



**HAL**  
open science

# Rôle des fuseaux du sommeil et des interactions cérébrales associées sur la consolidation des apprentissages moteurs

Adrien Conessa

► **To cite this version:**

Adrien Conessa. Rôle des fuseaux du sommeil et des interactions cérébrales associées sur la consolidation des apprentissages moteurs. Psychologie et comportements. Université Paris-Saclay, 2023. Français. NNT : 2023UPASW005 . tel-04265632

**HAL Id: tel-04265632**

**<https://theses.hal.science/tel-04265632>**

Submitted on 31 Oct 2023

**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.

# Rôle des fuseaux du sommeil et des interactions cérébrales associées sur la consolidation des apprentissages moteurs

*The role of sleep spindles and associated brain interactions on the consolidation of motor memory*

**Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay**

École doctorale n° 566, Sciences du Sport, de la Motricité et du Mouvement Humain (SSMMH)

Spécialité de doctorat : Sciences du sport et du mouvement humain  
Graduate School : Sport, mouvement et facteurs humains. Référent : Faculté des sciences du sport

Thèse préparée dans l'unité de recherche CIAMS (Université Paris-Saclay),  
sous la direction de **Isabelle SIEGLER**, Professeure des Universités,  
le co-encadrement de **Arnaud BOUTIN**, Maître de conférences

**Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 03 octobre 2023, par**

**Adrien CONESSA**

## Composition du Jury

Membres du jury avec voix délibérative

<b>Giovanni DE MARCO</b> PU, université Paris Nanterre	Président
<b>Géraldine RAUCHS</b> CR INSERM - HDR, Université de Caen Normandie	Rapporteuse & Examinatrice
<b>Lucette TOUSSAINT</b> PU, Université de Poitiers	Rapporteuse & Examinatrice
<b>Arnaud BADETS</b> CR CNRS, Université de Bordeaux	Examineur

**Titre : Rôle des fuseaux du sommeil et des interactions cérébrales associées sur la consolidation des apprentissages moteurs**

**Mots clés :** Fuseaux du sommeil ; Mémoire ; Consolidation ; Immobilisation ; Imagerie Motrice ; Observation de l'action

**Résumé :** L'apprentissage de nouvelles habiletés motrices repose sur leur pratique mais également sur des mécanismes de consolidation des apprentissages. Cette consolidation est notamment dépendante du sommeil, par l'intermédiaire d'une activité thalamo-corticale du sommeil lent léger, appelée « fuseaux du sommeil » (11 - 16 Hz). Ces derniers favoriseraient la potentialisation synaptique à long-terme au niveau cérébral par la réactivation brève et répétée des régions cérébrales impliquées dans l'apprentissage, favorisée par leur couplage avec les oscillations lentes (0.5 - 1 Hz). L'objectif de ce travail de thèse a été de préciser le rôle des fuseaux du sommeil et des mécanismes associés à leur activité en utilisant différents paradigmes d'apprentissage. Une première étude s'intéresse à l'activité des fuseaux du sommeil après un apprentissage moteur selon différentes modalités d'apprentissage : la pratique physique, l'imagerie motrice et l'observation de l'action. Une seconde étude évalue la relation causale entre l'efficacité synaptique et l'activité des fuseaux du sommeil au moyen de la restriction sensorimotrice induite par l'immobilisation transitoire du membre supérieur.

Les résultats présentés dans ce travail de thèse indiquent que les fuseaux ont tendance à apparaître en groupes, au sein desquels ils itèrent toutes les 3-4 secondes. L'invariabilité de cette organisation temporelle, malgré des résultats comportementaux différents, souligne son caractère indépendant de l'apprentissage. Au contraire, les réseaux corticaux activés pendant les fuseaux semblent présenter une organisation topographique dépendante de la plasticité synaptique induite en journée. Enfin, la restriction sensorimotrice a provoqué un déphasage des fuseaux groupés avec les oscillations lentes au niveau du cortex sensorimoteur lié au membre immobilisé. Cette spécificité d'action souligne leur différence fonctionnelle avec les fuseaux isolés, ces derniers étant supposés davantage orientés vers un processus de généralisation. Pour conclure, nous démontrons que la consolidation des apprentissages moteurs est permise par l'activité répétée de réseaux neuronaux lors des fuseaux groupés, potentialisée par leur couplage avec les oscillations lentes. A l'inverse, la réactivation sporadique de la trace mnésique lors des fuseaux isolés la rendrait fragile et instable, facilitant sa généralisation.

**Title: The role of sleep spindles and associated brain interactions on the consolidation of motor memory**

**Keywords:** Sleep spindles; Memory; Consolidation; Immobilisation; Motor imagery; Action observation

**Abstract:** Learning new motor skills is based on their practice but also on memory consolidation mechanisms. The sleep-dependent consolidation is thought to be mediated by transient thalamocortical sleep spindle activity (11 - 16 Hz), an electrophysiological hallmark of non-rapid eye movement stage 2 (NREM2) sleep. These spindles are thought to promote long-term synaptic potentiation at the brain level through the brief and repeated reactivation of brain regions involved in prior learning, favoured by the coupling with slow oscillations (0.5 - 1 Hz). The aim of this thesis was to investigate the role of sleep spindles and the mechanisms associated using different learning paradigms. A first study evaluated sleep spindle activity after motor learning using different practice modalities: physical practice, motor imagery and action observation. A second study assesses the causal relationship between synaptic efficacy and sleep spindle activity using sensorimotor restriction induced by short-term arm immobilisation.

The results presented in this thesis indicate that spindles tend to appear in groups, within which they iterate every 3-4 seconds. The invariability of this temporal organisation, despite different behavioural outcomes, underlines its independence from learning. On the contrary, the cortical networks activated during sleep spindles seem to present a different topographical organisation, depending on the synaptic plasticity induced during the day. Finally, sensorimotor restriction produced a phase shift of the coupling between the grouped spindles and slow oscillations in the sensorimotor cortex of the immobilised limb. This specific effect underlines their functional difference from isolated spindles, which are thought to be more oriented towards a generalisation process. In conclusion, we show that motor memory consolidation is supported by the repeated reactivation of neural networks during grouped spindles, potentiated by their coupling with slow oscillations. Conversely, sporadic reactivations of the memory trace during isolated spindles would make it fragile and unstable, facilitating its generalisation.

## Remerciements

La thèse a été une expérience particulièrement enrichissante. C'était un travail parfois difficile, mais au combien intéressant. Si j'ai pu apprécier effectuer ce travail de thèse, c'est avant tout grâce à toutes les personnes qui ont été présentes autour de moi.

Mes premiers remerciements vont à mes directeurs de thèse. Un grand merci à toi Arnaud pour m'avoir donné l'opportunité de travailler avec toi sur ce projet. Je n'aurai pas pu espérer un meilleur encadrement et j'espère vivement pouvoir continuer à travailler avec toi. Merci Isabelle pour avoir accepté de participer à ce projet malgré les différences que ce domaine de recherche présente avec les tiens.

Mes remerciements vont ensuite à ma famille. Vous avez toujours été présents et vous m'avez accompagné et soutenu dans tous mes choix. Vos oreilles ont toujours été à l'écoute et vos paroles pleines de conseils ont su m'aiguiller durant toutes ces années.

Un grand merci à toi ma Lu. Quand tu es là je n'ai plus aucun souci, ou du moins ils n'ont plus d'importance. Tu as toujours les bons mots quand ça ne va pas et si j'ai pu aussi bien tenir les nuits (et en ce moment les journées) à travailler à l'hôpital, c'est grâce à toi. Désolé d'avance pour le prochain verre cassé.

Merci Rémi, Léo, Val, Gwen, Benji, Mathisou, Raph, Michou et mamie Yoann. En plus d'être de très jolies fleurs, je n'aurai pas pu espérer meilleurs neurones comme amis.

Merci à tous mes collègues doctorants et docteurs. Vous êtes un soutien incroyable et on peut toujours compter sur vous. Merci Ariane, Thoz, Ombz, Zaza, Elo, Simon, Syl20, Anne, Anne, Baptise, Fanny, Flo, Guigui, JP, Juju, Karina, Lucas, Nad Teb, Tiff et tous les autres (vous êtes beaucoup). Un énorme merci aussi à Nico (on se retrouve au baby) et à Marie-Pierre.

Merci Antoine, Thomas, Eloise, Josselin pour ces belles années de Master. Merci à tous les autres que je n'ai pas pu citer mais qui ont été présents pour moi.

Et enfin, merci aux membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse.



# Tables des matières

Introduction .....	9
<b>I. Revue de la littérature .....</b>	<b>13</b>
<b>1. Apprentissage moteur.....</b>	<b>15</b>
1.1. Définitions .....	15
1.2. Tâches motrices séquentielles .....	18
1.2.1. Définition.....	18
1.2.2. Apprentissage explicite et implicite .....	18
1.2.3. Organisation hiérarchique de la séquence .....	20
1.2.4. Généralisation des apprentissages .....	21
1.3. Plasticité cérébrale associée à l'apprentissage de séquences motrices .....	25
1.3.1. Structures cérébrales impliquées.....	25
1.3.2. Spécificité des activations .....	26
1.3.3. Modulation de l'activité cérébrale au cours de la pratique.....	28
<b>2. Les modalités d'apprentissage.....</b>	<b>31</b>
2.1. Imagerie motrice .....	31
2.1.1. Définition.....	31
2.1.2. Equivalence fonctionnelle .....	33
2.1.3. Corrélats neuronaux de l'imagerie motrice.....	33
2.1.4. Comparaison des réseaux neuronaux avec l'exécution physique .....	35
2.1.5. Types d'imagerie .....	37
2.1.6. Mécanismes d'apprentissage.....	38
2.1.7. Capacité de généralisation après imagerie motrice.....	41
2.2. Observation de l'action .....	43
2.2.1. Définitions .....	43
2.2.2. Activité cérébrale pendant l'observation de l'action.....	44
2.2.3. Comparaison avec l'exécution physique.....	45
2.2.4. Apprentissage moteur par observation de l'action .....	47
2.2.5. Capacité de généralisation.....	50
2.3. Application .....	52
<b>3. Consolidation de la mémoire.....</b>	<b>55</b>
3.1. Instabilité de la trace mnésique .....	55

3.2.	Consolidation de la mémoire .....	56
3.2.1.	Consolidation par le sommeil.....	56
3.2.2.	Effets de la pratique sur les processus de consolidation .....	60
3.2.3.	Mécanismes neurophysiologiques de la consolidation de la mémoire pendant le sommeil.....	63
3.3.	Les fuseaux du sommeil .....	68
3.3.1.	Définitions et généralités sur les fuseaux .....	68
3.3.2.	Sharp wave-ripples et oscillations lentes.....	71
3.3.3.	Synchronisation spatiale et temporelle .....	74
3.3.4.	Connectivité fonctionnelle des fuseaux du sommeil .....	77
3.3.5.	Organisation des fuseaux.....	79
<b>4.</b>	<b>Objectifs .....</b>	<b>85</b>
<b>II.</b>	<b>Travaux réalisés .....</b>	<b>89</b>
<b>5.</b>	<b>Méthodologie générale.....</b>	<b>91</b>
5.1.	Protocole expérimental de l'apprentissage moteur .....	91
5.2.	Électroencéphalographie .....	94
5.2.1.	Principe physiologique .....	94
5.2.2.	Ondes cérébrales.....	95
5.2.3.	Acquisition des signaux EEG.....	96
5.3.	Traitement de données.....	98
5.3.1.	Analyses comportementales.....	98
5.3.2.	Analyses EEG .....	98
5.3.3.	Analyses statistiques .....	108
<b>6.</b>	<b>Expérimentation 1 : effet du sommeil selon la modalité d'apprentissage.....</b>	<b>115</b>
6.1.	Méthode.....	115
6.1.1.	Participants .....	115
6.1.2.	Protocole expérimental.....	116
6.1.3.	Acquisition et analyses des données EEG-EMG .....	119
6.2.	Résultats.....	120
6.2.1.	Questionnaires .....	120
6.2.2.	Résultats comportementaux.....	121
6.2.3.	Caractéristiques du sommeil et des fuseaux du sommeil.....	124
6.2.4.	Rôle du sommeil dans la consolidation et le transfert des apprentissages moteurs.....	126

6.2.5.	Relation entre les fuseaux du sommeil et la consolidation des apprentissages moteurs .....	127
6.2.6.	Relation entre les fuseaux du sommeil et les capacités de transfert ....	128
6.2.7.	Cartes temps-fréquence.....	130
6.2.8.	Couplage phase-amplitude .....	131
6.2.9.	Connectivité fonctionnelle .....	135
6.3.	Discussion.....	136
<b>7.</b>	<b>Expérimentation 2 : effet du sommeil après restriction sensorimotrice .....</b>	<b>145</b>
7.1.	Méthode.....	146
7.1.1.	Participants .....	146
7.1.2.	Protocole expérimental.....	146
7.1.3.	Acquisition et analyses des données EEG-EMG .....	149
7.2.	Résultats.....	150
7.2.1.	Questionnaires .....	150
7.2.2.	Résultats comportementaux.....	150
7.2.3.	Architecture du sommeil.....	152
7.2.4.	Densité spectrale des oscillations lentes .....	153
7.2.5.	Caractéristiques des fuseaux du sommeil.....	156
7.2.6.	Organisation temporelle .....	159
7.2.7.	Couplage phase-amplitude .....	160
7.2.8.	Connectivité fonctionnelle .....	165
7.3.	Discussion.....	168
<b>8.</b>	<b>Discussion générale.....</b>	<b>177</b>
8.1.	Organisation temporelle des fuseaux du sommeil .....	177
8.2.	Couplage avec les oscillations lentes .....	180
8.3.	Réactivations régionales .....	181
8.4.	Consolidation et généralisation par les fuseaux du sommeil .....	183
8.5.	Perspective et limites .....	186
	Informations supplémentaires.....	189
	Table des figures .....	194
	Liste des tableaux.....	198
	Annexes .....	199
	Bibliographie .....	209





# Introduction

« Le sommeil est le refuge de la mémoire » - Anatole France, *La vie en Fleur*

Le sommeil est un état physiologique complexe, qui occupe une majeure partie de notre vie. Pour certaines espèces il peut être un moment dangereux, les exposant à de nombreux prédateurs. Malgré les contraintes qu'il impose, il reste omniprésent dans le règne animal. Cette prédominance soulève des questions sur son rôle essentiel dans les fonctions biologiques des organismes. Le sommeil est un besoin vital, et cette raison provient des nombreux effets bénéfiques qui lui ont permis de perdurer tout au long de l'Evolution. En plus de rétablir un niveau d'énergie nous permettant de commencer une nouvelle journée dans les meilleures conditions, il constitue un élément essentiel du processus d'apprentissage.

Tout au long de notre existence, nous sommes en constant apprentissage, acquérant sans interruption de nouvelles connaissances. Nous allons nous concentrer sur l'aspect spécifique des apprentissages liés aux mouvements corporels : les apprentissages moteurs. C'est par ces processus que nous avons pu acquérir des mouvements basiques, comme attraper un verre d'eau, ou plus complexes, comme pratiquer un instrument de musique. Traditionnellement, pour apprendre un mouvement nous allons le répéter physiquement. Au cours de la pratique, nous allons gagner en performance en réduisant notamment l'effort cognitif ou physique, jusqu'à atteindre un stade où la réalisation du mouvement devient automatique.

Seulement, nos expériences vécues et à venir sont innombrables et la capacité de notre système nerveux central à stocker les informations est limitée. Notre corps doit donc trier les apprentissages, garder les plus pertinents et retirer le superflu. Cette fonction sera en partie réalisée par le sommeil. Pendant cet état, un ensemble de processus physiologiques nous permet de consolider certains apprentissages, tout en élaguant les autres, moins aboutis. De manière analogue à la pratique, les circuits neuronaux en lien avec les tâches apprises pendant la journée sont réactivés de manière répétée à de multiples reprises pendant le sommeil. L'utilisation de méthode d'exploration cérébrales a permis de préciser ces mécanismes de réactivation de la mémoire. Parmi ces méthodes, nous nous intéresserons particulièrement à l'électroencéphalographie, qui consiste à enregistrer l'activité électrique du cerveau au moyen d'électrodes placées sur le cuir

chevelu. La réactivation de la mémoire pendant le sommeil se fait notamment par l'intermédiaire d'une onde cérébrale visible à l'électroencéphalographie, appelée fuseau du sommeil. Cette onde est devenue le témoin du stade 2 du sommeil lent léger et semble prendre part de façon non négligeable aux processus de consolidation de la mémoire. Toutefois, leur mécanisme d'action et les interactions cérébrales associées sont encore le sujet de nombreuses recherches. Le travail de thèse présenté ici a pour objectif général de développer les connaissances fondamentales liées à la consolidation de la mémoire pendant le sommeil et en particulier sur les fuseaux du sommeil, dans le cadre des apprentissages moteurs.

