC, motor cortex, intraparietal sulcus and primary visual cortex – task: Stroop task (manual response).	- In the motor cortex, the hemodynamic response was greater in the left motor cortex that in the right one in HO. - In the PFC, [O_2Hb] increased and [HHb] decreased during the Stroop task in both groups. - On all areas investigated, activation was reduced in HO, except in motor cortex.
Hock et al. (1995)	NIRO 500 (continuous wave), acquisition rate: 0.5 Hz, interoptode distance: 4 cm, channel number: 1.	Participants: 12 young (28 ± 4 years) and 17 HO (52 ± 10 years) – determination of the level of activation: amplitude response of [O_2Hb], [HHb] and [Tot Hb] (baseline: 1 min – activation period: 2.75 ± 1.3 min) – area investigated: left frontal cortex – task: calculation task.	- During the cognitive task, there was an increase of [O_2Hb] and [Tot Hb] and a slight decrease of [HHb] in both groups. - Overall, during the cognitive task, activation was significantly less pronounced in HO.

HO: healthy older; PD: Parkinson's disease; DLPFC: dorsolateral prefrontal cortex; PFC: prefrontal cortex; NC: not communicated; MCI: mild cognitive impairment; VLPFC: ventrolateral prefrontal cortex, TOI: tissue oxygenation index, GLM: general linear model; TMT: Trail making test; HHR: heart rate reserve.

memory and verbal fluency are cognitive functions particularly affected by normal aging (Brickman et al., 2005; Kausler, 1994). Hence, some studies have been conducted to explore the possible links between those cognitive deficits and cerebral oxygenation in particular brain areas as a function of aging and using the NIRS technique. Although episodic memory impairments are about the most reported cognitive declines due to normal aging, to date, only one study has examined their brain correlates using fNIRS (Ferreri et al., 2014a). The main results of this study will be summarized in Section 3.2. The principal explanation for this lack of fNIRS studies on memory may be that the most important brain area underlying episodic memory, the hippocampus, cannot be monitored by the NIRS technique because of its deep spatial location, as already discussed. Only the more strategic (or executive) components of memory, involving the PFC, can be monitored and analyzed by this technique. Verbal fluency (VF), involving semantic memory and executive functions, relies more on the prefrontal parts of the cortex, and its neuronal functional correlates have been investigated in more depth. In 2006, Hermann et al. investigated the effects of subjects' age and gender on functional brain activation in the superior temporal gyrus during the VF task. Although there was no difference in behavioral performance, their results showed that during the VF task, the young adults (19–31 years) had higher increases in O_2Hb compared to the older adults (52–80 years) in both the left and right hemispheres. In addition, although the activation in the young adults was more prominent in the left hemisphere compared to the right hemisphere, this left-lateralization was not observed in the older adults, who showed comparable activation of both hemispheres. This age-related reduction of activation during the VF task was confirmed by other fNIRS studies in other brain regions, such as the anterior part of the supplementary motor area (SMA) (Obayashi and Hara, 2013) and the PFC (Kahlaoui et al., 2012), although this last study reported bilateral PFC activation for both the younger and older participants. Furthermore, Obayashi and Hara reported a positive correlation between hypoactivity in the anterior SMA and VF performance among older adults, suggesting that lower increases of

O_2Hb could be responsible for their poorer behavioral performance. However, all these results must be interpreted with caution, given that they only focus on specific and isolated brain activation, with no information on potential activation in other brain regions. For example, they agree with fMRI results showing significantly less activation in the dorsolateral PFC (DLPFC) of older adults compared to young adults during the VF task (Ansado et al., 2013). However, fMRI studies, which allow for the monitoring and examination of whole brain activity with high spatial resolution, tell us that during VF performance, older adults may have more activation than young adults in other brain regions such as the right inferior parietal and left middle superior temporal cortices, the left anterior cingulate cortex and the left fusiform area (Ansado et al., 2013; Baciu et al., 2016).

Executive functions, referring to higher-order functions of control and coordination of more basic cognitive processes, are the cognitive functions most altered by normal aging (Albinet et al., 2012; Phillips and Henry, 2008). According to Miyake et al. (2000), fundamental executive processes encompass information updating and monitoring (working memory updating), inhibition of prepotent responses (inhibition) and mental set shifting (cognitive flexibility). These executive functions rely mostly on prefrontal, frontal and parietal brain regions (Collette et al., 2005, 2006) and thus can be accurately investigated with the NIRS technique. Concerning working memory updating, Vermeij and collaborators (Vermeij et al., 2012, 2014a,b, 2016) developed an original research program using the N-back task, which is one of the most used experimental tasks to examine this executive function. In this task, participants are required to indicate whether or not an item in a list presented is the same item that was presented n trials before. A portion of the results of this program is detailed in Section 3.2, but overall their findings underscore the sensibility of the NIRS technique to detect prefrontal hemodynamic changes as a function of cognitive load, age and behavioral performance in this type of task. Moreover, they also showed that this technique can be used in training protocols. Indeed, Vermeij et al. (2016) proposed a five-week computerized working memory training for healthy older adults and patients with mild cognitive impairment (MCI). They assessed their hemodynamic response with fNIRS in the left and right PFCs during an N-back task with three levels of complexity before and after the training program. Their results showed that, after the training period, although they did not significantly improve their working memory performance, healthy older adults demonstrated significantly less prefrontal activation during the 2-back load (high cognitive load), suggesting increased processing efficiency. In contrast, although they slightly improved their performance at low working memory loads, no evidence was found for training-related changes in prefrontal activation for the MCI patients. Importantly, they also found that, for all groups of participants, higher activation at a high cognitive load was predictive of higher behavioral improvements, whereas relatively higher prefrontal recruitment at a low cognitive load was related to worse behavioral performance and improvement. Although these types of results are limited by the isolated spatial location to PFC, they are in line with neurocognitive models of aging developed after fMRI and PET studies, such as the CRUNCH (Reuter-Lorenz and Cappell, 2008, see Sections 1 and 3.2), and are consistent with the results of fMRI studies during the N-back task (Mattay et al., 2006; Nagel et al., 2011).

Other studies have used multichannel fNIRS to examine cerebral hemodynamics of brain areas involved in inhibition and cognitive flexibility. For example, Schroeter et al. (2003) investigated the age dependency of brain activation in the lateral PFC, the motor cortex, the intraparietal sulcus and the primary visual cortex during the Stroop task evaluating inhibition (with neutral, congruent and incongruent conditions). As expected, the older adults (65.1 ± 3.1 years) demonstrated worse cognitive performance than the young adults (23.9 ± 3.1 years) in this task. The fNIRS results showed, for all participants, a stronger hemodynamic response (both an increased [O_2Hb] and decreased [HHb]) in the controlateral left primary motor cortex because the participants responded with their dominant right hand. Overall, the hemodynamic response was lower for the elderly in the lateral PFC, but not in the motor cortex. Finally, the young adults had a higher hemodynamic response in the lateral PFC during the incongruent condition (inhibition) compared to the neutral and congruent conditions, while in the older adults, the hemodynamic response in the lateral PFC was the same regardless of the condition (inhibition or not). Using a 28-channel NIRS device, Laguë-Beauvais et al. (2013) examined the functional neural network involved during a modified Stroop task requiring inhibition and switching in young and older adults. Their fNIRS results support the notion that these two executive processes are associated with distinct patterns of prefrontal activation. Moreover, they highlight that these two mechanisms are differentially altered by aging and that prefrontal activation appears more spread out in the PFC of older adults. These more diffuse patterns of brain activation observed with fNIRS in older adults compared to younger ones have also been reported by other studies using the trail making test to evaluate cognitive flexibility (Hagen et al., 2014; Müller et al., 2014).