Une revue de littérature nous permet de dresser dans un premier temps l'état de l'art sur la notion d'apprentissage moteur. Nous verrons que ces apprentissages ne correspondent pas uniquement à la capacité d'acquérir une nouvelle habileté mais également à la capacité à la généraliser. Les tâches motrices séquentielles se présentent comme un outil efficace pour quantifier les apprentissages en laboratoire. Après avoir mentionné les modifications plastiques du système nerveux central induites par l'apprentissage, nous verrons que la réalisation physique du mouvement n'en est pas un prérequis et qu'il existe d'autres modalités d'apprentissage telles que l'imagerie motrice et l'observation de l'action. Ces deux modalités consistent respectivement à s'imaginer réaliser un mouvement ou à l'observer. Il sera alors nécessaire de présenter leurs similitudes et différences avec la pratique physique, au niveau comportemental et au niveau cérébral. Nous pourrons ensuite établir un état de l'art des connaissances en matière de traitement de la trace mnésique après la phase d'apprentissage. Cette trace mnésique acquise par la pratique va suivre tout un processus de consolidation au cours du temps et du sommeil aboutissant à son maintien ou à sa dégradation. Nous pourrons alors aborder le rôle des fuseaux du sommeil dans ces processus et leurs interactions cérébrales associées. Nous évoquerons en particulier l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil, leur couplage inter-fréquentiel et leurs interactions spatiales entre plusieurs régions cérébrales, dans le but d'évaluer la place de ces mécanismes dans le processus de consolidation de la mémoire. Cette revue de littérature nous permettra de présenter notre question de recherche, l'objectif principal de ce travail de thèse ainsi que les deux expérimentations réalisées pour y répondre.

Les travaux effectués seront ensuite retracés avec dans premier temps la présentation de la méthodologie générale commune aux expérimentations. Nous verrons comment l'utilisation des tâches motrices séquentielles couplée à la méthode d'exploration cérébrale par électroencéphalographie nous permettent d'étudier l'activité des fuseaux du sommeil en lien avec la consolidation et la généralisation des apprentissages moteurs. Nous pourrons alors aborder la méthodologie, les résultats et la discussion spécifique à chaque expérimentation. La première a consisté à évaluer l'influence de la modalité d'apprentissage sur le développement, la consolidation et la généralisation de la trace mnésique. Nous nous sommes notamment intéressés aux différences en termes de résultats comportementaux et d'activité des fuseaux du sommeil pendant une sieste succédant à une pratique physique, par imagerie motrice ou par observation de l'action. La deuxième expérimentation a pour objectif d'évaluer les modifications induites par l'immobilisation transitoire du membre supérieur sur l'activité cérébrale pendant le sommeil, et la manifestation de la plasticité induite sur les mécanismes de consolidation de la mémoire liés aux fuseaux du sommeil. Nous verrons que la restriction sensorimotrice produite par 13 heures d'immobilisation du membre supérieur provoque une dépression synaptique locale visible pendant le sommeil au niveau du cortex sensorimoteur du membre immobilisé. Ceci nous permettra de mettre en évidence les mécanismes des fuseaux du sommeil influencés par l'efficacité synaptique locale et donc dépendant directement de l'apprentissage. Enfin, une discussion générale tentera d'éclaircir les mécanismes d'action des fuseaux du sommeil participant au processus de consolidation de la mémoire de manière à proposer un modèle affiné de consolidation et de généralisation de la trace mnésique par les fuseaux du sommeil.



Première partie  
Revue de la littérature



# Chapitre 1

## Apprentissage moteur

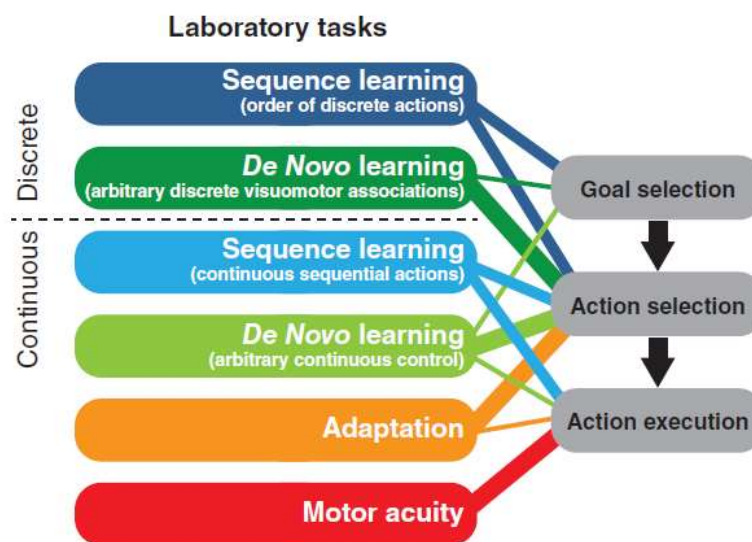
### 1.1. Définitions

Intuitivement, nous pourrions supposer que les apprentissages moteurs permettent d'atteindre la capacité de réaliser une habileté motrice. Cette définition ne suffit pourtant pas à expliquer la différence de compétence entre deux athlètes, tous deux ayant acquis l'habileté. Il est nécessaire de préciser la notion d'apprentissage moteur. Au-delà de l'acquisition de l'habileté, les athlètes ont appris à la parfaire par l'entraînement et l'expérience. Cela peut se traduire par une vitesse d'exécution accrue, la mise en jeu de mécanismes cognitifs plus élaborés aboutissant à une prise de décision plus rapide et plus appropriée, ou encore une meilleure adaptation aux contraintes extérieures (Wolpert & Flanagan, 2010). Les apprentissages moteurs se définissent alors comme l'ensemble des phénomènes vécus aboutissant à une augmentation ou au maintien des performances sur un mouvement (Krakauer et al., 2019). De cette manière, cela reflète également la capacité à généraliser une habileté vers une autre tâche, un autre effecteur ou un autre environnement. Schmidt et collaborateurs (2019) définissent l'apprentissage moteur selon quatre points. C'est un processus permettant d'acquérir la capacité de réaliser une habileté. Il apparaît comme le résultat direct de la pratique et de l'expérience. Comme c'est un processus interne il ne peut être observé directement mais sa conséquence peut être appréciée par les mesures comportementales. L'apprentissage est supposé produire des modifications permanentes.

D'après le modèle développé par Krakauer et al. (2019), le phénomène d'apprentissage d'une habileté motrice passe par plusieurs étapes de réalisation d'un mouvement à maîtriser (Figure 1). La première étape consiste à déterminer l'objectif du mouvement, c'est-à-dire où porter l'effecteur pour réaliser le mouvement, quelle est la cible de ce mouvement. Par la suite, les actions nécessaires à la réalisation du mouvement seront sélectionnées de manière à atteindre l'objectif. C'est la deuxième étape : la sélection de l'action. Ainsi, notre système nerveux central (SNC) sélectionnera les muscles à activer et à coordonner pour mouvoir les articulations et l'effecteur jusqu'à l'objectif. Une fois ces phases de préparation effectuées, la



troisième étape se traduit par l'exécution physique du mouvement. Ces trois composantes constituent les étapes de réalisation d'un mouvement, de la perception de l'objectif à l'exécution de l'action. Toutes améliorations apportées à n'importe quelle étape de ce processus est décrit comme un apprentissage moteur (Krakauer et al., 2019). Ces améliorations peuvent être permise par l'utilisation de plusieurs techniques d'apprentissage : l'observation de modèles, l'imagination du mouvement, ou encore la présence d'un retour d'information ou « feedback » (Schmidt et al., 2019). Ce dernier peut par exemple être concomitant au mouvement, permettant la correction « en ligne » de l'action, ou donné après la tâche. Dans ce cas la connaissance du résultat du mouvement permet d'intégrer les erreurs et les corrections à effectuer, de manière à induire un apprentissage.



**Figure 1. Types de tâches motrices et composantes des apprentissages moteurs.** Ce modèle illustre les principaux types de tâches motrices utilisés dans la littérature pour évaluer les trois composantes des apprentissages moteurs. Les actions discrètes vont davantage faire intervenir la sélection de l'objectif et de l'action. Au contraire, les mouvements continus seront préférentiellement liés à l'étude de la sélection de l'action et à son exécution. Il est à noter que peu de tâches motrices sont spécifiques à une seule composante de l'apprentissage moteur. Figure issue de Krakauer et al. (2019).

L'étude des apprentissages moteurs s'intéresse donc à ces trois composantes : la sélection de l'objectif, la sélection de l'action et l'exécution de l'action. Le type de tâche motrice et les paradigmes utilisés permettent de mettre en évidence préférentiellement certaines de ces trois composantes (Figure 1). Nous pouvons distinguer trois grandes catégories de mouvements : discrets, sériels et continus (Schmidt et al., 2019). Un mouvement discret est généralement de courte durée, avec un début et une fin identifiables, comme taper dans un ballon. Les mouvements sériels sont la succession de plusieurs

mouvements discrets. Par exemple, le fait d'enfoncer un clou est constitué d'un enchaînement de mouvements plus courts consistant à taper sur le clou. Enfin, les mouvements continus n'ont ni début ni fin identifiable, c'est le cas de la natation ou du vélo.

Ces types de mouvement s'appuieront sur les composantes des apprentissages moteurs décrites par le modèle de Krakauer et al. (2019) (Figure 1) dans des proportions différentes. Par exemple, les performances sur un mouvement discret « De Novo », que nous n'avons jamais réalisé, reposent davantage sur la sélection de l'objectif et de l'action plutôt que sur l'exécution fluide du mouvement. A l'inverse, des mouvements continus (e.g., faire du vélo) reposent grandement sur l'exécution du mouvement. Ainsi, certaines composantes des apprentissages moteurs seront plus facilement évaluables avec une tâche motrice plutôt qu'une autre. Dans la littérature nous retrouvons plusieurs types de tâches étudiant les apprentissages moteurs. Les tâches d'adaptation motrice consistent à adapter le mouvement à différentes contraintes. Plus précisément, ces tâches impliquent d'ajuster l'exécution motrice d'un mouvement acquis de manière à maintenir la performance en réponse à une perturbation interne ou provenant de l'environnement (Krakauer et al., 2019). C'est le cas par exemple pour les joueurs de tennis lorsqu'ils doivent changer de type de terrain ou de raquette. Les adaptations sont à distinguer des tâches « De Novo ». Ces dernières reposent sur le processus de création d'un schéma moteur nouveau, alors que les adaptations reposent sur l'ajustement d'un schéma moteur existant en fonction de nouvelles contraintes. Une tâche d'apprentissage « De Novo » utilisée dans les paradigmes expérimentaux consiste à apprendre l'association entre un ensemble de stimuli et des mouvements discrets (Krakauer et al., 2019). Par exemple, en demandant d'appuyer sur un bouton selon l'apparition d'une forme ou d'une couleur à l'écran jusqu'à trouver la bonne association. Un troisième type de tâche sur laquelle nous porterons particulièrement notre attention sont les tâches motrices séquentielles. Elles représentent l'apprentissage de l'association de plusieurs mouvements discrets en une séquence motrice. L'ordre de l'enchaînement des mouvements discrets est primordial et central à l'apprentissage de ce type de tâche.

Pour résumer, les apprentissages moteurs consistent à acquérir et à maintenir les performances d'une habileté motrice. D'après le modèle de Krakauer et al. (2019), l'apprentissage d'une habileté motrice dépend de plusieurs composantes, la sélection de l'objectif, la sélection de l'action et l'exécution de l'action. Il est possible de les étudier

spécifiquement en laboratoire par l'emploi de tâches simples. Ces tâches simples peuvent être, parmi d'autres, un apprentissage « De Novo », une tâche d'adaptation motrice ou des tâches motrices séquentielles. Ces dernières feront l'objet de ce travail de thèse.

## **1.2. Tâches motrices séquentielles**

### **1.2.1. Définition**

Par définition, l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle renvoie aux processus par lesquels une série de mouvements simples ou complexes est réalisée sans effort comme un seul élément (Doyon, 2008; Sakai et al., 2003). La plupart des tâches effectuées dans nos activités de la vie quotidienne peuvent être décomposées en séquences plus ou moins complexes. Ces séquences sont la succession de mouvements discrets, que nous pouvons voir comme des unités de mouvement, effectués dans un ordre bien précis. Un pianiste interprétant une composition effectuera une série de flexions des doigts sur les touches de piano aboutissant à la réalisation d'une séquence de touches. Le pianiste n'a pas eu à apprendre comment fléchir les doigts pour cette partition, cette unité de mouvement était déjà acquise à ce moment. L'apprentissage provient de l'association, dans un ordre bien précis et avec une exécution stricte, de ces unités de mouvement. C'est ainsi que chaque flexion de doigt s'enchaînera et l'ensemble produira une séquence motrice. Il est à noter que l'apprentissage d'une nouvelle partition, bien qu'elle constitue une séquence motrice différente, sera plus aisée pour un pianiste expert que pour un débutant (Palmer & Meyer, 2000). Ce phénomène traduit notre capacité à transférer et à généraliser nos apprentissages vers une autre tâche ou un autre effecteur (Kovacs, Mühlbauer, et al., 2009; Krakauer et al., 2019; Müssgens & Ullén, 2015). Un pianiste expert transférera son habileté à produire une séquence musicale plus efficacement qu'un débutant. Ainsi, les tâches motrices séquentielles représentent un outil intéressant pour évaluer les apprentissages moteurs et les capacités de généralisation.

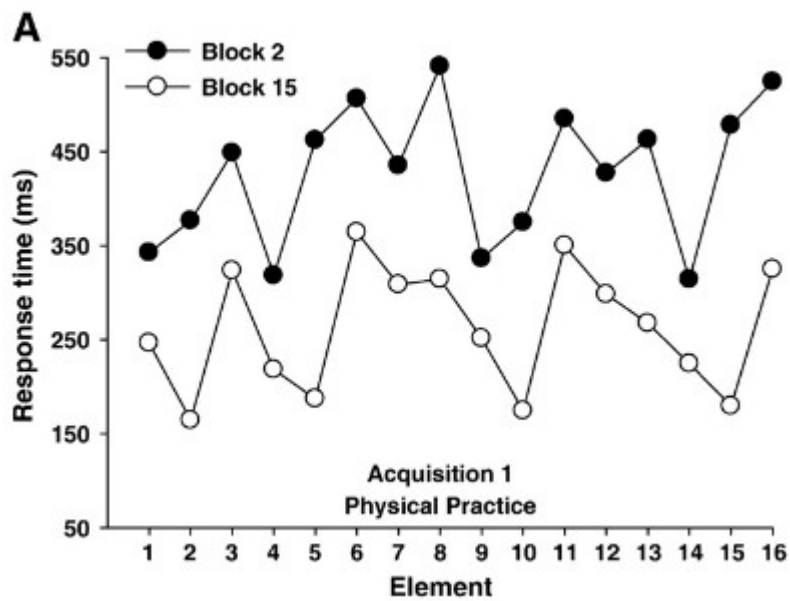
### **1.2.2. Apprentissage explicite et implicite**

Il n'est pas inhabituel d'apprendre des tâches motrices sans en être conscient ou sans pouvoir expliciter consciemment le processus d'apprentissage. C'est le cas par exemple de l'apprentissage probabiliste, consistant à apprendre une association de stimulus-réponse dont l'apparition dépend d'une loi de probabilité (limitant ainsi la possibilité de prédiction des informations à venir), ou de certains comportements moteurs. Ces phénomènes

dénotent de la capacité d'apprendre implicitement une habileté motrice. Les tâches motrices séquentielles ont été le sujet de nombreuses recherches visant à comprendre l'acquisition et la généralisation des habiletés. Elles consistent à réaliser une séquence de mouvements de doigts en pressant les touches d'un clavier d'ordinateur le plus rapidement et le plus précisément possible. Dépendant du type de paradigme, la séquence peut être donnée explicitement au participant, ou apprise implicitement (Robertson et al., 2004; Willingham, 1998). Le phénomène d'apprentissage implicite peut être mis en évidence par l'utilisation d'une tâche de temps de réaction sériel (TRS), qui consiste à appuyer sur une touche à l'apparition du stimulus correspondant (Nissen & Bullemer, 1987; Willingham et al., 1989). Dans ces études, les participants n'étaient pas conscients que les stimuli étaient organisés sous la forme d'une séquence. Malgré cela, les auteurs ont observé une diminution des temps de réponse bien avant que les participants aient décelé la présence d'une séquence (Willingham et al., 1989), soulignant qu'ils ont appris implicitement une séquence motrice. La connaissance explicite de la séquence peut subvenir selon plusieurs moyens, simplement par une pratique prolongée (Willingham et al., 1989) ou en informant les participants que les stimuli de la séquence s'afficheront d'une couleur différente (Willingham et al., 2002). Il est possible de contrôler la connaissance de la séquence par des questionnaires demandant de rapporter si les participants ont eu conscience de la présence d'une séquence ou encore par une tâche de génération (Ioannucci et al., 2021; Kraeutner et al., 2016; Nissen & Bullemer, 1987). Cette dernière prend la même forme que la tâche effectuée mais au lieu d'appuyer sur les touches en réponse aux stimuli, les participants doivent se rappeler l'ordre d'apparition des stimuli et appuyer sur les touches correspondantes. Ainsi, en mesurant le nombre de bonnes réponses, il est possible de quantifier et de comparer la connaissance explicite de la séquence entre différents groupes. L'apprentissage implicite est supposé reposer sur la formation d'associations entre les stimuli et les réponses motrices à ces stimuli (Schwarb & Schumacher, 2012). L'amplitude de l'apprentissage suit une relation positive avec la quantité de pratique et le degré d'exposition à la séquence (i.e., le nombre de séquences répétées par rapport au nombre de réponses aléatoires) (Sanchez & Reber, 2012). Il a été proposé que l'apprentissage implicite et explicite reposent en partie sur des processus neuronaux distincts (Aizenstein et al., 2004; Yang & Li, 2012), interagissant entre eux (Sun & Zhang, 2004).