Dual-task capacity, which refers to the ability to perform two different tasks simultaneously and relies on divided attention and executive functions, suffers during normal aging, particularly when one task involves balance or locomotion (Boisgontier et al., 2013; Verhaeghen and Cerella, 2002). Due to its technical characteristics and by taking into account the limitations detailed in Section 2.1, the NIRS technique appears to be a particularly well adapted neuroimaging tool to examine brain activation during dual-task paradigms involving motion. To date, few studies have been conducted on this subject, but their number is rapidly growing, and their conclusions are somewhat mixed. Oshugi et al. (2013) showed, during a dual-task protocol involving simultaneous calculation and stepping, a stronger activation of the PFC in older adults (77.9 ± 5.3 years), 10 s beyond the completion of the tasks compared to young adults (28.9 ± 1.5 years). In contrast, Holtzer et al. (2011), using a walking and talking dual-task, observed decreased PFC activation in older adults (66–88 years) compared to young adults (19–29 years). These discrepancies may be due to the complexity of the secondary task. Indeed, recently Beurskens et al. (2014), using two different dual-task protocols (walking and talking vs. walking and visual checking), showed that PFC activation during the dual-task condition differed little compared to the single task condition (only walking) in young (24.5 ± 3.3 years) and in older adults (71.0 ± 3.8 years) only during the walking and talking dual-task condition. However, during the walking and visual checking dual-task condition, older adults showed lower activation in the PFC compared to the single task condition. This decrease was interpreted by the authors as evidence for a shift of processing resources from the PFC to other brain regions that enables older adults to cope with the management of concurrent tasks requiring both motor and visual processes. Again, one fundamental limitation of these works is that, due to the optode array placement being limited to the PFC, they are unable to detect the postulated activation of other brain areas. Clearly, the NIRS technique must continue to develop and to multiply the number of channels to examine the brain more extensively (although still restricted to superficial cortex regions).

3.2. Moderators of brain activation

Some factors may influence brain hemodynamic patterns at rest or during cognitive stimulation. The first factor is chronological age itself. Several studies have indeed shown a reduction in the

amplitude of the hemodynamic response as a function of aging (Heilbronner and Münte, 2013; Hock et al., 1995; Kameyama et al., 2004; Kwee and Nakada, 2003; Safonova et al., 2004). According to Hock et al. (1995), the age-related reduction of the hemodynamic response can be explained by three assumptions. First, in older adults there may be "less activation" of brain tissue and hence less metabolic demands during brain stimulation, which would require a smaller blood flow increase. This *underactivation hypothesis* has already been proposed in the neuroscience literature using fMRI and PET techniques (Reuter-Lorenz and Cappell, 2008; Reuter-Lorenz and Park, 2010). Second, the reduction of local activation may be because other non-specific brain regions are activated during a particular cognitive task. This may be related to an alteration of the functional brain organization, as proposed by the *dedifferentiation hypothesis* (Li et al., 2000), or to the phenomenon of neuronal compensation, as proposed by the CRUNCH model (Reuter-Lorenz and Cappell, 2008). Third, the mechanisms of coupling between brain cell activity and blood flow may be altered. This may be related to a reduction in the *neurovascular coupling* in older adults.

In support of this last hypothesis, recently, Fabiani et al. (2014) studied the effects of normal aging on neurovascular coupling in the primary visual cortex. To measure neuronal and vascular activity, they combined different techniques such as Event-Related Optical Signal (EROS), Event-Related brain Potentials (ERPs) and two measures of hemodynamic parameters (fMRI and NIRS) in young and older adults. EROS is based on fast measures of the optical properties of the cortical brain tissue, which change because of transmembrane ion movements (for more details see Gratton and Fabiani, 2001). These authors point out that this technique has an excellent temporal resolution (on the order of milliseconds) and good spatial specificity (less than 1 cm^3). In their study, Fabiani and collaborators have submitted participants to visual stimuli with different frequencies. They showed that the relationship between the neuronal and vascular measures was not linear but quadratic in both groups, although the amplitude of the component responses was reduced in the elderly, as was their neurovascular coupling. More particularly, the coupling between oxy- and deoxy-hemoglobin was altered in older adults with low levels of aerobic fitness, but not in older adults with high levels of fitness. This variability in the coupling between [O_2Hb] and [HHb] as a function of the subjects' characteristics is discussed later in this section. However, these results confirm that the alteration of neurovascular coupling may be one of the causes of the reduction in the amplitude of the hemodynamic response in older adults.

Hemodynamic patterns are also sensitive to the nature of the task used to investigate brain activation and the cognitive load. As the NIRS technique has been shown to be reliable and sensitive to the cognitive load (Fishburn et al., 2014), studies have been conducted to examine brain activation differences as a function of cognitive task demands between young and older adults. For example, Vermeij et al. (2012) investigated bilateral prefrontal cortex activation as a function of working memory load using two levels of difficulty in a verbal N-back task. Their fNIRS results revealed that regardless of the age of the participants, prefrontal activation increased with rising working-memory load. However, contrary to young adults, who showed slight right-hemispheric dominance during the low cognitive load conditions, older adults showed bilateral activity during all conditions (low and high cognitive loads). During the most difficult condition (2-back) for the young participants, however, the lateralization effect was no more apparent, indicating that they also further recruited their left hemisphere at the high task load, probably to sustain their cognitive performance. These results are in agreement with modern models of neurocognitive aging based on fMRI and PET studies, such as the HAROLD model (Cabeza, 2002) and the CRUNCH model (Reuter-Lorenz and Cappell, 2008) presented in Introduction. More recently, Vermeij et al. (2014b) also illustrated the usefulness of NIRS to test the CRUNCH model in older adults with differing task performance using a spatial variant of the N-back task. They highlighted the importance of taking into account individual behavioral performance to interpret the hemodynamic patterns, as discussed more in detail below. Nevertheless, one important point for our concern is that all these results acquired with fNIRS agree with fMRI and PET results, and provide support for these neurocognitive models of aging. Additionally, sometimes the fNIRS [O_2Hb] signal appears to be a more sensitive parameter for detecting brain-behavior relationships as a function of cognitive load than the fMRI BOLD signal (Vermeij et al., 2014).