### **1.2.3. Organisation hiérarchique de la séquence**

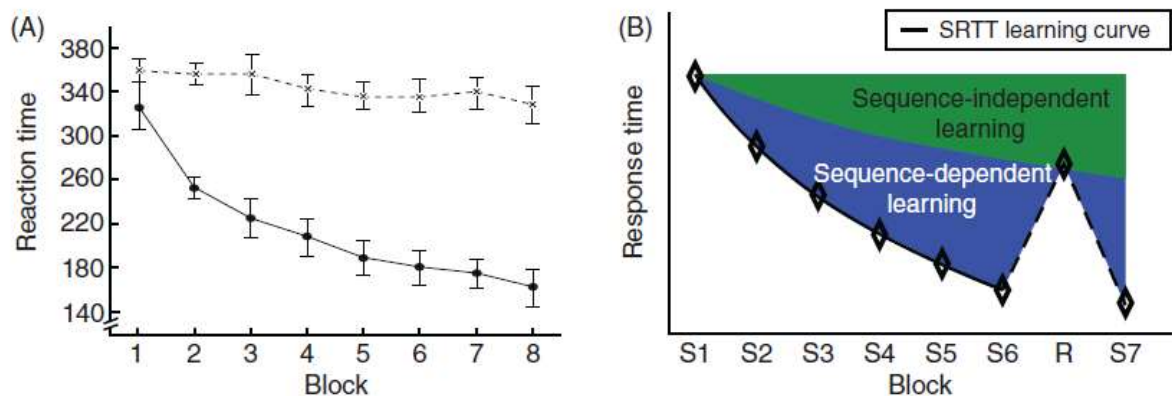
Traditionnellement, l'acquisition d'une tâche motrice séquentielle est mesurée par une réduction du temps de réponse (i.e., le temps d'appui entre deux touches successives) ou du nombre d'erreurs (Doyon & Ungerleider, 2002). D'importants gains de performance sont observés en termes de rapidité d'exécution et de précision durant une session de pratique d'une séquence motrice (Doyon, Korman, et al., 2009; Karni et al., 1995; Korman et al., 2003, 2007). La précision concerne principalement la capacité à choisir correctement une action en fonction de l'objectif, tandis que les temps de réponse reflètent davantage l'acquisition de l'ordre des touches de la séquence et la qualité de l'exécution de l'action (Krakauer et al., 2019). La pratique d'une même séquence à 5 éléments pendant 10 à 20 minutes par jour induit une augmentation de sa rapidité d'exécution avec une asymptote des performances après 3 semaines de pratique (Karni et al., 1995). Cette augmentation de la vitesse d'exécution s'explique par un enchaînement des mouvements des doigts plus rapides. L'analyse des performances de la tâche motrice peut se décomposer en étudiant l'évolution des temps de réponse de chaque unité de mouvement au cours de la pratique (Boutin et al., 2010; Jiménez, 2008; Sakai et al., 2003). La réalisation d'une séquence motrice n'est pas linéaire avec des transitions entre les unités de mouvement de même durée. Certaines transitions sont plus rapides ou lentes que d'autres, décomposant la séquence motrice en sous-séquences relativement indépendantes les unes des autres. L'organisation d'une sous-séquence est assez stéréotypée : elle commence par un temps de réponse élevé, suivi par des temps de réponse plus courts. Le temps de réponse élevé initial, aussi appelé temps de concaténation, souligne un effort cognitif plus important permettant de programmer la sous-séquence, de préparer la suite du mouvement (Boutin et al., 2014; Sakai et al., 2003). Ces sous-séquences reflètent le codage de la séquence au niveau cognitif et moteur (Sakai et al., 2003). Elles sont réorganisées au cours de la pratique, produisant une représentation plus efficace et plus rapide de la séquence motrice (Figure 2) (Boutin et al., 2010; Sakai et al., 2003). La structuration hiérarchique de la séquence est supposée s'opérer par l'acquisition d'informations abstraites et allocentriques de la tâche (Albouy, King, et al., 2013). Elle semble ainsi dépendre majoritairement de la perception des informations visuo-spatiales, en particulier en début de pratique (Bapi et al., 2006; Pammi et al., 2012). Cette hypothèse est corroborée par une restructuration similaire lors de la pratique physique d'une séquence et l'observation de stimuli sans aucune action physique (Boutin et al., 2010).



**Figure 2. Evolution de l'organisation en sous-séquences au cours d'une pratique physique.** Ce graphique illustre la modification de l'organisation d'une séquence motrice à 16 unités de mouvement au cours de la pratique. Les points noirs et blancs représentent le temps de réponse de chaque unité de mouvement de la séquence respectivement en début et fin d'apprentissage. Bien qu'une diminution générale des temps de réponse soit observable en fin d'apprentissage, la séquence s'est réorganisée en 4 sous-séquences (correspondant à l'enchaînement des éléments : 1-2 ; 3-5 ; 6-10 ; 11-15). Figure issue de Boutin et al. (2010).

#### 1.2.4. Généralisation des apprentissages

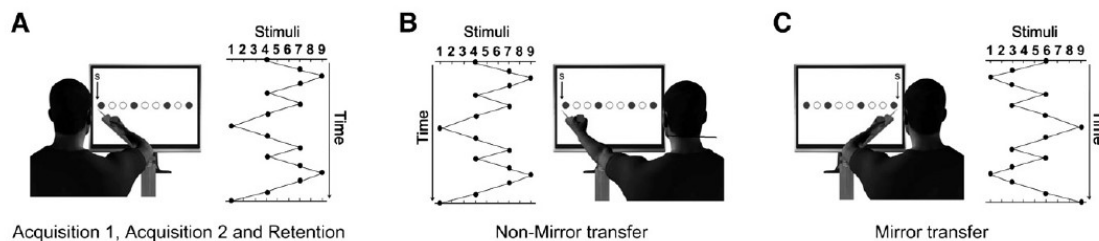
Les sous-séquences développées au cours de la pratique semblent être transférables vers une nouvelle séquence qui serait composée des mêmes sous-séquences, mais assemblées différemment (Sakai et al., 2003). Une séquence non pratiquée mais constituée d'enchaînements d'unités de mouvement similaires serait alors effectuée plus rapidement qu'une nouvelle séquence formée aléatoirement. La généralisation des apprentissages est une composante essentielle des apprentissages moteurs. Elle se traduit habituellement par la capacité à transférer une habileté motrice d'un effecteur à un autre (e.g. un transfert inter-manuel), ou par la capacité à transférer une habileté vers une autre. Au cours de la pratique, il est observé une diminution du temps de réponse (i.e., un gain de performance) sur la séquence pratiquée mais également sur une séquence aléatoire, non pratiquée (Figure 3) (Krakauer et al., 2019; Wong et al., 2015). Ces gains sont respectivement le reflet d'un apprentissage dépendant et indépendant de la séquence. Ainsi, en pratiquant une séquence motrice il est possible de gagner en performance sur une autre séquence motrice non pratiquée. Ce phénomène souligne la capacité de généralisation vers une nouvelle séquence non pratiquée.



**Figure 3. Apprentissage dépendant et indépendant de la séquence. (A)** L'apprentissage d'une séquence produit une diminution du temps de réponse au cours de la pratique (cercle noir). Parallèlement, une diminution du temps de réponse est observée sur une séquence aléatoire non pratiquée (croix), bien que plus réduite. **(B)** Il est suggéré que lors de l'apprentissage d'une séquence motrice d'une tâche de temps de réaction sériel (TRS ; SRTT), un apprentissage dépendant et indépendant de la séquence est effectué. Les gains de performance totaux observés sont l'association des gains induits par ces deux apprentissages. En abscisse, S1 à S7 représentent les blocs de pratique de la séquence d'intérêt ; R représente la réalisation d'une séquence aléatoire non pratiquée. Figure issue de Krakauer et al., (2019).

Une séquence motrice peut se transférer d'un effecteur à un autre de manière plus ou moins efficace. Cette capacité de transfert dénote du développement d'une représentation de la séquence dépendante ou non de l'effecteur ayant pratiqué la tâche (Boutin et al., 2010). La première suppose que la séquence a été codée dans un système de coordonnées dites motrices. Elles correspondent à des modèles d'activation des muscles agonistes / antagonistes et de mouvements d'articulations définis. Ainsi, les capacités de transfert inter-manuel d'une séquence selon des coordonnées motrices, également appelé transfert moteur, peuvent être évaluées par l'exécution d'une séquence inversée en miroir avec la main controlatérale (Figure 4C). Cette exécution nécessite le même schéma d'activation musculaire que la séquence pratiquée. A l'inverse, la représentation effecteur-indépendante de la séquence correspond à l'encodage de la séquence dans un système de coordonnées dites visuo-spatiales, également appelé transfert visuo-spatial. Ces coordonnées représentent la localisation spatiale de l'objectif ou encore la position des stimuli visuels. Ce système de coordonnées reste fixe quel que soit l'effecteur utilisé. En conséquence, la représentation de la séquence développée est dite indépendante de l'effecteur. Les capacités de transfert inter-manuel d'une séquence selon des coordonnées visuo-spatiales peuvent être évaluées par la réalisation de la séquence apprise avec le membre controlatéral (e.g., main, bras, etc.) (Figure 4B). Par exemple, Boutin et al. (2010) ont

demandé à leurs participants de manipuler un levier avec le membre supérieur droit et d'apprendre une séquence motrice composée d'une succession de flexions et extensions du coude sur un plan horizontal. Les participants devaient pointer l'embout du levier vers les cibles affichées sur un écran (Figure 4). Le test de transfert moteur consistait à effectuer la même série de flexion et extension du coude mais avec le membre supérieur gauche ; l'ordre des cibles était inversé mais l'ordre des mouvements de flexion-extensions restait identique à la séquence pratiquée. Enfin, dans le test de transfert visuo-spatial, l'ordre des cibles était identique à la séquence pratiquée ; l'enchaînement des mouvements de flexion-extensions était lui inversé. Lors du transfert moteur, le schéma d'activation musculaire est conservé alors que lors du transfert visuo-spatial la localisation spatiale de l'objectif du mouvement est conservée.



**Figure 4. Illustration d'un test de transfert inter-manuel dans un système de coordonnées visuo-spatiales et motrices.** **A.** Séquence exécutée avec le membre supérieur droit pendant la phase de pratique. Il est demandé au participant de pointer vers le stimulus correspondant. **B.** Séquence exécutée avec le membre supérieur gauche pendant la phase de transfert inter-manuel visuo-spatial. La localisation des stimuli à pointer est identique à la séquence pratiquée. **C.** Séquence exécutée avec le membre supérieur gauche pendant la phase de transfert inter-manuel dans le système de coordonnées motrices. La localisation des stimuli à pointer est inversée (ou encore, en miroir) par rapport à la séquence pratiquée. Figure issue de Boutin et al. (2010).

Il a d'abord été supposé que le développement d'une représentation dépendante ou indépendante de l'effecteur s'opérait de manière simultanée et distincte (Hikosaka et al., 1999, 2002). L'encodage selon des coordonnées visuo-spatiales s'effectuerait rapidement et se réaliserait en début de pratique. Par la suite s'opérerait le développement progressif de la représentation vers des coordonnées motrices. La quantité et l'organisation de la pratique étaient ainsi considérées comme des facteurs critiques du développement d'une représentation dépendante ou indépendante de l'effecteur (Boutin et al., 2011). Cependant, plus récemment il a été observé que les séquences courtes et rapides étaient codées selon des coordonnées motrices alors que les séquences longues et complexes étaient préférentiellement codées selon des coordonnées visuo-spatiales, indépendamment de la quantité de pratique (Kovacs, Han, et al., 2009; Kovacs, Mühlbauer, et al., 2009; Panzer et al.,



2009). Plus spécifiquement, l'encodage semblerait dépendre des mécanismes de contrôle du mouvement (Kovacs et al., 2010; Panzer et al., 2009). Les mouvements rapides sont supposés être préplanifiés avant l'exécution, sans possibilité de contrôle « en ligne » (i.e., pendant l'exécution), le feedback du mouvement n'ayant pas le temps d'être intégré. Les mouvements lents et complexes comportent une composante initiale préplanifiée mais ils sont par la suite progressivement pris en charge par un mécanisme de contrôle en ligne. La pratique d'une séquence motrice avec des retours visuels durant le mouvement, favorisant le contrôle en ligne, a engendré une meilleure capacité de transfert inter-manuel en lien avec un codage majoritairement visuo-spatial de la séquence (Kovacs et al., 2010). A l'inverse, l'absence de ces retours visuels, privilégiant la pré-planification, a favorisé le développement d'une représentation à dominance motrice. Ainsi, le développement d'une représentation dépendante ou non de l'effecteur ne dépend pas uniquement de la quantité de pratique mais plus spécifiquement sur des mécanismes de contrôle du mouvement. Certains auteurs ont également rapporté une capacité de transfert moteur asymétrique, contrairement au transfert visuo-spatial (Kovacs, Mühlbauer, et al., 2009). Le transfert moteur semble être plus efficace du membre dominant au non-dominant. Néanmoins, les deux types de transfert dans cette direction peuvent se retrouver altérés dans le cas d'une tâche jugée par les auteurs comme simple (Land et al., 2016).

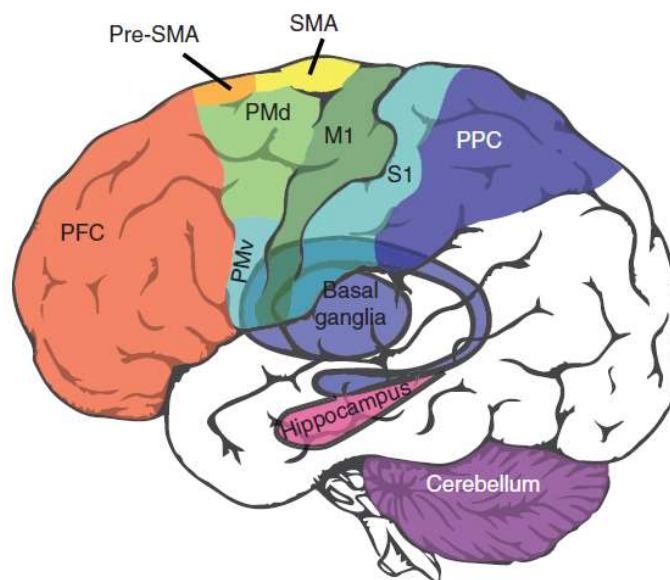
Pour résumer, les tâches motrices séquentielles consistent à réaliser une succession d'unités de mouvement. De ce fait, elles se rapprochent des mouvements effectués dans la vie quotidienne. Une séquence motrice peut être apprise de manière implicite, sans en avoir conscience, ou de manière explicite par l'utilisation de stimuli spécifiques, en avertissant le participant ou simplement par le développement de la connaissance explicite en cours de pratique. Avec la pratique, une représentation de la séquence se développe. Elle se manifeste par une organisation hiérarchique de la séquence, avec l'association des unités de mouvement en sous-séquences. En conséquence, l'apprentissage moteur d'une tâche motrice séquentielle peut s'exprimer par une vitesse d'exécution plus élevée et par une réduction du nombre d'erreurs. Les capacités de généralisation reflètent également l'apprentissage d'une habileté. Le transfert peut se faire vers une autre séquence, une autre tâche motrice, ou vers un autre effecteur. L'encodage de la représentation de la séquence selon des coordonnées visuo-spatiales ou motrices semble dépendre de la quantité de pratique mais également de la longueur ou de la complexité de la séquence. Ces différences

dans les représentations de mouvements séquentiels présupposent donc l'implication de régions cérébrales partiellement distinctes.

### **1.3. Plasticité cérébrale associée à l'apprentissage de séquences motrices**

#### **1.3.1. Structures cérébrales impliquées**

Le développement de la représentation d'une séquence motrice et sa réorganisation au cours de la pratique est marquée par une plasticité synaptique au sein du système nerveux central. Après la phase d'entraînement, les participants exécutant une séquence apprise montrent une augmentation de la taille de recrutement du cortex moteur primaire (M1) par rapport à l'exécution d'une nouvelle séquence (Karni et al., 1995). L'apprentissage de l'habileté se traduit par un recrutement plus intense de M1, mettant en lumière un remodelage des circuits neuronaux. Ce remodelage a pu également être mis en évidence par l'utilisation de la stimulation magnétique transcrânienne (SMT) pour évaluer la taille des aires motrices corticales de M1 recrutant les muscles impliqués dans une tâche séquentielle (Pascual-Leone et al., 1995). Dans leur étude, ces aires motrices corticales se sont agrandies au cours des 5 jours de pratique et leur seuil d'activation a diminué. En conséquence, la décharge neuronale et le recrutement des unités motrices des muscles mis en jeu durant le mouvement est plus important, provoquant une augmentation de certains paramètres dynamiques et cinématiques comme la force ou la vitesse (Ikai & Fukunaga, 1970; Kalaska & Crammond, 1992; Schieber, 2004). Le cortex moteur primaire apparaît alors comme une structure plastique dont le remodelage reflète l'apprentissage d'une tâche motrice. En outre, l'étude de patients atteints d'un dysfonctionnement de ces structures cérébrales a également permis d'identifier la forte implication des ganglions de la base dans le processus d'apprentissage moteur (Doyon et al., 1997). Depuis, plusieurs structures cérébrales, incluant l'hippocampe, le striatum, le cervelet, et les régions sensorimotrices corticales sont considérées comme critiques pour l'acquisition d'une tâche motrice (Figure 5) (Dayan & Cohen, 2011; Doyon et al., 1997; Doyon & Benali, 2005; Doyon & Ungerleider, 2002; Krakauer et al., 2019).



**Figure 5. Régions du cerveau contribuant à l'acquisition d'une habileté motrice.** Il est à noter que ces régions interviendront dans des proportions différentes au cours de la pratique et selon le type de tâche motrice. PFC : cortex préfrontal ; SMA : aire motrice supplémentaire ; Pre-SMA : aire prémotrice supplémentaire ; PMd : cortex prémoteur dorsal ; PMv : cortex prémoteur ventral ; M1 : cortex moteur primaire ; S1 : cortex somatosensoriel primaire ; PPC : cortex pariétal postérieur. Figure issue de Krakauer et al. (2019).

### 1.3.2. Spécificité des activations

De manière générale, en plus des aires sensorimotrices primaires, l'exécution physique d'un mouvement engage des activations prémotrices, du putamen, du thalamus et du cervelet (Hardwick et al., 2018). Le cortex prémoteur peut être subdivisé en une partie dorsale (PMd) et ventrale (PMv). Elles sont impliquées dans les processus de planification, préparation et d'exécution d'un mouvement (Hétu et al., 2013; Hoshi & Tanji, 2007). Plus spécifiquement, le cortex PMd semble avoir un rôle essentiel dans la sélection du mouvement à effectuer (Hoshi & Tanji, 2007; Rushworth et al., 2003), alors que le cortex PMv permettrait d'évaluer la correspondance entre l'acte moteur sélectionné et les stimuli sensoriels de l'objectif (Hoshi & Tanji, 2007). Il existe donc une subtile différence des rôles des cortex PMv et PMd, tous deux impliqués dans le processus général de sélection de l'action. Le cortex PMv sélectionne la position et les coordonnées motrices que l'effecteur doit prendre pour convenir aux caractéristiques de l'objectif (e.g. forme, position), alors que le cortex PMd sélectionne les mouvements à effectuer pour atteindre l'objectif (Hoshi & Tanji, 2007).

Le putamen, et de manière plus générale les ganglions de la base présentent un rôle dans la sélection des programmes moteurs (i.e., mouvements automatiques pré-établis) (Ashby & Crossley, 2012; Grillner et al., 2005), et dans l'évaluation des coûts énergétiques du mouvement (Shadmehr & Krakauer, 2008). Avec le cervelet, ils sont également impliqués dans le contrôle du mouvement (Prevosto et al., 2010), notamment la rapidité et l'amplitude de celui-ci (Turner et al., 2003).

Le développement d'une représentation dépendante ou indépendante de l'effecteur engage des zones cérébrales spécifiques. Il est supposé que le développement d'une représentation indépendante de l'effecteur implique un large réseau cortico-sous-cortical comprenant l'hippocampe, le putamen supéro-antérieur, le cortex visuel, le cortex prémoteur dorsal et ventral et le cortex pariétal (Bapi et al., 2006; Lehericy et al., 2005) ; alors que la dépendance de l'effecteur est développée davantage par l'activation du cortex prémoteur dorsal, de l'aire motrice supplémentaire et du putamen inféro-postérieur. L'hippocampe est supposé participer à l'encodage initial de la représentation de la séquence et à la formation d'associations temporelles en sous-séquences (Albouy et al., 2008; Kumaran & Maguire, 2006). Son rôle semble être lié à la création d'une carte spatiale allocentrique (i.e., selon des coordonnées visuo-spatiales) de la séquence motrice, représentant l'objectif des mouvements à réaliser (Albouy, King, et al., 2013). Ainsi, l'hippocampe a été fortement associé au développement d'une représentation indépendante de l'effecteur.

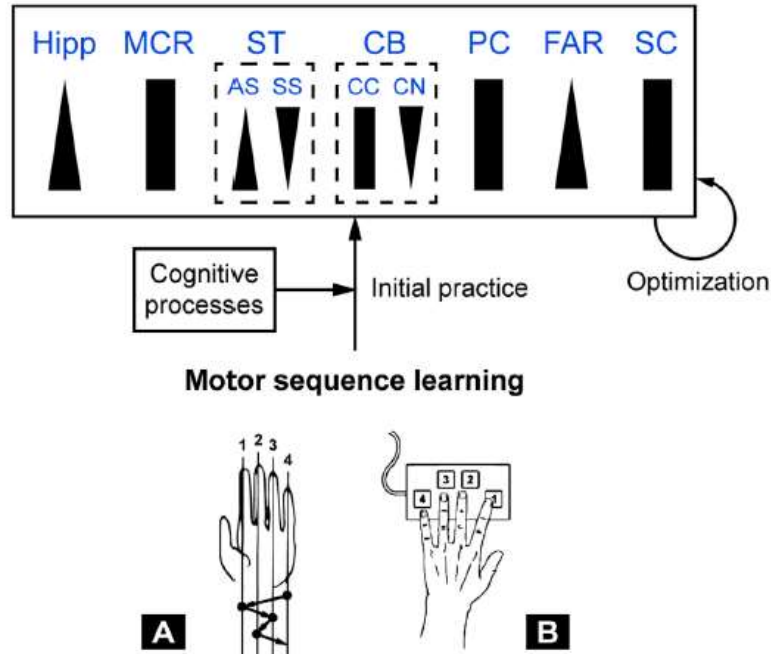
Le cortex pariétal est considéré comme un important centre de traitement des informations sensorielles. Il est impliqué dans les mécanismes de correction en ligne du mouvement (Kilteni et al., 2018; O'Shea & Moran, 2017), sur les processus de sélection de l'objectif (Fogassi & Luppino, 2005; Tunik et al., 2007), d'attention, de préparation du mouvement (Rushworth et al., 2003) et de l'actualisation de la représentation posturale d'un membre au cours du mouvement (Parkinson et al., 2010). Enfin, l'aire motrice supplémentaire permet d'associer l'action à différentes règles conditionnelles (Nachev et al., 2008). Par exemple, si un participant doit effectuer une séquence avec un levier consistant à le tourner-pousser-tirer, l'aire motrice supplémentaire permet d'associer le fait de tirer le levier, uniquement s'il a été poussé avant (Nachev et al., 2008).

En accord avec les hypothèses du développement d'une représentation dépendante de l'effecteur au cours de la pratique, Bapi et al. (2006) ont observé la transition d'une activité liée à l'encodage de la représentation indépendante de l'effecteur vers une représentation

dépendante. Ces observations soutiennent l'hypothèse d'une modification de l'activité cérébrale et des zones impliquées durant l'acquisition d'une tâche motrice (Doyon et al., 2018; Lehéricy et al., 2005).

### **1.3.3. Modulation de l'activité cérébrale au cours de la pratique**

Les structures cérébrales en lien avec l'apprentissage moteur spécifique au type de tâche motrice sont sollicitées dans des proportions variables au cours de la pratique (Doyon et al., 2018; Toni et al., 1998). De manière générale, le début de la phase d'acquisition est marqué par le développement d'une représentation davantage spatiale de la séquence (i.e., indépendante de l'effecteur) (Hikosaka et al., 1999, 2002). L'élaboration de cette représentation repose principalement sur des activations de la partie associative du striatum et du cervelet en conjonction avec les aires prémotrices, préfrontales et pariétales (Bapi et al., 2006; Dayan & Cohen, 2011; Doyon, Bellec, et al., 2009; Doyon et al., 1997; Doyon & Benali, 2005). Au cours de la pratique, l'implication de ces structures décroît, à l'inverse de la partie sensorimotrice du striatum et des régions motrices corticales qui augmentent progressivement de manière à développer une représentation motrice de la séquence (Bapi et al., 2006; Doyon, Bellec, et al., 2009; Doyon et al., 2018). Une activation de l'hippocampe a également été décrite en début de pratique, que la séquence ait été apprise implicitement ou explicitement, puis son implication décroît progressivement au cours de la pratique (Albouy et al., 2008; Doyon et al., 2018; Kumaran & Maguire, 2006).



**Figure 6. Illustration de la modulation de l'activité de certaines structures cérébrales au cours de la pratique d'une tâche motrice séquentielle.** Les rectangles (■) signifient un engagement constant de la structure en question ; les triangles pointant vers le haut (▲) et bas (▼) représentent respectivement une activation de la structure réduite ou augmentée au cours de la pratique. Les structures impliquées dépendront des processus cognitifs mis en jeu lors de la pratique (e.g., apprentissage implicite/explicite). Des interactions dynamiques entre ces structures permettront d'optimiser la représentation de la séquence, notamment par sa réorganisation en sous-séquences. Hipp: hippocampe ; MCR: régions motrices corticales ; ST: striatum ; AS: partie associative du striatum ; SS: partie sensorimotrice du striatum ; CB: cervelet ; CC: cortex cérébelleux ; CN: noyaux cérébelleux ; PC: cortex pariétal ; FAR: régions frontales associatives ; SC: moelle épinière. Figure adaptée de Doyon et al. (2018).

Les activations rapportées précédemment ont principalement été obtenues par imagerie à résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Cette méthode consiste à enregistrer les variations hémodynamiques cérébrales, aussi appelé le signal BOLD (« Blood Oxygen Level Dependent »), permettant de mettre en évidence les régions cérébrales activées. Il existe également d'autres méthodes d'exploration de l'activité cérébrale. L'électroencéphalographie (EEG) permet de capter les micro-variations électriques à la surface du cuir chevelu, reflétant l'activité neuronale des régions corticales sous-jacentes. Le rythme mu (9 – 11 Hz), aussi appelé rythme sensorimoteur, et le rythme beta (12 – 30 Hz) s'enregistrent au niveau du cortex sensorimoteur et sont supposés provenir de l'activité synchronisée des neurones de ces régions (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999; Toro et al., 1994). La désynchronisation (i.e., la suppression) de ces rythmes impliquent une augmentation de l'activité de ces neurones (Pfurtscheller, 1992). Elle commence notamment dans la phase de préparation de l'acte moteur (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). La localisation de la désynchronisation du rythme beta est légèrement plus antérieure au

rythme mu (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Il a été supposé qu'elle reflète une activation du cortex moteur, alors que la désynchronisation du rythme mu se produit lors du traitement des informations sensorielles au niveau des régions pariéto-occipitales et sensorimotrices (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). D'une manière intéressante, l'amplitude de la désynchronisation du rythme mu, au niveau du cortex sensorimoteur correspondant à l'effecteur pratiquant, décroît à partir de l'acquisition de la connaissance explicite d'une séquence motrice au cours de sa pratique physique (Zhuang et al., 1997). Les auteurs ont ainsi suggéré que la demande attentionnelle, reflétée par la désynchronisation du rythme mu, décroît dans la phase avancée de l'apprentissage lorsque la pratique devient plus automatique.

Pour résumer, l'exécution physique d'un mouvement sollicite des réseaux neuronaux corticaux et sous-corticaux, comprenant de manière non exhaustive : le cortex moteur et somatosensoriel primaire, le cortex prémoteur, le cortex pariétal, le striatum, le thalamus, le cervelet et l'hippocampe. Ces régions cérébrales sont activées spécifiquement au cours de la pratique. Les régions davantage liées au développement d'une représentation indépendante de l'effecteur et à l'encodage spatial de la séquence sont sollicitées principalement en début de pratique, puis une transition s'effectue vers des régions sensorimotrices liées à un encodage de la séquence selon des coordonnées motrices, et donc vers une représentation dépendante de l'effecteur.

# Chapitre 2

## Les modalités d'apprentissage

La pratique physique (PP) est la modalité la plus intuitive pour acquérir une habileté motrice. Elle consiste à répéter l'exécution physique d'un mouvement de manière à parfaire sa planification et son exécution. Plus précisément, la pratique physique déclenche une série de processus physiologiques dans le SNC aboutissant à une plasticité synaptique associée à des modifications anatomiques et fonctionnelles de plusieurs structures cérébrales (Dayan & Cohen, 2011; Doyon et al., 2018). Ces modifications sont le reflet d'un encodage de la tâche motrice et ont été associées à son acquisition. De ce fait, la pratique physique est une modalité adéquate à l'apprentissage moteur. Cependant, l'exécution physique du mouvement n'est pas nécessaire pour induire l'apprentissage d'une tâche motrice. Par l'utilisation d'autres modalités d'apprentissage telles que l'imagerie motrice (IM) et l'observation de l'action (OA), il est possible d'induire des processus physiologiques proches de ceux induits par la pratique physique aboutissant à des modifications comportementales et synaptiques analogues.

### **2.1. Imagerie motrice**

#### **2.1.1. Définition**

L'imagerie motrice consiste à s'imaginer réaliser un mouvement sans l'exécuter réellement. La pratique d'une tâche motrice par imagerie motrice est la répétition mentale de cette tâche dans le but de favoriser son apprentissage. Elle peut être explicite si elle est effectuée consciemment (les participants imaginent volontairement le mouvement), ou implicite dans le cas où elle est utilisée spontanément sans en avoir conscience (sur une tâche de rotation mentale par exemple) (Jeannerod & Frak, 1999). La comparaison des performances de participants qui avaient et n'avaient pas reçu de "pratique mentale" d'une tâche motrice a suggéré que cette modalité facilite la performance lors de sa réalisation ultérieure (Feltz & Landers, 1983; Jeannerod, 1994). De nombreuses publications soutiennent l'efficacité de l'imagerie motrice dans les processus d'acquisition d'une habileté motrice d'un point de vue fondamental ou dans un contexte sportif, musical ou clinique (Di Rienzo et al., 2016; Ladda et al., 2021). Récemment, Ladda et al. (2021) ont souligné la



différence entre l'imagerie motrice et les notions de pratique mentale et de répétition mentale, parfois considérées comme interchangeable bien qu'étant des notions plus larges. Ils ont défini l'imagerie mentale comme étant les processus relatifs à la génération mentale d'une "expérience quasi-perceptive en l'absence de stimuli externes appropriés". Par conséquent, l'imagerie motrice est définie comme l'imagerie mentale d'un mouvement spécifique, générée par la représentation de toutes les sensations associées (e.g., les tensions musculaires, les aspects visuels), et incluant aussi éventuellement des aspects cognitifs tels que l'ordre et l'organisation temporelle d'une séquence de mouvements.