Other factors linked to the subjects or the experimental characteristics can also influence the hemodynamic response, for which the NIRS technique presents advantages. For example, Makizako et al. (2013) showed that older adults who go outdoors daily demonstrate higher activation in the right and left lateral PFCs compared to their peers who do not, during the performance of a verbal fluency task. These findings suggest that going outdoors may contribute to successful cerebral oxygenation during the performance of cognitive tasks, maybe because this behavior induces greater physical activity or improves physical fitness. Indeed, NIRS is a particularly relevant imaging technique for examining the cardiovascular fitness hypothesis (Colcombe et al., 2004; Dustman et al., 1984), which states that higher levels of aerobic fitness in older adults, increases cerebral oxygenation supply to the brain, which should improve cognitive performance. NIRS can monitor brain activation correlates not only at the level of changes in the regional CBF but also more precisely at the level of changes in cerebral oxygenation; thus enabling a more direct test of the cardiovascular fitness hypothesis on the benefits of physical fitness on cognitive performance in the elderly. Indeed, this technique is the only one to directly measure variations in cerebral oxygenation level. Recently, Albinet et al. (2014) were the first to demonstrate, using fNIRS, that older women with high levels of cardiovascular fitness have stronger patterns of oxyhemoglobin increases in the right DLPFC and that this greater cerebral oxygenation mediates their better cognitive performance (inhibition), compared to low-fit older women. Dupuy et al. (2015) reported similar fNIRS results in young and older women, using a different experimental task assessing inhibition and cognitive flexibility. Taken together, these results highlight the utility of the NIRS technique for better understanding individual differences in brain activation during cognitive performance. Although beyond the scope of this review concerning normal aging, it is important to note that a few studies have used NIRS to investigate potential brain activation deficits in neurodegenerative disorders, such as Alzheimer disease (AD). For instance, Zeller et al. (2010) reported that AD patients show parietal activation deficits compared to healthy older subjects during visuospatial processing (a prominent symptom of AD), but not during a color discrimination control task. These local brain activation deficits in AD patients, particularly in the parietal cortex, were already reported by Hock et al. (1996) during a calculation task. To go further, Fallgatter et al. (1997) showed that, during a verbal fluency task, AD patients did not demonstrate a more pronounced left than right hemispheric change in relative concentration of oxyhemoglobin observed in older controls, along with a clear performance decline. These results were interpreted as a loss of functional hemispheric asymmetry in AD patients, coherent with the HAROLD model proposed by Cabeza (2002) for normal aging. Overall, van Beek et al. (2012) proposed that these cerebral hemodynamic changes in AD patients can be explained by an altered transfer of CBF to cortical oxygenation, indicating that the properties of the cerebral microvasculature are changed in this population.

Finally, acute or transient manipulations of the experimental conditions can influence brain hemodynamic patterns. NIRS studies with older adults have shown that acute physical exercise (Hyodo et al., 2012; Lucas et al., 2012) or glucose ingestion (Gagnon et al., 2012) may improve cognitive performance and increase PFC brain activation, as measured by variations of oxy-deoxy or total-hemoglobin relative concentrations. However, the interaction between cognitive and brain activation is complex during acute physical exercise and is influenced by several factors, such as exercise intensity, exercise duration, task difficulty, fitness level of subjects, aging and health status (see Ando, 2016). Conversely, a recent study using fNIRS in older adults showed that listening to music during the encoding phase improved episodic memory performance and decreased bilateral DLPFC activity, suggesting that music modulates the activity of the DLPFC during encoding in a less-demanding direction (Ferreri et al., 2014a). Altogether, these results underscore the sensibility of the NIRS technique for detecting and monitoring subtle changes in brain hemodynamic activity in older adults as a function of experimental manipulations.

4. Novel perspectives

In the preceding sections, we reviewed recent findings in the cognitive aging literature using the fNIRS technique, with particular emphasis on its advantages and limits. The main advantages of NIRS are the ability to monitor and record different hemodynamic parameters (and particularly O_2Hb) and its relatively low susceptibility to motion artifacts. These characteristics allow NIRS to be a particularly convenient neuroimaging tool to better understand the neurophysiological basis of the benefits of aerobic exercise and cardiovascular fitness on cognitive aging (Hillman et al., 2008). Indeed, as reported above, two recent cross-sectional studies using fNIRS have linked higher PFC oxygenation and better cognitive performance in high-fit young and older women (Albinet et al., 2014; Dupuy et al., 2015). More research should be developed using this technique on larger samples including males and using a randomized controlled design to strengthen these preliminary results. Additionally, NIRS is a particularly convenient neuroimaging tool to examine brain activation during motion in ecological settings (Ekkekakis, 2009; Perrey, 2008). This is particularly relevant in the field of aging for examining the brain correlates of postural control and locomotion, which decline as we age. As we reviewed, few studies have examined this question using NIRS during dual-task paradigms, and they have produced contradicting results. It may be that some important characteristics of the dual-task protocol known to affect the behavioral results, such as the difficulty of the postural/locomotion task, the nature of the cognitive task and task prioritization (Beurskens and Bock, 2013; Boisgontier et al., 2013; Doumas et al., 2008), may also affect brain patterns of activation and should be more comprehensively examined in future studies.

Due to its relatively low spatial (comparatively to MRI) and temporal (comparatively to EEG) resolution and to its low depth penetration of the cortical tissue, NIRS has important limits in the determination of whole brain activity during complex cognitive and/or motor activities. Indeed, as presented in Section 2.1, the depth penetration of the light is approximately 2–3 cm below the cerebral cortex (Perrey, 2008; Strangman et al., 2002a). To overcome these limits, NIRS can be combined with MRI or EEG to gain insight in the metabolic and/or electrical activity of the brain. A few studies have already examined the feasibility and utility of combining these neuroimaging techniques (Mehagnoul-Schipper et al., 2002; Steinbrink et al., 2006; Strangman et al., 2002b; Wallois et al., 2012). Research in the field of aging should develop such combined neuroimaging protocols to better characterize the temporal and spatial signature of brain activation as a function of cognitive demands in older adults. Finally, all the studies described in this review used a local activity approach, which consists in observing hemodynamics variations in an isolated brain area (a particular region of interest) during cognitive performance. Recently, a functional connectivity approach was used using combined fNIRS-EEG-fMRI data during a motor task. This approach is used to describe the directional communication between spatially separate regions of interest during task performance (Anwar et al., 2016). Future research should use this approach to provide a better understanding of the effective connectivity between separate brain regions during cognitive aging. This would be a promising avenue concerning the investigation of the various memory declines related to normal and pathological aging, which could later translate to the development of brain-computer interfaces in the field of neurological rehabilitation and quality of life management.

5. Conclusion

NIRS is well-adapted to measure hemodynamic changes in brain activation and, due to its characteristics (adequate signal-to-noise ratio, low susceptibility to motion artifacts, easy-to use), remains a prevalent neuroimaging technique in the field of cognitive aging. The majority of the reviewed studies showed the deleterious effects of chronological age on brain activation and highlighted the main factors (type of task, cognitive load, subjects' characteristics, experimental manipulations) which can modulate this activation. The majority of the findings using the NIRS technique in this field appear consistent with other findings using more traditional imaging techniques, such as PET and fMRI. However, due to its relatively low spatial resolution and to its low depth penetration of the cortical tissue, NIRS cannot by itself assess functional connectivity and reorganization that can occur in the entire brain. Thus, this neuroimaging technique is suitable to examine specific, theoretically well-justified hypotheses on local brain activation in restricted superficial cortical areas. As such, theoretical and methodological efforts should continue to be done in order to precisely define and operationalize baseline level (resting or control condition), cognitive load and training effects, and good practice in signal processing.