Pour expliciter cette définition : le modèle princeps de Jeannerod (1994, 1995, 2001) a proposé que la simulation mentale d'une action repose sur des processus analogues à son exécution physique. Elle permet ainsi d'élaborer et d'accéder aux représentations motrices d'un mouvement dans une manière quasi-similaire à l'exécution physique (Decety, 1996; Jeannerod, 1994). Le terme représentation motrice ne renvoie pas ici à l'encodage d'une représentation selon des coordonnées motrices comme vu dans le chapitre précédent mais aux informations mémorisées liées au mouvement. Lors de l'apprentissage d'un mouvement, nous allons acquérir des informations sensorielles (provenant du corps et de l'environnement) et des informations motrices (schéma musculaire, cinématique) en lien avec ce mouvement. Le SNC va élaborer une représentation (sensori-)motrice interne, à partir de ces informations sensorimotrices. Lors de la réalisation ultérieure du mouvement, la représentation sera disponible de manière inconsciente pour établir ou ajuster la commande motrice. L'imagerie motrice explicite est un moyen d'accéder consciemment aux représentations motrices internes en se faisant une « image » de cette représentation (Jeannerod, 1994, 1995). Elle est alors un état dynamique durant lequel les représentations motrices sont mentalement répétées en mémoire de travail, sans aucune exécution motrice (Decety, 1996; Jeannerod, 1994).

En outre, l'imagerie motrice n'est pas uniquement une préparation du mouvement sans exécution physique, mais une véritable simulation du mouvement et des retours sensitifs qui pourraient en résulter (Ingram et al., 2019; O'Shea & Moran, 2017). Ce processus de simulation s'appliquerait par l'intermédiaire d'au moins trois mécanismes : un mécanisme d'attention pour la sélection et l'organisation des éléments du mouvement (le parallèle peut être fait avec la sélection de l'action) ; un mécanisme de comparaison pour le contrôle du mouvement imaginé vers l'objectif (la sélection de l'objectif associée avec ce que l'on pourrait rapprocher d'une exécution imaginée du mouvement et des contrôles en ligne qui seraient

effectués); et un mécanisme d'inhibition prévenant l'exécution réelle du mouvement pendant l'imagerie motrice (O'Shea & Moran, 2017).

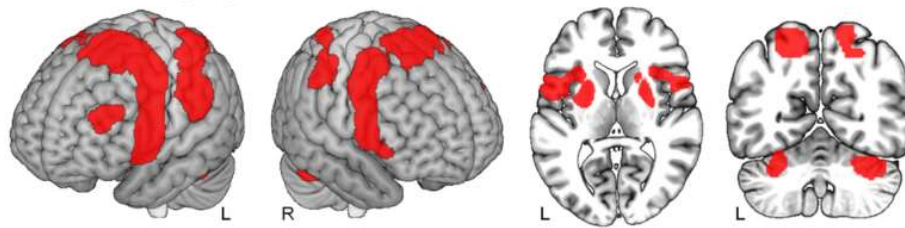
### **2.1.2. Equivalence fonctionnelle**

La correspondance des modèles de l'imagerie motrice et de l'exécution physique d'un mouvement provient de l'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle entre ces deux modalités. Le temps d'imagination d'une action est fortement corrélé au temps d'exécution physique de cette même action. De plus, le temps augmente avec la difficulté de la tâche (Decety et al., 1989; Guillot & Collet, 2005; Jeannerod, 1995). Cette même relation entre temps de mouvement et difficulté d'une tâche a préalablement été montrée lors de l'exécution physique (Fitts & Peterson, 1964), suggérant que ces deux modalités sont le résultat de processus cérébraux computationnels analogues (Hétu et al., 2013). Il doit tout de même être noté que le temps d'imagination d'un mouvement peut varier et être sous- ou surestimé selon les caractéristiques de la tâche (Decety et al., 1989; Guillot & Collet, 2005). De plus, des activations du système nerveux autonome et des conséquences physiologiques (fréquence respiratoire, cardiaque) similaires ont été observées pendant l'imagerie motrice ou l'exécution physique d'un même mouvement (Decety et al., 1991, 1993). Cette équivalence fonctionnelle laisse suggérer l'implication de réseaux neuronaux analogues entre l'imagerie motrice et l'exécution physique d'un mouvement.

### **2.1.3. Corrélats neuronaux de l'imagerie motrice**

L'étude de l'activité cérébrale pendant l'imagerie motrice permet de préciser les mécanismes potentiellement sous-jacents à cette modalité. Les méta-analyses réalisées par Hardwick et al. (2018) et Hétu et al. (2013) permettent d'identifier des similitudes dans les activations de certaines structures cérébrales dans les études de neuroimagerie de la littérature. Leurs résultats montrent une implication d'un large réseau cortical fronto-pariétal et sous-cortical (Figure 7).

## Motor Imagery



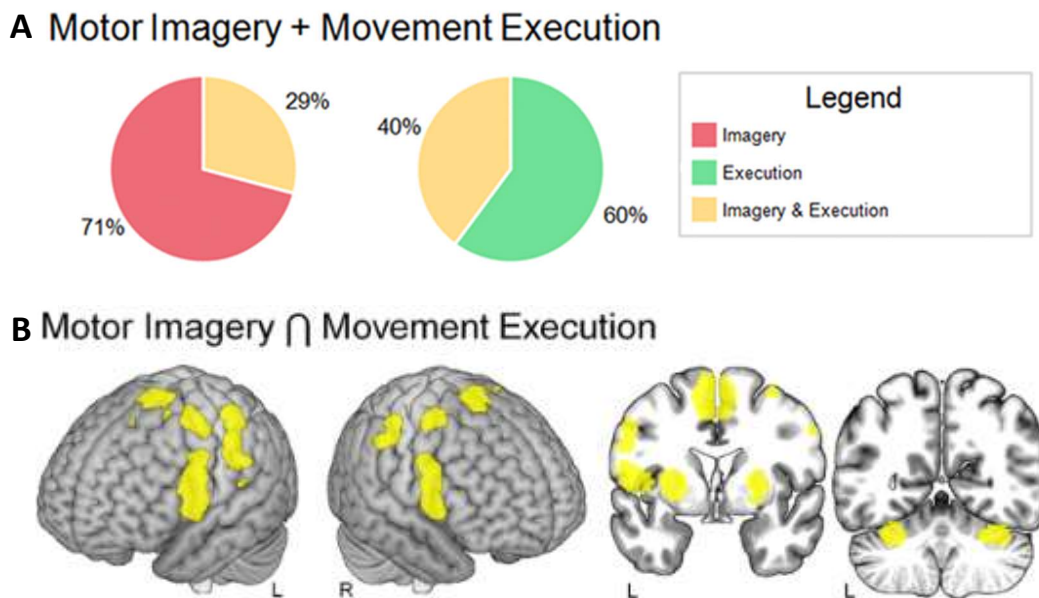
**Figure 7. Régions cérébrales activées pendant l'imagerie motrice.** Représentation des résultats de la méta-analyse des activations corticales et sous-corticales pendant l'imagerie motrice. Figure issue de Hardwick et al. (2018).

Au niveau du lobe frontal, des activations du cortex PMd et PMv et de l'aire motrice supplémentaire (AMS) ont été décrites (Hardwick et al., 2018; Héту et al., 2013). Cette dernière est supposée jouer un rôle dans le processus de réalisation d'une séquence motrice, de l'initiation d'un mouvement et dans les rotations visuo-spatiales (Héту et al., 2013; Leek & Johnston, 2009; Nachev et al., 2008). De plus, l'activation des cortex PMd et PMv, pendant l'imagerie motrice suppose la nécessité d'une phase de préparation et de planification, de manière analogue à celle de l'exécution physique (Hoshi & Tanji, 2007). Des activations du cortex préfrontal dorsolatéral (DLPFC) ont également été rapportées par Hardwick et al. (2018), dont l'implication serait liée à la mémoire de travail et à la demande cognitive de la tâche (Hardwick et al., 2018; Rottschy et al., 2012). En effet, Glover & Baran (2017) ont suggéré que la simulation mentale d'une action repose sur des processus cognitifs contrôlés consciemment et donc que les fonctions exécutives sont particulièrement impliquées dans l'imagerie motrice.

Les régions du lobule pariétal inférieur (LPI), supérieur (LPS), et du gyrus supramarginal, toutes faisant partie du cortex pariétal postérieur sont activées durant l'imagerie motrice (Hardwick et al., 2018; Héту et al., 2013). Le rôle du cortex pariétal postérieur porte sur les processus de sélection de l'objectif, de préparation et de correction en ligne du mouvement (Fogassi & Luppino, 2005; Parkinson et al., 2010; Rushworth et al., 2003; Tunik et al., 2007), qui sont supposés être simulés pendant l'imagerie motrice (Kilteni et al., 2018; O'Shea & Moran, 2017). L'imagerie motrice repose également sur des activations sous-corticales au niveau des ganglions de la base (notamment le putamen et le pallidum), et sur des activations du cervelet (Figure 7). Ces structures sont essentielles à l'exécution physique d'un mouvement, et donc à sa simulation mentale.

#### 2.1.4. Comparaison des réseaux neuronaux avec l'exécution physique

La comparaison des volumes de matières grises dans les réseaux neuronaux impliqués pendant l'imagerie motrice et l'exécution physique d'un mouvement montre que ces deux modalités ont en commun une large proportion de matière grise (Hardwick et al., 2018). En accord avec l'hypothèse que l'imagerie motrice correspond à l'activation de programmes moteurs sans exécution physique de l'action, plusieurs zones corticales sont activées de manière analogue pendant l'imagerie motrice et l'exécution physique (Figure 8) (Hardwick et al., 2018; Héту et al., 2013). Ces activations cérébrales ont été rapportées au niveau cortical avec des activations des régions prémotrices et somatosensorielles, et au niveau sous-cortical avec l'implication du putamen et du cervelet (Hardwick et al., 2018; Héту et al., 2013).

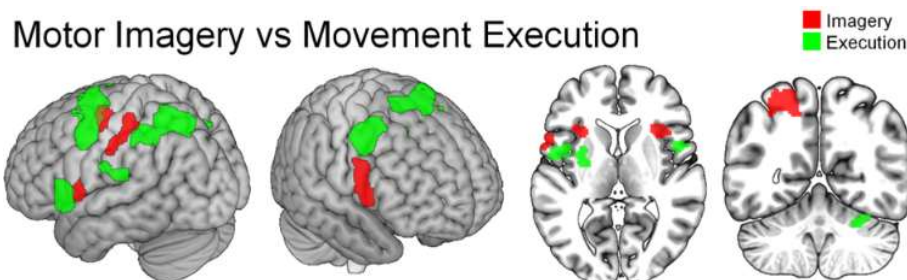


**Figure 8. Concordance des réseaux impliqués dans l'imagerie motrice et l'exécution physique d'une action. (A)** Graphique circulaire représentant les proportions du volume de matière grise partagé et distinct entre l'imagerie motrice et l'exécution du mouvement. **(B)** Analyse de conjonction des activations corticales et sous-corticales représentant les activations communes entre l'imagerie motrice et l'exécution physique de tâches motrices. Figures issues de Hardwick et al. (2018).

Les activations rapportées précédemment se basent majoritairement sur des études de neuroimagerie par IRMf. Sur le plan électrophysiologique, l'imagerie motrice et l'exécution physique produisent également des réponses analogues de signaux EEG. La préparation d'un mouvement avant son exécution physique et l'imagerie motrice de ce même mouvement produisent tous deux une désynchronisation des rythmes mu et beta (de

fréquences comprises respectivement entre 9 – 11 Hz et 12 – 30 Hz) au niveau des régions motrices corticales (Pfurtscheller & Neuper, 1994). Sur des mouvements de mains, des modifications similaires du potentiel électrique ont été observées sur les électrodes centrales, avec cependant des amplitudes plus grandes lors de l'exécution physique (Beisteiner et al., 1995). Cette différence peut être expliquée par les retours des récepteurs périphériques lors de la réalisation du mouvement ou une activation supérieure du système cortico-spinal.

Bien que de nombreuses structures cérébrales soient impliquées lors de l'imagerie motrice et de l'exécution physique d'un mouvement, il persiste des différences avec une spécificité de certaines régions corticales et sous-corticales (et donc des réseaux) impliquées entre ces deux modalités de pratique (Figure 9) (Hardwick et al., 2018). Une différence majeure se situe sur les activations corticales de l'aire motrice primaire (M1). Cette aire corticale somatotopique permet d'envoyer l'information (efférente) du programme moteur généré vers les unités motrices via la voie cortico-spinale. Etant donné l'absence de mouvement durant l'imagerie motrice, il paraît cohérent de ne pas retrouver de larges activations de M1 (Héту et al., 2013). L'aire motrice supplémentaire et le cervelet participeraient à la suppression de l'activité de l'aire motrice primaire et préviendraient ainsi l'exécution du mouvement pendant l'imagerie motrice (Kasess et al., 2008; Lotze et al., 1999). L'inhibition du mouvement serait aussi supportée par le cortex préfrontal dorsolatéral (Blasi et al., 2006). Cette inhibition est incomplète et il peut persister des activations musculaires pendant l'imagerie motrice (Guillot et al., 2007), ce qui pourrait expliquer l'origine de l'activation de l'aire motrice primaire retrouvées dans certaines études (Hardwick et al., 2018; Héту et al., 2013). Ainsi, la comparaison des activations avec l'exécution physique (Figure 9) montre que l'imagerie motrice est davantage associée à des activations des régions prémotrices (aire motrice pré-supplémentaire, cortex prémoteur dorsal, cortex prémoteur ventral gauche), et du cortex pariétal postérieur (LPS, LPI). A l'inverse, l'exécution physique repose sur un recrutement plus intense des régions sensorimotrices, telles que l'aire motrice primaire et somatosensorielle primaire, le putamen et le cervelet. Il existe cependant des spécificités d'activations pendant l'imagerie motrice selon la manière de l'effectuer. L'imagerie motrice d'un mouvement peut être réalisée sous différentes perspectives, ce qui a mené à sa subdivision en deux catégories principales comme décrit au paragraphe suivant.



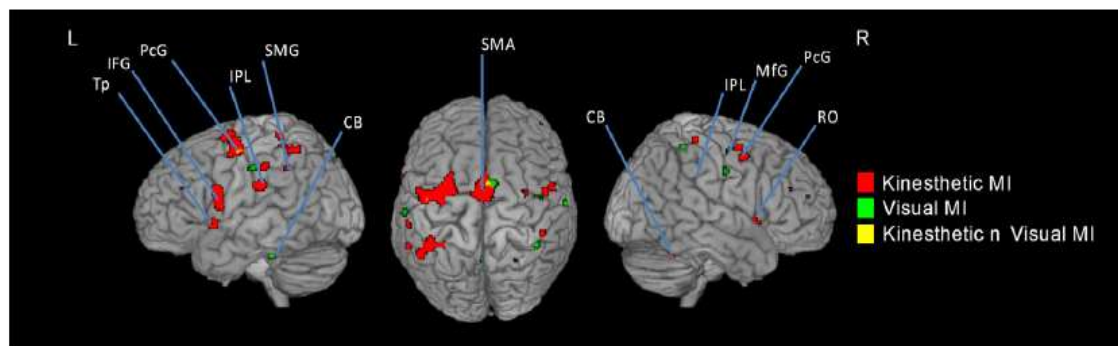
**Figure 9. Analyse de contraste entre les régions cérébrales activées pendant l'imagerie motrice et l'exécution physique d'un mouvement.** Les régions en rouges et vertes correspondent respectivement aux régions davantage activées pendant l'imagerie motrice et l'exécution physique. Figure issue de Hardwick et al. (2018).

### 2.1.5. Types d'imagerie

L'imagerie motrice est divisible en deux types : l'imagerie motrice kinesthésique et l'imagerie motrice visuelle (Guillot et al., 2009; Héту et al., 2013). La première est l'imagination des sensations proprioceptives ou somatosensorielles que l'on pourrait éprouver lors du mouvement. Il est par exemple demandé de percevoir mentalement les étirements, les contractions musculaires et les sensations tactiles du mouvement imaginé. La seconde consiste à se représenter visuellement le mouvement. L'imagerie motrice visuelle peut être réalisée à partir d'une perspective interne ou externe, respectivement selon si la représentation visuelle est imaginée à travers ses propres yeux (i.e., dans une vue subjective à la première personne) ou en tant qu'observateur extérieur comme si le sujet était spectateur du mouvement (i.e., une vue à la troisième personne). De par la différence de perception engagée entre l'imagerie motrice kinesthésique et visuelle, ces dernières sont supposées reposer sur des processus cognitifs distincts. Des différences de performance entre ces deux types d'imagerie sur une tâche de contrôle postural appuient la distinction des mécanismes engagés (Grangeon et al., 2011). La comparaison de l'activité cérébrale entre les imageries motrices visuelle et kinesthésique montre également des différences d'activation cérébrale (Guillot et al., 2009; Héту et al., 2013). L'imagerie motrice kinesthésique implique un réseau comprenant des régions prémotrices et pariétales inférieures par rapport au réseau activé lors de l'imagerie motrice visuelle (Figure 10) (Héту et al., 2013). Guillot et al. (2009) ont rapporté une activation accrue des régions occipitales et des structures pariétales supérieures pendant l'imagerie motrice visuelle. Ces régions cérébrales sont notamment supposées être impliquées dans la navigation mentale spatiale et dans la représentation de l'espace égocentré (Guillot et al., 2009). Il est à noter que l'efficacité du

type d'imagerie motrice considéré après la réalisation d'un mouvement dépend des informations sensorielles disponibles lors de son exécution physique (Toussaint & Blandin, 2010). Par exemple, l'imagerie motrice visuelle apparaît moins efficace si les informations visuelles du mouvement effectué au préalable ne sont pas disponibles.

Dans les études employant l'imagerie motrice sans évaluer de manière spécifique l'effet de l'imagerie motrice visuelle ou kinesthésique, il est couramment demandé aux participants d'utiliser cette dernière (Amemiya et al., 2010; Kraeutner et al., 2016), l'une ou l'autre (Avanzino et al., 2015; Gentili et al., 2006, 2010) ou de les combiner lors de l'imagination du mouvement (Debarnot, Castellani, et al., 2011; Debarnot et al., 2021). Il a cependant été proposé que l'imagerie motrice kinesthésique faciliterait l'apprentissage de tâches motrices (Stinear et al., 2006). Dans la suite de cette revue de littérature nous regrouperons l'utilisation de l'imagerie motrice kinesthésique ou la conjonction des deux catégories sous le même terme d'imagerie motrice.



**Figure 10. Variation de l'activité cérébrale selon le type d'imagerie.** Régions activées pendant l'imagerie motrice kinesthésique (en rouge) et visuelle (en vert). Une analyse de conjonction (en jaune) révèle les régions activées de manière commune dans les deux types d'imagerie motrice. Tp : pôle temporal ; IFG : gyrus frontal inférieur ; PcG : gyrus précentral ; IPL : lobule pariétal inférieur ; SMG : gyrus supramarginal ; CB : cervelet ; SMA : aire motrice supplémentaire ; MfG : gyrus frontal moyen ; RO : opercule rolandique. Figure issue de Héту et al. (2013).

### 2.1.6. Mécanismes d'apprentissage

D'après le modèle de Krakauer et al. (2019) évoqué plus tôt, toute amélioration apportée aux différentes étapes du processus de réalisation d'une tâche (i.e., la sélection de l'objectif, de l'action et son exécution) est décrite comme un apprentissage moteur. De nombreuses études démontrent l'efficacité de l'imagerie motrice dans le processus d'acquisition d'une habileté motrice (Di Rienzo et al., 2016; Ladda et al., 2021). La comparaison des activations cérébrales durant l'imagerie motrice et l'exécution physique d'un mouvement montre que ces deux modalités présentent des processus cérébraux se

chevauchant mais malgré tout, différents (Hardwick et al., 2018). Ces réseaux neuronaux partiellement distincts nous permettent de conjecturer que les résultats comportementaux engendrés par la pratique d'une tâche motrice selon ces deux modalités seront différents. Les études comportementales évaluant les apprentissages moteurs après imagerie motrice et pratique physique montrent effectivement des différences en termes de gains de performance (Amemiya et al., 2010; Gentili et al., 2010; Kraeutner et al., 2016). Les gains observés sur une tâche motrice séquentielle étaient moindres après imagerie motrice par rapport à la pratique physique (Avanzino et al., 2015), parfois même absents dans le cas d'une pratique avec le membre dominant d'une tâche considérée par les auteurs comme simple (Land et al., 2016). Un des mécanismes explicatifs de cette efficacité moindre serait l'absence de retour sensoriel lors de l'imagination d'un mouvement. En effet, l'ajout de ces retours pendant l'imagerie motrice résulte en des performances similaires à la pratique physique, et supérieures à l'imagerie motrice seule (Bonassi et al., 2017). De manière générale, les retours sensoriels permettent un meilleur contrôle en ligne lors de l'exécution du mouvement mais aussi d'intégrer les erreurs pour améliorer la commande motrice. Il est à noter que l'imagerie motrice simule les conséquences sensorielles qui seraient induites par le mouvement (Kilteni et al., 2018). La prédiction réalisée par ce modèle interne permettrait alors d'améliorer la commande motrice et l'exécution du mouvement malgré l'absence de retour sensoriel (Gentili et al., 2006; Ingram et al., 2019; Ruffino et al., 2021).

Ainsi, l'imagerie motrice a souvent été décrite comme moins efficace que la pratique physique (Avanzino et al., 2015; Driskell et al., 1994; Gentili et al., 2010; Kraeutner et al., 2016). Cette différence semble d'autant plus importante que la pratique est longue (Land et al., 2016). Pourtant, une phase d'acquisition comprenant la combinaison de pratique physique et d'une pratique par imagerie motrice résulte en des gains de performance supérieurs à une pratique physique seule (Allami et al., 2008; Ladda et al., 2021). Ainsi, l'imagerie motrice n'est pas simplement moins efficace que la pratique physique mais est une modalité d'apprentissage induisant des gains de performance sur des composantes différentes par rapport à la pratique physique. En accord avec la prédominance du réseau fronto-pariétal pendant l'imagerie motrice d'un mouvement, cette modalité de pratique semble davantage engendrer un apprentissage lié à la modification des mécanismes perceptifs par rapport à la pratique physique (Ingram et al., 2016; Kraeutner et al., 2016).

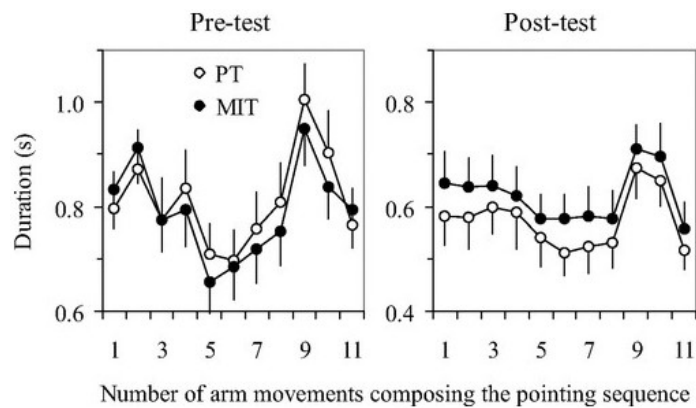
Le degré d'apprentissage induit par l'imagerie motrice semble dépendre de nombreux facteurs (Driskell et al., 1994; Feltz & Landers, 1983; Ladda et al., 2021). Par exemple, les



tâches complexes demandant une forte demande cognitive ont été décrites comme sensibles à l'imagerie motrice (Avanzino et al., 2009; Frank et al., 2014). En outre, l'imagerie motrice semble être plus efficace en début de pratique en facilitant l'acquisition de l'organisation du mouvement, particulièrement importante dans les premières étapes de l'apprentissage (Driskell et al., 1994; Land et al., 2016).

Tout comme la pratique physique, il est possible d'apprendre une séquence motrice implicitement par imagerie motrice (Kraeutner et al., 2016; Wohldmann et al., 2007). Lors d'une tâche de temps de réaction sériel (TRS) avec stimuli auditifs, Kraeutner et al. (2017) ont observé une relation logarithmique positive entre le temps de pratique implicite de la séquence par imagerie motrice et les gains de performance. Leurs résultats montrent qu'un apprentissage implicite de la séquence s'est effectué et que l'amplitude de cet apprentissage dépend de la quantité de pratique mais aussi du degré d'exposition à la séquence (i.e., la proportion de séquences effectuées). Néanmoins, la connaissance explicite de la séquence peut se développer au cours de la pratique par imagerie motrice, bien qu'elle survienne plus rapidement au cours de la pratique physique (Kraeutner et al., 2016).

Contrairement à cette dernière modalité, la réorganisation de la séquence en sous-séquences au cours d'une pratique par imagerie motrice a été peu étudiée. Gentili et collaborateurs (2006, 2010) rapportent une modification similaire du patron des temps de réponse de la séquence après un apprentissage par imagerie motrice et par pratique physique (Figure 11). Cela nous permet de supposer que l'imagerie motrice entraîne également une réorganisation de la séquence motrice en sous-séquences au cours de la pratique, et ce de manière similaire à la pratique physique.



**Figure 11. Evolution de l'organisation hiérarchique de la séquence après une pratique physique et par imagerie motrice.** Moyenne des temps de mouvement d'une séquence à 11 éléments avant (Pre-test) et après (Post-test) la phase d'apprentissage par pratique physique (cercles blancs) et imagerie motrice (cercles noirs). Les temps de mouvement sont fortement corrélés entre les deux groupes en pré-test et post-test (respectivement  $r = 0.90$ ;  $p < 0.001$  et  $r = 0.98$ ;  $p < 0.001$ ), soulignant une évolution similaire de la structuration de la séquence au cours de la pratique. Figure issue de Gentili et al. (2010).

### 2.1.7. Capacité de généralisation après imagerie motrice

Nous avons vu que l'imagerie motrice possède de nombreuses propriétés et caractéristiques analogues à l'exécution physique d'un mouvement et à son apprentissage. Pourtant des différences en termes de gains de performance et de mécanismes d'acquisition ont été soulignées dans la littérature. Il est alors possible que le développement d'une représentation de la séquence selon des coordonnées motrices ou visuo-spatiales, et les capacités de généralisation vers une nouvelle séquence non pratiquée suivent une évolution différente de la pratique physique.

En effet, après une phase d'apprentissage par imagerie motrice ou par pratique physique, la comparaison des performances sur des séquences non pratiquées montre une meilleure généralisation des apprentissages après imagerie motrice (Wohldmann et al., 2008). Ainsi, le transfert des apprentissages vers une nouvelle séquence non pratiquée semble être majoré par cette modalité de pratique. De la même manière, l'imagerie motrice semble produire un apprentissage se transférant plus efficacement d'un effecteur à un autre (Amemiya et al., 2010). Que ce soit sur un transfert visuo-spatial ou moteur, l'apprentissage induit par l'imagerie motrice semble être équitablement disponible entre l'effecteur entraîné et celui non entraîné (Land et al., 2016). L'absence de retours sensoriels pendant l'imagerie motrice suggère qu'elle repose davantage sur l'encodage de la position spatiale des stimuli, ou des objectifs de manière plus générale et donc sur le développement d'une

représentation indépendante de l'effecteur (Ingram et al., 2016). Dans une précédente étude de Wohldmann et collaborateurs (2008), les participants se sont entraînés à saisir des nombres à 4 chiffres sur un pavé numérique par imagerie motrice ou par pratique physique, soit avec l'index utilisé pendant les phases de test, soit avec celui de la main opposée. Les auteurs ont observé des performances similaires dans le groupe ayant pratiqué par imagerie motrice, quel que soit l'effecteur utilisé, et une dégradation de la performance pour ceux ayant pratiqué physiquement avec l'effecteur controlatéral. Ainsi, l'imagerie motrice favoriserait les capacités de transfert inter-manuel, en développant une représentation des séquences accessible aux deux effecteurs.

Cette caractéristique est soulignée par une plus ample activité du cortex pariétal postérieur et du cortex frontal pendant l'imagerie motrice par rapport à la pratique physique (Hardwick et al., 2018). En effet, ces régions cérébrales ont été associées avec le développement d'une représentation selon des coordonnées visuo-spatiales (Bapi et al., 2006). Il est à noter que Ingram et al. (2016) ont observé un transfert inter-manuel moteur réduit après une pratique par imagerie motrice alors que Amemiya et al. (2010) ont rapporté un transfert moteur efficace. Ainsi, Ingram et al. (2016) ont proposé que la connaissance explicite de la séquence retrouvée dans le paradigme de Amemiya et al. (2010) aurait potentialisé les capacités de transfert inter-manuel après imagerie motrice.

Pour résumer, l'imagerie motrice est une modalité d'apprentissage présentant de nombreuses similitudes avec la pratique physique. La comparaison des circuits neuronaux engagés et les caractéristiques communes avec l'exécution physique supposent un partage de certains processus cognitifs computationnels. L'imagerie motrice serait alors une simulation interne du mouvement, et dépasserait la simple préparation du mouvement. La répétition de cette simulation interne engendre des gains de performance sur des tâches motrices, souvent décrits dans des proportions moindres par rapport à la pratique physique. Cependant, l'apprentissage induit par l'imagerie motrice semble être simplement différent de l'exécution physique, en reposant davantage sur des mécanismes perceptifs et un encodage visuo-spatial de la tâche motrice. Ainsi, l'imagerie motrice est une modalité favorisant un apprentissage généralisable à de nouvelles tâches ou à d'autres effecteurs.

## **2.2. Observation de l'action**

### **2.2.1. Définitions**

Il n'est pas inhabituel de débiter un apprentissage en observant un expert ou une vidéo détaillant l'habileté motrice à acquérir. L'observation au préalable de la réalisation d'une tâche modifie notre comportement (Bove et al., 2009; Landers, 1975). Par exemple, en demandant à leur participants de produire une séquence motrice à leur vitesse naturelle, Bove et al. (2009) ont pu influencer cette vitesse par l'intermédiaire d'une vidéo représentant un individu effectuant la tâche à une fréquence plus rapide ou plus lente. Ainsi, l'observation d'une action effectuée à une certaine vitesse modifie dans le même sens sa vitesse d'exécution. Cela démontre qu'il est possible d'apprendre en regardant une tierce personne effectuer une action (Schmidt et al., 2019). Nous pouvons définir l'observation de l'action comme étant une modalité d'apprentissage consistant à observer un individu, directement ou indirectement (e.g., par l'intermédiaire d'une vidéo), réalisant une action. Il est nécessaire de dissocier le phénomène d'observation de l'action avec celui de l'observation de stimuli représentant les conséquences du mouvement. Cette dernière consiste à observer des stimuli résultant de mouvements corporels (comme un tracé à l'écran issu d'un mouvement), alors que l'observation de l'action consiste à observer directement le mouvement (Heyes & Foster, 2002). De nombreuses publications soutiennent l'effet bénéfique de l'observation de l'action dans le processus d'acquisition d'une habileté (Bird et al., 2005; Bird & Heyes, 2005; Blandin et al., 1999; Boutin et al., 2010; Heyes & Foster, 2002; Osman et al., 2005). La comparaison des performances de participants avant et après une séance d'observation d'une tâche motrice est en faveur de l'utilisation de cette modalité pour l'apprentissage moteur.

La possibilité d'apprendre par observation repose sur le principe fondamental que nous avons la capacité de comprendre les actions effectuées par une tierce personne (Rizzolatti et al., 2001; Thompson et al., 2019). Cette capacité permet à l'observateur d'intégrer les informations liées au mouvement effectué et de bénéficier des processus mis en jeu par la personne observée pour accroître ses performances (Schmidt et al., 2019). Cela a induit la proposition d'une relative équivalence entre l'exécution physique et l'observation de l'action avec le développement d'une représentation supposée similaire (Bird & Heyes, 2005; Heyes & Foster, 2002; Jeannerod, 1999). De ce fait, quand l'observateur doit effectuer physiquement la tâche, la représentation déjà développée peut être sélectionnée pour produire le mouvement. L'étude des différences et similitudes de l'activité cérébrale entre

l'observation de l'action et l'exécution physique permet de préciser les mécanismes sous-jacents à l'apprentissage et cette relative équivalence fonctionnelle.