Conflicts of interest

N.F. Agbangla declares that he has no conflict of interest. M. Audiffren declares that he has no conflict of interest. C.T. Albinet declares that he has no conflict of interest.

Funding

This work was funded by the Poitou-Charentes region, the Fonds Européen de Developpement Régional (FeDER) and the French National Research Agency (ANR-12-MALZ-005-01). This work is part of the doctoral dissertation of the first author.

Ethical approval

This article does not contain any studies with human participants performed by any of the authors.

Informed consent

Not applicable.

References

Albinet, C.T., Boucard, G., Bouquet, C.A., Audiffren, M., 2012. Processing speed and executive functions in cognitive aging: how to disentangle their mutual

relationship? Brain Cogn. 79 (1), 1–11, http://dx.doi.org/10.1016/j.bandc.2012.02.001.
Albinet, C.T., Mandrick, K., Bernard, P.L., Perrey, S., Blain, H., 2014. Improved cerebral oxygenation response and executive performance as a function of cardiorespiratory fitness in older women: a fNIRS study. Front. Aging Neurosci. 6, 272, http://dx.doi.org/10.3389/fnagi.2014.00272.
Ando, S., 2016. Acute Exercise and Cognition: Exercice-Cognition Interaction: Neuroscience Perspectives. Effects of Cerebral Oxygenation and Blood Flow. In: McMorris, T. (Ed.). Academic Press, pp. 131–145.
Ansado, J., Marsolais, Y., Methqal, I., Alary, F., Joanette, Y., 2013. The adaptive aging brain: evidence from the preservation of communication abilities with age. Eur. J. Neurosci. 37 (12), 1887–1895, http://dx.doi.org/10.1111/ejn.12252.
Anwar, A.R., Muthalib, M., Perrey, S., Galka, A., Granert, O., Wolff, S., Heute, U., Deuschl, G., Raethjen, J., Muthuraman, M., 2016. Effective connectivity of cortical sensorimotor networks during finger movement tasks: a simultaneous fNIRS, fMRI, EEG Study. Brain Topogr. 29 (5), 645–660, http://dx.doi.org/10.1007/s10548-016-0507-1.
Baciu, M., Boudiaf, N., Cousin, E., Perrone-Bertolotti, M., Pichat, C., Fournet, N., Chainay, H., Lamalle, L., Krainik, A., 2016. Functional MRI evidence for the decline of word retrieval and generation during normal aging. Age 38 (1), 3, http://dx.doi.org/10.1007/s11357-015-9857-y.
Bertsch, K., Hagemann, D., Hermes, M., Walter, C., Khan, R., Naumann, E., 2009. Resting cerebral blood flow, attention, and aging. Brain Res. 1267, 77–88, http://dx.doi.org/10.1016/j.brainres.2009.02.053.
Beurskens, R., Bock, O., 2013. Does the walking task matter? Influence of different walking conditions on dual-task performances in young and older persons. Hum. Mov. Sci. 32 (6), 1456–1466, http://dx.doi.org/10.1016/j.humov.2013.07.013.
Beurskens, R., Helmich, I., Rein, R., Bock, O., 2014. Age-related changes in prefrontal activity during walking in dual-task situations: a fNIRS study. Int. J. Psychophysiol. 92 (3), 122–128, http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.03.005.
Bierre, K.L., Lucas, S.J., Guiney, H., Cotter, J.D., Machado, L., 2016. Cognitive difficulty intensifies age-related changes in anterior frontal hemodynamics: novel evidence from near-infrared spectroscopy. J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci. 72 (2), 181–188, http://dx.doi.org/10.1093/gerona/glw061.
Boas, D.A., Elwell, C.E., Ferrari, M., Taga, G., 2014. Twenty years of functional near-infrared spectroscopy: introduction for the special issue. Neuroimage 85 (Pt 1), 1–5, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.033.
Boisgontier, M.P., Beets, I.A., Duysens, J., Nieuwboer, A., Krampe, R.T., Swinnen, S.P., 2013. Age-related differences in attentional cost associated with postural dual tasks: increased recruitment of generic cognitive resources in older adults. Neurosci. Biobehav. Rev. 37, 1824–1837, http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.07.014.
Brickman, A.M., Paul, R.H., Cohen, R.A., Williams, L.M., MacGregor, K.L., Jefferson, A.L., Tate, D.F., Gunstad, J., Gordon, E., 2005. Category and letter verbal fluency across the adult lifespan: relationship to EEG theta power. Arch. Clin. Neuropsychol. 20 (5), 561–573, http://dx.doi.org/10.1016/j.acn.2004.12.006.
Cabeza, R., Anderson, N.D., Locantore, J.K., McIntosh, A.R., 2002. Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. Neuroimage 17 (3), 1394–1402.
Cabeza, R., Nyberg, L., Park, D., 2005. Cognitive Neuroscience of Aging: Linking Cognitive and Cerebral Aging. Oxford University Press, New-York.
Cabeza, R., 2002. Hemispheric asymmetry reduction in older adults: the HAROLD model. Psychol. Aging 17 (1), 85–100.
Clark, D.J., Rose, D.K., Ring, S.A., Porges, E.C., 2014. Utilization of central nervous system resources for preparation and performance of complex walking tasks in older adults. Front. Aging Neurosci. 6, 217, http://dx.doi.org/10.3389/fnagi.2014.00217.
Colcombe, S.J., Kramer, A.F., Erickson, K.I., Scalf, P., McAuley, E., Cohen, N.J., Webb, A., Jerome, G.J., Marquez, D.X., Elavsky, S., 2004. Cardiovascular fitness, cortical plasticity, and aging. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 101 (9), 3316–3321, http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0400266101.
Collette, F., Van der Linden, M., Laureys, S., Delfiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., Salmon, E., 2005. Exploring the unity and diversity of the neural substrates of executive functioning. Hum. Brain Mapp. 25 (4), 409–423.
Collette, F., Hogge, M., Salmon, E., Van Der Linden, M., 2006. Exploration of the neural substrates of executive functioning by functional neuroimaging. Neuroscience 139 (1), 209–221, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.05.035.
Cui, X., Bray, S., Reiss, A.L., 2010. Speeded near infrared spectroscopy (NIRS) response detection. PLoS One 5 (11), e15474.
Doumas, M., Smolders, C., Krampe, R.T., 2008. Task prioritization in aging: effects of sensory information on concurrent posture and memory performance. Exp. Brain Res. 187 (2), 275–281, http://dx.doi.org/10.1007/s00221-008-1302-3.
Dupuy, O., Gauthier, C.J., Fraser, S.A., Desjardins-Crèpeau, L., Desjardins, M., Mekary, S., Lesage, F., Hoge, R.D., Pouliot, P., Bherer, L., 2015. Higher levels of cardiovascular fitness are associated with better executive function and prefrontal oxygenation in younger and older women. Front. Hum. Neurosci. 9, 66, http://dx.doi.org/10.3389/fnhum.2015.00066.