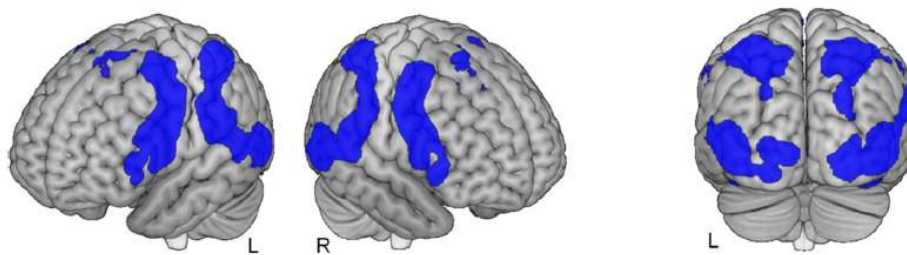
### **2.2.2. Activité cérébrale pendant l'observation de l'action**

La correspondance dans l'activité cérébrale entre l'observation de l'action et son exécution physique a mené à l'hypothèse de l'existence des neurones miroirs (di Pellegrino et al., 1992; Thompson et al., 2019). La particularité de ces neurones est leur activation aspécifique lors de l'observation et de l'exécution d'une action. Ils ont originellement été mis en évidence dans l'aire frontal F5 du singe macaque (di Pellegrino et al., 1992). Depuis, leur présence a été observée dans de nombreuses autres structures cérébrales comprenant de manière non exhaustive le cortex prémoteur dorsal et ventral, le cortex pariétal postérieur et le cortex moteur primaire (Thompson et al., 2019). Il semblerait que l'implication des neurones miroirs soit maximale lors des processus de sélection de l'action en réponse à l'intégration des caractéristiques de l'objectif (Grafton & de C. Hamilton, 2007), ce qui peut être mis en relation avec le rôle du cortex prémoteur dorsal et ventral (Hoshi & Tanji, 2007). L'étude directe des neurones miroirs chez l'humain peut être notamment réalisée par enregistrement EEG intracrânien mais le paradigme expérimental pose certaines limites éthiques. Ainsi, l'hypothèse de l'existence de ces neurones miroirs chez l'humain est principalement basée sur les études de neuroimagerie fonctionnelle, par l'analyse des activations communes entre l'observation et l'exécution d'une action. D'une manière plus générale, le réseau d'observation d'action (AON ; *Action Observation Network*) constitue le réseau rapporté comme étant actif lors de l'observation d'une action. Il comprend donc le réseau des neurones miroirs mais s'étend à d'autres circuits qui ne sont pas nécessairement activés pendant l'action (Cross et al., 2009). D'une manière intéressante, ce réseau semble être sensible à l'observation mais également à la pratique physique d'une tâche, dans le sens où ces deux modalités induisent l'élaboration d'une représentation au sein de l'AON (Cross et al., 2009). La réponse de ce réseau en termes d'activations dépend alors, dans une certaine mesure, de l'exposition antérieure des participants à l'action considérée (Cross et al., 2006, 2009). Deux larges méta-analyses réalisées par Caspers et al. (2010) et Hardwick et al. (2018) évaluent l'activation des structures cérébrales obtenues dans les études évaluant l'observation de l'action.

L'observation de l'action active majoritairement des aires frontales, pariétales, temporales postérieures et occipitales (Figure 12) (Caspers et al., 2010; Hardwick et al., 2018).

L'implication des cortex prémoteur et pariétal est particulièrement prononcée lors de l'observation de mouvements de mains (Caspers et al., 2010). Le cortex pariétal postérieur et plus particulièrement le lobule pariétal supérieur conjointement avec la scissure pariétale supérieure ont été reliés à l'intégration des informations somatosensorielles et visuomotrices, à la reconnaissance d'objets ainsi qu'au contrôle de mouvements guidés visuellement (Grèzes & Decety, 2001; Rizzolatti & Matelli, 2003; Shmuelof & Zohary, 2007). Dans les sections précédentes, nous avons pu voir que le cortex prémoteur a été particulièrement associé à la sélection de l'action en réponse à l'intégration des informations visuomotrices en lien avec l'objectif du mouvement (Hoshi & Tanji, 2007). Cette structure cérébrale pourrait assurer la construction d'un programme moteur approprié au mouvement observé, participant ainsi à la compréhension de l'action en cours (Grafton & de C. Hamilton, 2007). Les régions du cortex temporal ont été associées au traitement de l'observation d'un mouvement biologique, avec une prédominance pour le traitement de l'intention au niveau de l'hémisphère gauche (Morris et al., 2008; Puce & Perrett, 2003). Ces méta-analyses révèlent également une implication du cortex visuel — largement activé lors du traitement des informations visuelles — et des aires temporo-occipitales, activées notamment durant l'observation passive d'un mouvement (Caspers et al., 2010) et dans la perception du mouvement humain (Grosbras et al., 2012).

### Action Observation



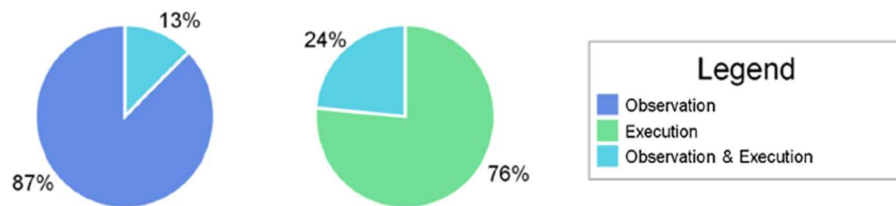
**Figure 12. Réseau de l'observation de l'action.** Représentation des résultats de la méta-analyse des activations corticales pendant l'observation de l'action. Il est à noter qu'aucune activation sous-corticale n'a été décrite dans cette méta-analyse. Figure issue de Hardwick et al. (2018).

#### 2.2.3. Comparaison avec l'exécution physique

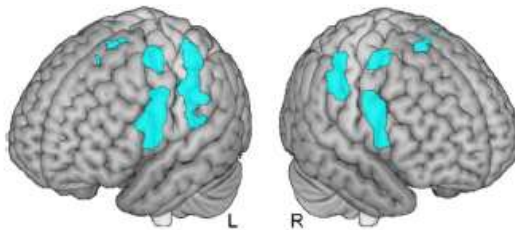
Certaines des structures cérébrales impliquées durant l'observation de l'action sont partagées avec l'exécution physique d'un mouvement. Hardwick et al. (2018) estiment par leur méta-analyse que 24% du volume de matière grise activé pendant l'exécution physique est activé pendant l'observation de l'action (Figure 13 A). Parmi les structures cérébrales

impliquées dans ces deux modalités de pratique, nous retrouvons l'aire motrice supplémentaire, les cortex prémoteurs dorsaux et ventraux, ainsi que le lobule pariétal inférieur (Figure 13 B) (Hardwick et al., 2018). Sur le plan électrophysiologique, l'observation d'une action provoque une suppression du rythme sensorimoteur mu (8 – 12 Hz), mesuré par EEG, bien que dans une proportion moindre par rapport à l'exécution d'un mouvement (Cochin et al., 1999). Cela suppose une phase de préparation du mouvement analogue entre ces deux modalités de pratique.

### A Action Observation & Movement Execution



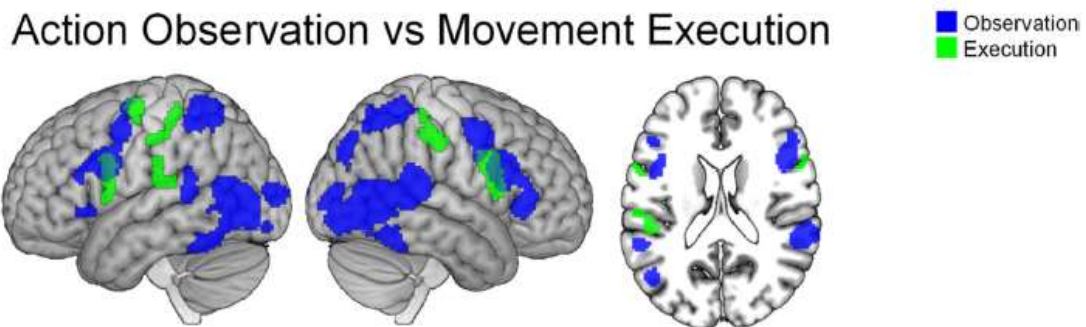
### B Action Observation $\cap$ Movement Execution



**Figure 13. Concordance des réseaux impliqués dans l'observation de l'action et l'exécution physique.** **A.** Graphique circulaire représentant les proportions du volume de matière grise partagés entre l'observation de l'action et l'exécution du mouvement. **B.** Analyse de conjonction des activations corticales représentant les activations communes entre l'observation de l'action et l'exécution physique. Figures issues de Hardwick et al. (2018).

Pourtant, de manière similaire à la comparaison entre l'imagerie motrice et l'exécution physique, l'observation de l'action engage des structures cérébrales spécifiques. L'analyse de contraste réalisée par Hardwick et al. (2018) (Figure 14) montre une prédominance du cortex sensorimoteur primaire pendant l'exécution physique alors que l'observation de l'action implique dans une proportion plus élevée le cortex prémoteur, le cortex pariétal postérieur et le cortex visuel. Ces résultats montrent que, bien que des régions cérébrales s'activant de manière commune entre ces deux modalités aient été mis en évidence, il persiste des différences en termes d'activations cérébrales. Tout comme l'imagerie motrice,

cela nous permet de supposer un encodage et un développement de la représentation d'une séquence motrice différente entre l'observation de l'action et la pratique physique.



**Figure 14. Analyse de contraste entre les régions cérébrales activées pendant l'observation de l'action et l'exécution physique d'un mouvement.** Les régions bleues et vertes correspondent respectivement aux régions spécifiquement activées pendant l'observation de l'action et l'exécution physique. Figure issue de Hardwick et al. (2018).

#### 2.2.4. Apprentissage moteur par observation de l'action

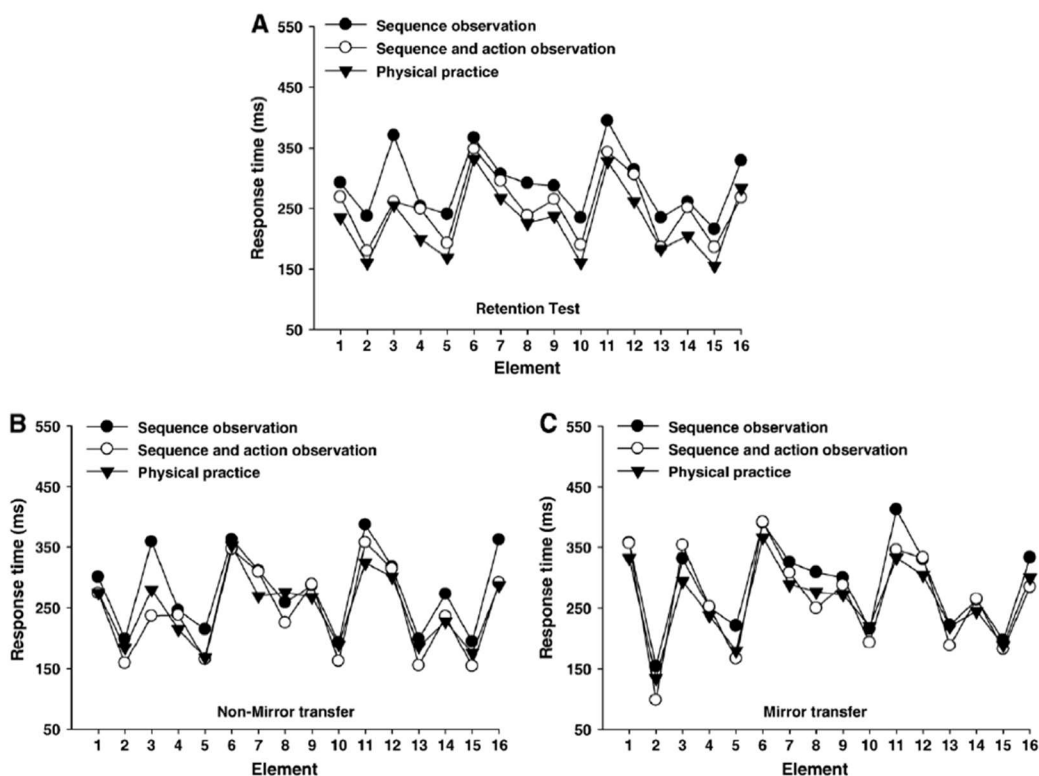
Heyes & Foster (2002) ont mis en évidence la capacité d'apprentissage par observation de l'action en utilisant une tâche de temps de réaction sériel (TRS). Un premier groupe observait un expert effectuer la tâche au cours de six blocs de pratique, un second groupe faisait office de groupe contrôle en ne pratiquant pas la séquence (ni par pratique physique, ni par observation). Leurs résultats ont montré des performances supérieures pour le groupe d'observation par rapport au groupe contrôle, soulignant qu'un apprentissage a été effectué par l'observation d'un expert. Depuis, de nombreuses études corroborent cette capacité d'apprentissage moteur par observation de l'action (Badets et al., 2006; Bird et al., 2005; Bird & Heyes, 2005; Boutin et al., 2010; Osman et al., 2005). L'amplitude de cet apprentissage par observation de l'action semble supérieure à l'observation seule des stimuli présentés sur l'écran d'ordinateur, sans accès à l'action du sujet modèle réalisant la tâche (Boutin et al., 2010). Cela suggère que l'observation de l'action met à disposition des informations supplémentaires par rapport à l'observation seule de stimuli, potentialisant l'apprentissage moteur. Bird et al. (2005) ont ajouté que l'observation de l'action permet d'apprendre implicitement une séquence motrice, contrairement à l'observation de stimuli dont l'apprentissage reposerait sur le développement de la connaissance explicite de la séquence (Kelly et al., 2003). La capacité d'apprendre implicitement par observation de l'action est en faveur d'une relative similarité avec la pratique physique. En effet, certaines études décrivent un apprentissage comparable à la



pratique physique sur des séquences motrices à 6 éléments (Bird & Heyes, 2005; Heyes & Foster, 2002). Pourtant, des différences dans les mécanismes d'acquisition ont été mises en évidence entre ces deux modalités.

Badets et al. (2006) ont constaté qu'en précisant à leur participant l'intention d'effectuer physiquement la séquence observée ou pratiquée dans un test de rétention différé, la performance des participants du groupe d'observation de l'action était supérieure. Ce bénéfice de l'intention sur la performance ne fut décrit dans leur étude que lors d'une pratique par observation de l'action et non pour les participants ayant pratiqué exclusivement physiquement. Il est à noter qu'ils ont tout de même trouvé un effet de l'intention similaire sur le temps de réaction lors du test de reconnaissance entre les deux modalités de pratique. Ce dernier test consiste à évaluer la capacité à reconnaître la séquence de mouvement précédemment pratiquée, par rapport à d'autres séquences. En outre, les performances peuvent être modulées par d'autres facteurs, comme la connaissance du résultat qui consiste à donner aux participants un retour sur leur réponse. La fréquence de ce retour peut être systématique (100% de connaissance du résultat) ou réduite (par exemple 33%, une fois tous les trois essais). La distinction entre observation de l'action et pratique physique est corroborée par un effet différent de la connaissance du résultat à fréquence réduite sur les performances pendant l'acquisition entre ces deux modalités de pratique (Badets & Blandin, 2010). Plus récemment, il a également été mis en évidence la présence d'un mécanisme de protection spécifique à l'observation de l'action permettant d'apprendre une séquence par cette modalité même si sa réalisation est interrompue sporadiquement (Badets et al., 2018). De plus, il a été montré que le degré d'apprentissage par observation de l'action sur des séquences plus longues (notamment à 12 et 16 éléments) (Badets et al., 2018; Boutin et al., 2010) ou sur un puzzle (Deakin & Proteau, 2000) a tendance à être inférieur à une pratique physique. D'une manière intéressante, il semblerait cependant que l'ajout de quelques répétitions physiques de la séquence après l'observation de l'action permette aux participants d'atteindre rapidement des performances similaires à un groupe ayant pratiqué physiquement (Boutin et al., 2010; Deakin & Proteau, 2000). Une phase de pratique physique supplémentaire permettrait de calibrer la représentation de la séquence développée par l'intégration supplémentaire d'informations motrices liées au mouvement. En outre, cet effet a été constaté dans une moindre mesure après l'observation de stimuli seuls, soulignant l'importance de l'observation de l'action pour bénéficier de la pratique physique ultérieure de manière optimale (Boutin et al., 2010).

L'étude de l'organisation hiérarchique de la séquence motrice en sous-séquences montre que l'observation de l'action et l'observation de stimuli produisent une restructuration similaire à la pratique physique (Figure 15) (Boutin et al., 2010). Cette correspondance est d'autant plus marquée qu'elle se retrouve également sur la structure de la séquence lors des tests de transfert inter-manuel visuo-spatial et moteur (Figure 15). En accord avec l'hypothèse d'une restructuration de la séquence en début de pratique majoritairement dépendante des informations visuo-spatiales (Albouy, King, et al., 2013; Bapi et al., 2006; Pammi et al., 2012), ces résultats montrent que l'observation de l'action, de stimuli ou la pratique physique induisent un codage en sous-séquences similaire (Boutin et al., 2010). Bien que certaines caractéristiques développées lors d'un apprentissage par observation de l'action soient similaires à celles développées par pratique physique, il subsiste néanmoins des différences dans les mécanismes d'acquisition. Il reste à étudier l'incidence de ces similitudes et distinctions sur les capacités de généralisation après un apprentissage moteur par observation de l'action.