Dustman, R.E., Ruhling, R.O., Russell, E.M., Shearer, D.E., Bonekat, H.W., Shigeoka, J.W., Wood, J.S., Bradford, D.C., 1984. Aerobic exercise training and improved neuropsychological function of older individuals. Neurobiol. Aging 5 (1), 35–42.
Ekkekakis, P., 2009. Illuminating the black box: investigating prefrontal cortical hemodynamics during exercise with near-infrared spectroscopy. J. Sport Exerc. Psychol. 31 (4), 505–553.
Fabiani, M., Gordon, B.A., Maclin, E.L., Pearson, M.A., Brumback-Peltz, C.R., Low, K.A., McAuley, E., Sutton, B.P., Kramer, A.F., Gratton, G., 2014. Neurovascular coupling in normal aging: a combined optical, ERP and fMRI study. Neuroimage 85 (1), 592–607, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.04.113.
Fallgatter, A.J., Roesler, M., Sitzmann, A., Heidrich, A., Mueller, T.J., Strik, W.K., 1997. Loss of functional hemispheric asymmetry in Alzheimer's dementia assessed with near-infrared spectroscopy. Cogn. Brain Res. 6 (1), 67–72.
Ferreri, L., Bigand, E., Perrey, S., Muthalib, M., Bard, P., Bugaiska, A., 2014a. Less effort, better results: how does music act on prefrontal cortex in older adults during verbal encoding? An fNIRS study. Front. Hum. Neurosci. 12 (8), 301, http://dx.doi.org/10.3389/fnhum.
Ferreri, L., Bigand, E., Perrey, S., Bugaiska, A., 2014b. The promise of near-infrared spectroscopy (NIRS) for psychological research: a brief review. L'Année psychologique 114 (03), 537–569, http://dx.doi.org/10.4074/S0003503314003054.
Fishburn, F.A., Norr, M.E., Medvedev, A.V., Vaidya, C.J., 2014. Sensitivity of fNIRS to cognitive state and load. Front. Hum. Neurosci. 8, 76, http://dx.doi.org/10.3389/fnhum.2014.00076.
Gagnon, C., Desjardins-Crépeau, L., Tournier, I., Desjardins, M., Lesage, F., Greenwood, C.E., Bherer, L., 2012. Near-infrared imaging of the effects of glucose ingestion and regulation on prefrontal activation during dual-task execution in healthy fasting older adults. Behav. Brain Res. 232 (1), 137–147, http://dx.doi.org/10.1016/j.bbr.2012.03.039.
Gagnon, L., Yücel, M.A., Boas, D.A., Cooper, R.J., 2014. Further improvement in reducing superficial contamination in NIRS using double short separation measurements. Neuroimage 85 (1), 127–135, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.01.073.
Giacometti, P., Diamond, S.G., 2013. Compliant head probe for positioning electroencephalography electrodes and near-infrared spectroscopy optodes. J. Biomed. Opt. 18 (2), 27005, http://dx.doi.org/10.1117/1.JBO.18.2.027005.
Grady, C., 2012. The cognitive neuroscience of ageing. Nat. Rev. Neurosci. 13 (7), 491–505, http://dx.doi.org/10.1038/nrn3256.
Gratton, G., Fabiani, M., 2001. The event-related optical signal: a new tool for studying brain function. Int. J. Psychophysiol. 42 (2), 109–121.
Hagen, K., Ehlis, A.C., Haeussinger, F.B., Heinzel, S., Dresler, T., Mueller, L.D., Herrmann, M.J., Fallgatter, A.J., Metzger, F.G., 2014. Activation during the Trail Making Test measured with functional near-infrared spectroscopy in healthy elderly subjects. Neuroimage 85 (Pt 1), 583–591, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.09.014.
Heilbronner, U., Münte, T.F., 2013. Rapid event-related near-infrared spectroscopy detects age-related qualitative changes in the neural correlates of response inhibition. Neuroimage 15 (65), 408–415, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.09.066.
Heinzel, S., Metzger, F.G., Ehlis, A.-C., Korell, R., Alboji, A., Haeussinger, F.B., Hagen, K., Maetzler, W., Eschweiler, G.W., Berg, D., Fallgatter, A.J., TREND Study Consortium, 2013a. Aging-related cortical reorganization of verbal fluency processing: a functional near-infrared spectroscopy study. Neurobiol. Aging 34 (2), 439–450, http://dx.doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2012.05.021.
Heinzel, S., Haeussinger, F.B., Hahn, T., Ehlis, A.C., Plichta, M.M., Fallgatter, A.J., 2013b. Variability of (functional) hemodynamics as measured with simultaneous fNIRS and fMRI during intertemporal choice. Neuroimage 71, 125–134, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.12.074.
Herrmann, M.J., Walter, A., Ehlis, A.C., Fallgatter, A.J., 2006. Cerebral oxygenation changes in the prefrontal cortex: effects of age and gender. Neurobiol. Aging 27 (6), 888–894, http://dx.doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.04.013.
Hillman, C.H., Erickson, K.I., Kramer, A.F., 2008. Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition. Nat. Rev. Neurosci. 9 (1), 58–65, http://dx.doi.org/10.1038/nrn2298.
Hock, C., Müller-Spahn, F., Schuh-Hofer, S., Hofmann, M., Dirnagl, U., Villringer, A., 1995. Age dependency of changes in cerebral hemoglobin oxygenation during brain activation: a near-infrared spectroscopy study. J. Cereb. Blood Flow Metab. 15 (6), 1103–1108, http://dx.doi.org/10.1038/jcbfm.1995.137.
Hock, C., Villringer, K., Müller-Spahn, F., Hofmann, M., Schuh-Hofer, S., Heekeren, H., et al., 1996. Near infrared spectroscopy in the diagnosis of Alzheimer's disease. Ann. N. Y. Acad. Sci. 777 (1), 22–29.
Holtzer, R., Mahoney, J.R., Izzetoglu, M., Izzetoglu, K., Onaral, B., Verghese, J., 2011. fNIRS study of walking and walking while talking in young and old individuals. J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci. 66 (8), 879–887, http://dx.doi.org/10.1093/gerona/glr068.
Huppert, T.J., Diamond, S.G., Franceschini, M.A., Boas, D.A., 2009. HomER: a review of time-series analysis methods for near-infrared spectroscopy of the brain. Appl. Opt. 48 (10), 280–298.
Hyodo, K., Dan, I., Suwabe, K., Kyutoku, Y., Yamada, Y., Akahori, M., Byun, K., Kato, M., Soya, H., 2012. Acute moderate exercise enhances compensatory brain activation in older adults. Neurobiol. Aging 33 (11), 2621–2632, http://dx.doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2011.12.022.
Jöbsis, F.F., 1977. Noninvasive, infrared monitoring of cerebral and myocardial oxygen sufficiency and circulatory parameters. Science (New York, N.Y.) 198 (4323), 1264–1267.
Jasdzewski, G., Strangman, G., Wagner, J., Kwong, K.K., Poldrack, R.A., Boas, D.A., 2003. Differences in the hemodynamic response to event-related motor and visual paradigms as measured by near-infrared spectroscopy. Neuroimage 20 (1), 479–488.
Jernigan, T.L., Archibald, S.L., Fennema-Notestine, C., Gamst, A.C., Stout, J.C., Bonner, J., Hesselink, J.R., 2001. Effects of age on tissues and regions of the cerebrum and cerebellum. Neurobiol. Aging 22 (4), 581–594.

Kahlaoui, K., Di Sante, G., Barbeau, J., Maheux, M., Lesage, F., Ska, B., Joanette, Y., 2012. Contribution of NIRS to the study of prefrontal cortex for verbal fluency in aging. Brain Lang. 121 (2), 164–173, http://dx.doi.org/10.1016/j.bandl.2011.11.002.

Kameyama, M., Fukuda, M., Uehara, T., Mikuni, M., 2004. Sex and age dependencies of cerebral blood volume changes during cognitive activation: a multichannel near-infrared spectroscopy study. Neuroimage 22 (4), 1715–1721, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.03.050.

Kausler, D.H., 1994. Learning and Memory in Normal Aging. Academic Press, San Diego.

Kirilina, E., Jelzow, A., Heine, A., Niessing, M., Wabnitz, H., Brühl, R., et al., 2012. The physiological origin of task-evoked systemic artefacts in functional near infrared spectroscopy. Neuroimage 61 (1), 70–81, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.02.074.

Kwee, I.L., Nakada, T., 2003. Dorsolateral prefrontal lobe activation declines significantly with age-functional NIRS study. J. Neurol. 250 (5), 525–529, http://dx.doi.org/10.1007/s00415-003-1028-x.

Laguë-Beauvais, M., Brunet, J., Gagnon, L., Lesage, F., Bherer, L., 2013. A fNIRS investigation of switching and inhibition during the modified Stroop task in younger and older adults. Neuroimage 1 (64), 485–495, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.09.042.

Laguë-Beauvais, M., Fraser, S.A., Desjardins-Crépeau, L., Castonguay, N., Desjardins, M., Lesage, F., Bherer, L., 2015. Shedding light on the effect of priority instructions during dual-task performance in younger and older adults: a fNIRS study. Brain Cogn. 98, 1–14, http://dx.doi.org/10.1016/j.bandc.2015.05.001.

Leff, D.R., Orihuela-Espina, F., Elwell, C.E., Athanasiou, T., Delpy, D.T., Darzi, A.W., Yang, G.Z., 2011. Assessment of the cerebral cortex during motor task behaviours in adults: a systematic review of functional near infrared spectroscopy (fNIRS) studies. Neuroimage 54, 2922–2936, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.10.058.

Leh, S.E., Petrides, M., Strafella, A.P., 2010. The neural circuitry of executive functions in healthy subjects and Parkinson's disease. Neuropsychopharmacology 35 (1), 70–85, http://dx.doi.org/10.1038/npp.2009.88.

Li, S.C., Lindenberger, U., Frensch, P.A., 2000. Unifying cognitive aging: from neuromodulation to representation to cognition. Neurocomputing 32–33 (2000), 879–890.

Lloyd-Fox, S., Blasi, A., Elwell, C.E., 2010. Illuminating the developing brain: the past, present and future of functional near infrared spectroscopy. Neurosci. Biobehav. Rev. 34 (3), 269–284, http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.07.008.

Lucas, S.J., Ainslie, P.N., Murrell, C.J., Thomas, K.N., Franz, E.A., Cotter, J.D., 2012. Effect of age on exercise-induced alterations in cognitive executive function: relationship to cerebral perfusion. Exp. Gerontol. 47 (8), 541–551, http://dx.doi.org/10.1016/j.exger.2011.12.002.

Müller, L.D., Guhn, A., Zeller, J.B.M., Biehl, S.C., Dresler, T., Hahn, T., Fallgatter, A.J., Polak, T., Deckert, J., Herrmann, M.J., 2014. Neural correlates of a standardized version of the trail making test in young and elderly adults: a functional near-infrared spectroscopy study. Neuropsychologia 56, 271–279, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.01.019.

Maidan, I., Nieuwhof, F., Bernad-Elazari, H., Reelick, M.F., Bloem, B.R., Giladi, N., Deutsch, J.E., Hausdorff, J.M., Claassen, J.A., Mirelman, A., 2016. The role of the frontal lobe in complex walking among patients with Parkinson's disease and healthy older adults: an fNIRS Study. Neurorehabil. Neural Repair 30 (10), 963–971, http://dx.doi.org/10.1177/1545968316650426.

Makizako, H., Doi, T., Shimada, H., Park, H., Uemura, K., Yoshida, D., Tsutsumimoto, K., Anan, Y., Suzuki, T., 2013. Relationship between going outdoors daily and activation of the prefrontal cortex during verbal fluency tasks (VFTs) among older adults: a near-infrared spectroscopy study. Arch. Gerontol. Geriatr. 56 (1), 118–123, http://dx.doi.org/10.1016/j.archger.2012.08.017.

Mattay, V.S., Fera, F., Tessitore, A., Hariri, A.R., Berman, K.F., Das, S., Meyer-Lindenberg, A., Goldberg, T.E., Callicott, J.H., Weinberger, D.R., 2006. Neurophysiological correlates of age-related changes in working memory capacity. Neurosci. Lett. 392 (1–2), 32–37, http://dx.doi.org/10.1016/j.neulet.2005.09.025.

Mehagnoul-Schipper, D.J., van der Kallen, B.F., Colier, W.N., van der Sluijs, M.C., van Erning, L.J., Thijssen, H.O., Oeseburg, B., Hoefnagels, W.H., Jansen, R.W., 2002. Simultaneous measurements of cerebral oxygenation changes during brain activation by near-infrared spectroscopy and functional magnetic resonance imaging in healthy young and elderly subjects. Hum. Brain Mapp. 16 (1), 14–23.

Miyake, A., Friedman, N.P., Emerson, M.J., Witzki, A.H., Howerter, A., Wager, T.D., 2000. The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex Frontal Lobe tasks: a latent variable analysis. Cogn. Psychol. 41 (1), 49–100, http://dx.doi.org/10.1006/cogp.1999.0734.

Nagel, I.E., Preuschhof, C., Li, S.C., Nyberg, L., Bäckman, L., Lindenberger, U., Heekeren, H.R., 2011. Load modulation of BOLD response and connectivity predicts working memory performance in younger and older adults. J. Cogn. Neurosci. 23 (8), 2030–2045, http://dx.doi.org/10.1162/jocn.2010.21560.

Obayashi, S., Hara, Y., 2013. Hypofrontal activity during word retrieval in older adults: a near-infrared spectroscopy study. Neuropsychologia 51 (3), 418–424, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.11.023.

Oboshi, Y., Kikuchi, M., Shimizu, Y., Yoshimura, Y., Hiraishi, H., Okada, H., Magata, Y., Ouchi, Y., 2014. Pre-task prefrontal activation during cognitive processes in aging: a near-infrared spectroscopy study. PLoS One 9 (6), e98779, http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0098779.

Ohsugi, H., Ohgi, S., Shigemori, K., Schneider, E.B., 2013. Differences in dual-task performance and prefrontal cortex activation between younger and older adults. BMC Neurosci. 14, 10, http://dx.doi.org/10.1186/1471-2202-14-10.

Pakkenberg, B., Pelvig, D., Marner, L., Bundgaard, M.J., Gundersen, H.J.G., Nyengaard, J.R., Regeur, L., 2003. Aging and the human neocortex. Exp. Gerontol. 38 (1–2), 95–99.

Park, D.C., Polk, T.A., Mikels, J.A., Taylor, S.F., Marshuetz, C., 2001. Cerebral aging: integration of brain and behavioral models of cognitive function. Dialogues Clin. Neurosci. 3 (3), 151–165.

Peng, K., Nguyen, D.K., Tayah, T., Vannasing, P., Tremblay, J., Sawan, M., Lassonde, M., Lesage, F., Pouliot, P., 2013. fNIRS-EEG study of focal interictal epileptiform discharges. Epilepsy Res., http://dx.doi.org/10.1016/j.eplepsyres.2013.12.011.

Perrey, S., 2008. Non-invasive NIR spectroscopy of human brain function during exercise. Methods 45 (4), 289–299, http://dx.doi.org/10.1016/j.ymeth.2008.04.005.

Phillips, L.H., Henry, J.D., 2008. Adult aging and executive functioning. In: Anderson, V., Jacobs, R., Anderson, P.J. (Eds.), Executive Functions and the Frontal Lobes: A Lifespan Perspective. Taylor & Francis, New-York, pp. 57–79.

Piper, S.K., Krueger, A., Koch, S.P., Mehnert, J., Habermehl, C., Steinbrink, J., Obrig, H., Schmitz, C.H., 2014. A wearable multi-channel fNIRS system for brain imaging in freely moving subjects. Neuroimage 85 (Pt 1), 64–71, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.06.062.

Reuter-Lorenz, P.A., Cappell, K.A., 2008. Neurocognitive aging and the compensation hypothesis. Curr. Dir. Psychol. Sci. 17, 177–182.

Reuter-Lorenz, P.A., Park, D.C., 2010. Human neuroscience and the aging mind: a new look at old problems. J. Gerontol. B Psychol. Sci. Soc. Sci. 65 (4), 405–415, http://dx.doi.org/10.1093/geronb/gbq035.

Safonova, L.P., Michalos, A., Wolf, U., Wolf, M., Hueber, D.M., Choi, J.H., Gupta, R., Polzonetti, C., Mantulin, W.W., Gratton, E., 2004. Age-correlated changes in cerebral hemodynamics assessed by near-infrared spectroscopy. Arch. Gerontol. Geriatr. 39 (3), 207–225, http://dx.doi.org/10.1016/j.archger.2004.03.007.

Sato, H., Yahata, N., Funane, T., Takizawa, R., Katura, T., Atsumori, H., Nishimura, Y., Kinoshita, A., Kiguchi, M., Koizumi, H., Fukuda, M., Kasai, K., 2013. A NIRS-fMRI investigation of prefrontal cortex activity during a working memory task. Neuroimage 83, 158–173, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.06.043.

Scholkmann, F., Kleiser, S., Metz, A.J., Zimmermann, R., Mata Pavia, J., Wolf, U., Wolf, M., 2014. A review on continuous wave functional near-infrared spectroscopy and imaging instrumentation and methodology. Neuroimage 85 (Pt 1), 6–27, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.004.

Schroeter, M.L., Zysset, S., Kupka, T., Kruggel, F., Yves von Cramon, D., 2002. Near infrared spectroscopy can detect brain activity during a color-word matching Stroop task in an event-related design. Hum. Brain Mapp. 17, 61–71.

Schroeter, M.L., Zysset, S., Kruggel, F., Yves von Cramon, D., 2003. Age dependency of the hemodynamic response as measured by functional near-infrared spectroscopy. Neuroimage 19 (3), 555–564.

Steinbrink, J., Villringer, A., Kempf, F., Haux, D., Boden, S., Obrig, H., 2006. Illuminating the BOLD signal: combined fMRI-fNIRS studies. Magn. Reson. Imaging 24 (4), 495–505, http://dx.doi.org/10.1016/j.mri.2005.12.034.

Strangman, G., Boas, D.A., Sutton, J.P., 2002a. Non-invasive neuroimaging using near-infrared light. Biol. Psychiatry 52 (7), 679–693.

Strangman, G., Culver, J.P., Thompson, J.H., Boas, D.A., 2002b. A quantitative comparison of simultaneous BOLD fMRI and NIRS recordings during functional brain activation. Neuroimage 17 (2), 719–731.

Takahashi, T., Takikawa, Y., Kawagoe, R., Shibuya, S., Iwano, T., Kitazawa, S., 2011. Influence of skin blood flow on near-infrared spectroscopy signals measured on the forehead during a verbal fluency task. Neuroimage 57 (3), 991–1002, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.012.

Takeuchi, M., Hori, E., Takamoto, K., Tran, A.H., Satoru, K., Ishikawa, A., Ono, T., Endo, S., Nishijo, H., 2009. Brain cortical mapping by simultaneous recording of functional near infrared spectroscopy and electroencephalograms from the whole brain during right median nerve stimulation. Brain Topogr. 22 (3), 197–214, http://dx.doi.org/10.1007/s10548-009-0109-2.

Tsujii, T., Okada, M., Watanabe, S., 2010. Effects of aging on hemispheric asymmetry in inferior frontal cortex activity during belief-bias syllogistic reasoning: a near-infrared spectroscopy study. Behav. Brain. Res. 210 (2), 178–183, http://dx.doi.org/10.1016/j.bbr.2010.02.027.

Tsuzuki, D., Dan, I., 2014. Spatial registration for functional near-infrared spectroscopy: from channel position on the scalp to cortical location in individual and group analyses. Neuroimage 85 (Pt 1), 92–103, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.025.

Vaidya, J.G., Paradiso, S., Boles Ponto, L.L., McCormick, L.M., Robinson, R.G., 2007. Aging, grey matter, and blood flow in the anterior cingulate cortex. Neuroimage 37 (4), 1346–1353, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.06.015.

van Beek, A.H., Lagro, J., Olde-Rikkert, M.G., Zhang, R., Claassen, J.A., 2012. Oscillations in cerebral blood flow and cortical oxygenation in Alzheimer's disease. Neurobiol. Aging 33 (2), 428–e21.

Verhaeghen, P., Cerella, J., 2002. Aging, executive control, and attention: a review of meta-analyses. Neurosci. Biobehav. Rev. 26 (7), 849–857.

Vermeij, A., van Beek, A.H., Olde Rikkert, M.G., Claassen, J.A., Kessels, R.P., 2012. Effects of aging on cerebral oxygenation during working-memory performance: a functional near-infrared spectroscopy study. PLoS One 7 (9), e46210, http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0046210.

Vermeij, A., Meel-van den Abeelen, A.S., Kessels, R.P., van Beek, A.H., Claassen, J.A., 2014a. Very-low-frequency oscillations of cerebral hemodynamics and blood pressure are affected by aging and cognitive load. Neuroimage 85 (Pt 1), 608–615, http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.04.107.
Vermeij, A., van Beek, A.H., Reijs, B.L., Claassen, J.A., Kessels, R.P., 2014b. An exploratory study of the effects of spatial working-memory load on prefrontal activation in low- and high-performing elderly. Front. Aging Neurosci. 6, 303, http://dx.doi.org/10.3389/fnagi.2014.00303.
Vermeij, A., Kessels, R.P., Heskamp, L., Simons, E.M., Dautzenberg, P.L., Claassen, J.A., 2016. Prefrontal activation may predict working-memory training gain in normal aging and mild cognitive impairment. Brain Imaging Behav. 11 (1), 141–154, http://dx.doi.org/10.1007/s11682-016-9508-7.
Villringer, A., Chance, B., 1997. Non-invasive optical spectroscopy and imaging of human brain function. Trends Neurosci. 20 (10), 435–442.
Wallois, F., Mahmoudzadeh, M., Patil, A., Grebe, R., 2012. Usefulness of simultaneous EEG–NIRS recording in language studies. Brain Lang. 121 (2), 110–123, http://dx.doi.org/10.1016/j.bandl.2011.03.010.
Wechsler, D., 1998. Manual for the Wechsler Adult Intelligence Scale–Third Edition (WAIS-III). Psychological Corporation, New York.
Yuan, P., Raz, N., 2014. Prefrontal cortex and executive functions in healthy adults: a meta-analysis of structural neuroimaging studies. Neurosci. Biobehav. Rev. 42, 180–192, http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.02.005.
Zeller, J.B., Herrmann, M.J., Ehlis, A.C., Polak, T., Fallgatter, A.J., 2010. Altered parietal brain oxygenation in Alzheimer's disease as assessed with near-infrared spectroscopy. Am. J. Geriatr. Psychiatry 18 (5), 433–441.

Vieillissement, contrôle exécutif et exercice physique: Étude des corrélats neurophysiologiques par la Spectroscopie Proche de l'Infrarouge

Le déclin cognitif qui s'observe au cours du vieillissement se réduirait grâce à une bonne condition physique cardiorespiratoire. Dans le cadre de cette thèse, les corrélats neurophysiologiques sous-jacents de cet effet prophylactique de la condition physique cardiorespiratoire ont été explorés par le biais de la spectroscopie proche de l'infrarouge qui permet de mesurer de manière non invasive l'activité hémodynamique cérébrale. Les objectifs sont d'une part, d'investiguer les effets de la complexité de la tâche, de l'âge et de la condition physique cardiorespiratoire sur l'évolution des indicateurs de la performance cognitive, de la perception subjective de la difficulté et de l'activité hémodynamique cérébrale. D'autre part, d'examiner les relations fonctionnelles qui pourraient exister entre ces différents indicateurs. A travers trois études utilisant différentes tâches exécutives dont nous avons manipulé le niveau de complexité, nous avons mesuré ces différents indicateurs chez des jeunes adultes et des seniors à haut et faible niveaux de VO_2max. Les résultats obtenus ont montré dans un premier temps que l'activité hémodynamique, la performance cognitive ainsi que la perception subjective de la difficulté augmentent significativement en fonction de la complexité de la tâche exécutive. Ceci démontre la sensibilité des différents indicateurs à la manipulation de la complexité cognitive. De plus, l'avancée en âge induit une réduction des performances cognitives et de l'activité hémodynamique mais pas de la perception subjective de la difficulté. Dans un deuxième temps, nos résultats ont indiqué que la condition physique cardiorespiratoire est liée à une augmentation des performances exécutives ainsi que de l'activité hémodynamique, seulement chez les seniors et pour certaines tâches; les bénéfices étant limités à la fonction de mise à jour de la mémoire de travail. Enfin, dans un troisième temps, les résultats de l'ensemble de nos travaux ont montré un lien possible entre l'activité hémodynamique et la performance cognitive seulement chez les jeunes adultes et les seniors à haut niveau de VO_2max lorsque la tâche expérimentale est particulièrement complexe, donc lorsque la charge cognitive est élevée. En somme, ce travail de thèse a permis d'apporter des supports de compréhension des mécanismes neurophysiologiques sous-jacents aux effets prophylactiques de la condition physique cardiorespiratoire, sur le déclin de la mise à jour de la mémoire de travail, au cours du vieillissement normal.

Mots-clés : SPIR, Oxyhémoglobine, Déoxyhémoglobine, Vieillissement, Fonctions exécutives, Condition physique cardiorespiratoire

---

Aging, executive control and physical exercise: Investigation of the neurophysiological correlates by Near-Infrared Spectroscopy

The cognitive decline that occurs during aging would be reduced by a high level of cardiorespiratory fitness. In this thesis, the underlying neurophysiological correlates of this prophylactic effect of cardiorespiratory fitness have been explored by near-infrared spectroscopy, which allows non-invasive measurement of cerebral hemodynamic activity. The objectives are firstly, to investigate the effects of task complexity, age and cardiorespiratory fitness level on the evolution of different indicators of cognitive performance, subjective perception of task difficulty and cerebral hemodynamic activity. Secondly, to examine the functional relationships that might exist between these different indicators. Throughout three experimental studies using different tasks involving executive control processes, whose level of complexity was manipulated, we measured these different indicators in young adults and seniors with high and low levels of VO_2max. The results obtained showed that hemodynamic activity, cognitive performance and subjective perception of difficulty increase significantly as a function of the complexity of the cognitive tasks. This demonstrates the sensitivity of the different indicators to the manipulation of cognitive complexity. Furthermore, advancing in age induces a reduction in cognitive performance and hemodynamic activity but not in the subjective perception of difficulty. Also, our results indicated that cardiorespiratory fitness is linked to an increase in executive performance as well as in hemodynamic activity, only in seniors and for some tasks; the benefits being limited to the updating of working memory. Finally, the overall results have shown a possible link between hemodynamic activity and cognitive performance selective to young adults and seniors with a high level of VO_2max when the experimental task is particularly complex; thus when the cognitive load is high. In sum, this work provides support for the understanding of the neurophysiological mechanisms underlying the prophylactic effects of cardiorespiratory fitness on the decline of the updating of working memory during normal aging.

Keywords: NIRS, Oxyhemoglobin, Deoxyhemoglobin, Aging, Executive functions, Cardiorespiratory fitness