**Figure 15. Transfert inter-manuel de l'organisation hiérarchique de la séquence selon la modalité d'apprentissage.** Temps de réponse par éléments, représentant la structuration de la séquence après un apprentissage par pratique physique (triangles noirs ▼), observation de l'action et stimuli (ronds blancs ○) et observation de stimuli seuls (ronds noirs ●) réalisée avec l'effecteur ayant pratiqué (A), sur un test de transfert inter-manuel visuo-spatial (B), et sur un test de transfert inter-manuel moteur (C). La structuration de la séquence reste indépendante de la modalité d'acquisition pour les trois phases de test. Figures issues de Boutin et al. (2010).

### **2.2.5. Capacité de généralisation**

Heyes & Foster (2002) ont évalué la résistance de l'apprentissage face à des modifications motrices ou perceptuelles de la tâche. Après un apprentissage par observation de l'action, ils ont modifié leur tâche en demandant à leurs participants de reproduire la séquence physiquement avec le pouce (un autre effecteur), induisant une perturbation dite motrice ; ou de répondre à des stimuli présentés verticalement, induisant une perturbation dite perceptuelle. Ils ont pu remarquer que les participants dégradaient leurs performances majoritairement lors de la perturbation motrice contrairement à la perturbation perceptuelle. Les performances restaient stables tant que l'effecteur n'était pas modifié. Ainsi, l'apprentissage semble être ici spécifique à l'effecteur ayant pratiqué. Ces résultats ont été répliqués par Bird & Heyes (2005). De plus, ils ont étudié avec plus de précision la capacité de transfert de l'apprentissage induit par observation de l'action, en effectuant un test de transfert inter-manuel moteur et visuo-spatial. Ils ont constaté que l'apprentissage a pu être transféré vers un autre effecteur selon des coordonnées motrices, mais que le transfert visuo-spatial était similaire au groupe contrôle. Ainsi, ces deux études sont en faveur du développement d'une représentation dépendante de l'effecteur au cours de l'apprentissage par observation de l'action d'une séquence à 6 éléments (Bird & Heyes, 2005; Heyes & Foster, 2002). En utilisant un paradigme similaire mais avec une séquence plus longue à 8 éléments pratiquée avec la main droite dominante, Osman et al. (2005) ont souligné l'absence de transferts inter-manuel visuo-spatial et moteur efficaces après observation de l'action. Cela suggère une forte dépendance de l'apprentissage à l'effecteur ayant été observé lors de la pratique par observation de l'action, alors que l'observation de stimuli seuls (sans observation de l'effecteur réalisant la séquence) a favorisé le développement d'une représentation indépendante de l'effecteur. Le développement d'une représentation dépendante de l'effecteur semble nécessiter l'observation de l'action (du mouvement) en question de manière à intégrer les informations motrices. Tel que suggéré par Osman et al. (2005), il est à noter que les capacités de transfert inter-manuel peuvent être asymétriques selon le caractère dominant ou non de l'effecteur ayant pratiqué, de la même manière qu'après une pratique physique (Kovacs, Mühlbauer, et al., 2009; Land et al., 2016; Sakai et al., 2003).

Ce développement d'une représentation dépendante de l'effecteur par observation de l'action apparaît discordante avec les résultats de Boutin et al. (2010). Dans cette étude, l'observation de l'action d'une séquence à 16 éléments a induit une capacité de transfert

inter-manuel visuo-spatial supérieure au transfert moteur, évoquant un développement d'une représentation indépendante de l'effecteur. Comme mentionné pour un apprentissage par pratique physique, la différence de résultat avec Osman et al. (2005) pourrait s'expliquer par la complexité de la séquence utilisée, ces derniers ayant utilisé une séquence à 8 éléments. Boutin et al. (2010) ont proposé que l'apprentissage a pu être plus avancé que sur une séquence à 16 éléments, résultant en une plus grande dépendance de l'effecteur dans les résultats de Osman et al. (2005). En effet, en accord avec l'hypothèse d'une relative équivalence fonctionnelle entre l'exécution physique et l'observation de l'action, l'encodage selon des coordonnées visuo-spatiales ou motrices pourrait alors être modulé par des conditions similaires. Toutefois, sans aucune exécution physique préalable – et donc sans calibration motrice – il semblerait que les capacités de transfert visuo-spatial soient supérieures aux capacités de transfert moteur après observation de l'action (Gruetzmacher et al., 2011). Ajouté au fait que l'observation de l'action semble davantage reposer sur des mécanismes perceptifs que moteurs (Badets et al., 2018), nous pouvons supposer que cette modalité d'apprentissage favorise davantage le développement d'une représentation indépendante de l'effecteur.

La comparaison des performances sur une séquence aléatoire non pratiquée avant et après un apprentissage par pratique physique et par observation de l'action nous montre une augmentation générale de la vitesse d'exécution pour les deux groupes (Boutin et al., 2010). Ainsi, cela nous permet de suggérer que, tout comme la pratique physique (Krakauer et al., 2019), l'apprentissage par observation de l'action est généralisable vers une nouvelle séquence non pratiquée, avec cependant une ampleur réduite pour cette dernière modalité (Boutin et al., 2010).

En résumé, une équivalence fonctionnelle semble exister entre l'observation de l'action et la pratique physique. Cette similarité peut être appréciée par l'engagement de certaines structures cérébrales communes ; la capacité d'induire un apprentissage sur une séquence motrice avec un développement d'une organisation hiérarchique similaire de la séquence en sous-séquences ; la capacité d'apprendre implicitement ou de développer la connaissance explicite de la séquence. Cependant, l'amplitude de l'apprentissage semble être légèrement inférieure à la pratique physique, bénéficiant de l'ajout de cette dernière pour calibrer les représentations développées. L'observation de l'action se présente également comme une modalité d'apprentissage moteur reposant majoritairement sur des

mécanismes perceptifs (contrairement à la pratique physique alliant la perception et l'action) et favorisant le développement d'une représentation indépendante de l'effecteur.

### **2.3. Application**

L'utilisation de modalités d'apprentissage différentes de la pratique physique classique présente certains avantages. L'imagerie motrice et l'observation de l'action ne nécessitent pas de réalisation physique du mouvement, bien qu'elles semblent bénéficier de l'ajout de pratique physique, de manière à calibrer les informations acquises avec les retours sensoriels (Bonassi et al., 2017; Boutin et al., 2010; Deakin & Proteau, 2000). Cette absence de mouvement présente un intérêt certain, réduisant drastiquement le risque de blessures physiques et les ressources énergétiques demandées (Badets & Blandin, 2010). De par l'engagement de structures cérébrales similaires et par les bénéfices que ces modalités peuvent apporter sur les performances d'une tâche motrice, elles ont été proposées dans le cadre de programmes de réhabilitation sur des populations présentant des déficits des fonctions du mouvement suite à une chirurgie (Schott et al., 2013), à une immobilisation d'un membre (Frenkel et al., 2014; Stenekes et al., 2009), à des troubles moteurs après accident vasculaire cérébral (Buccino, 2014; Celnik et al., 2008; Guerra et al., 2017) ou encore sur une population atteinte de la maladie de Parkinson (Buccino, 2014; Caligiore et al., 2017). L'utilisation conjointe de ces deux modalités d'apprentissage semble être d'autant plus bénéfique (Bek et al., 2019; Eaves et al., 2016). L'imagerie motrice et l'observation de l'action trouvent également une utilité dans le milieu sportif (Di Rienzo et al., 2016; P. S. Holmes & Collins, 2001; Ladda et al., 2021). Elles permettraient notamment de potentialiser l'apprentissage tout en développant des aspects complémentaires à la pratique physique, de manière à favoriser les capacités de transfert par exemple. Ainsi, la compréhension des mécanismes sous-jacents à l'apprentissage d'une habileté motrice par imagerie motrice et observation de l'action trouve son intérêt dans le développement de programmes de réhabilitation et d'entraînement dans des milieux cliniques et sportifs.

Pour conclure cette section sur les modalités d'apprentissage moteur, bien que de nombreuses similarités existent entre la pratique physique, l'imagerie motrice et l'observation de l'action, il subsiste des différences dans les mécanismes sous-jacents à l'acquisition d'une habileté motrice. Le phénomène d'apprentissage ne se limite pas à la seule pratique de la tâche motrice. A la suite de la phase d'acquisition, la trace mnésique

acquise est soumise à des processus de consolidation dépendant du temps et du sommeil. L'objectif de la prochaine partie de cette revue de littérature sera donc d'étudier le devenir de la trace mnésique acquise par ces trois modalités de pratique et les mécanismes de consolidation survenant pendant la journée et le sommeil.



# Chapitre 3

## Consolidation de la mémoire

L'apprentissage d'une séquence motrice induit l'encodage d'une représentation de celle-ci en mémoire. Au niveau neurophysiologique, cette représentation en mémoire est considérée comme un réseau de connexion neuronal, qui doit être réactivé pour se souvenir de l'événement en question (Abraham & Robins, 2005). L'encodage et la mémorisation à long terme sont alors attribués à la configuration et aux poids des connexions synaptiques développées. La représentation de la séquence acquise au cours de la pratique est stockée sous la forme de connexions synaptiques entre plusieurs structures cérébrales, dont l'ensemble sera désigné par ce qu'on appellera la trace mnésique. Cette dernière est alors labile, modifiable et sujette aux interférences. Elle subira tout un processus de consolidation en fonction du temps et du sommeil. Le résultat comportemental finalement observé dépendra des conditions auxquelles la trace mnésique aura été soumise pendant et après l'apprentissage. Cette section de la revue de littérature a pour objectif de dresser l'état de l'art concernant les processus de consolidation de la trace mnésique et les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents pendant le sommeil.

### **3.1. Instabilité de la trace mnésique**

Peu de temps après la phase de pratique, la mémoire acquise est sensible à des perturbations. Ces perturbations peuvent induire une amnésie rétrograde, par une cascade de processus d'inhibition de synthèse protéique, résultant en la perte ou l'inaccessibilité de la trace mnésique (Robertson, 2018; Ryan et al., 2015). L'acquisition de plusieurs traces mnésiques successives peut induire des interférences entre elles, qui pourraient être causées par un chevauchement des circuits neuronaux engagés (Robertson, 2012). Par exemple, les neurones de l'hippocampe sont activés pendant la formation d'une trace mnésique. Cet ensemble de neurones se chevauche entre la formation de plusieurs traces mnésiques si elles se succèdent, provoquant des interférences d'encodage pour chacune d'elles. Il a été suggéré que l'instabilité de la trace mnésique ne soit pas simplement délétère, mais qu'elle puisse favoriser les capacités de généralisation (Robertson, 2018). Mosha & Robertson (2016) ont utilisé un paradigme s'intéressant aux transferts des apprentissages



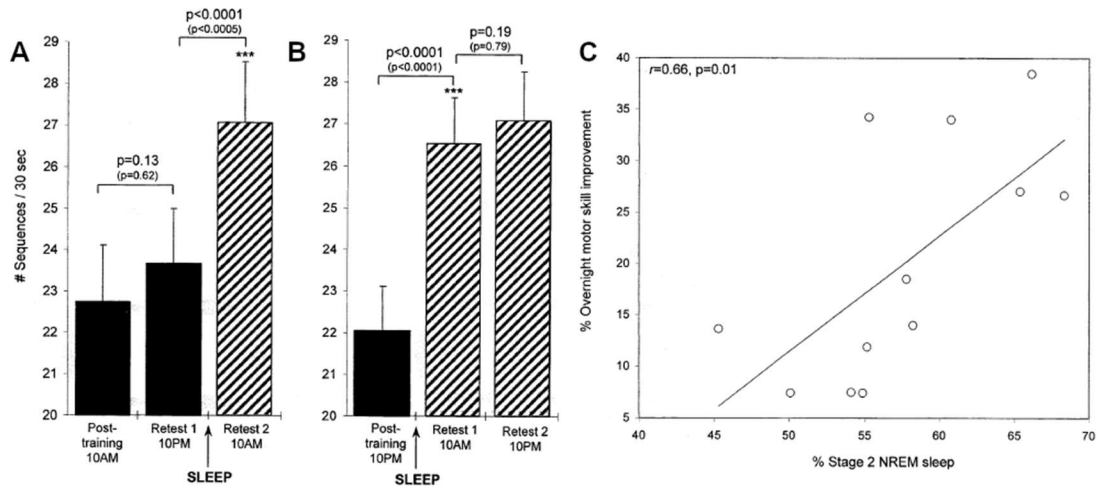
d'une séquence motrice vers une tâche de mémorisation de mots, et inversement. Les auteurs ont pu observer qu'en réduisant les interférences entre les deux tâches (par exemple, en allongeant le temps entre les deux tâches) le transfert d'une tâche vers l'autre se réduisait. Corroborant cette hypothèse, une quantité de pratique élevée (supposée stabiliser davantage la trace mnésique) réduit les capacités de transfert (Shibata et al., 2017). Il semble donc exister un temps fini durant lequel les traces mnésiques sont instables et sujettes à interférence ou à se généraliser. Par exemple, une trace mnésique semble pouvoir être détériorée par l'utilisation de stimulation magnétique transcrânienne (TMS) dans un intervalle de temps proche de son acquisition, et non 6 h après (Muellbacher et al., 2002). La trace mnésique a donc subi un processus de consolidation pendant cette période. De par la différence des mécanismes d'acquisition de la trace mnésique entre la pratique physique, l'imagerie motrice et l'observation de l'action, il est envisageable que des différences en termes de susceptibilité aux interférences et de consolidation soient présentes.

### **3.2. Consolidation de la mémoire**

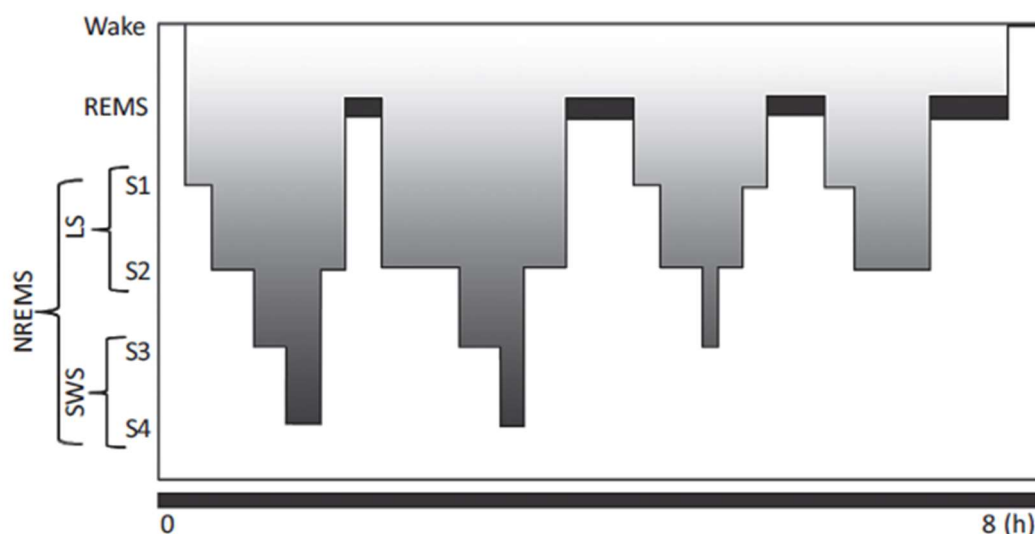
#### **3.2.1. Consolidation par le sommeil**

La consolidation de la mémoire consiste au passage d'une trace mnésique récemment acquise et encore labile vers un état stable et plus robuste stocké en mémoire à long terme (Doyon et al., 2018). Dans la littérature, nous pouvons distinguer deux types de processus de consolidation, l'un dépendant simplement du passage du temps, et l'autre s'opérant spécifiquement pendant le sommeil. Walker et al. (2002) ont démontré expérimentalement ce processus de consolidation des apprentissages moteurs au cours du sommeil, ne dépendant pas du simple passage du temps ou encore du rythme chronobiologique. Dans cette étude, ils ont testé un groupe de participants sur une séquence motrice le matin à l'issue de la phase d'acquisition, le soir 12 heures après (période incluant de l'éveil), puis à nouveau le lendemain 12 heures après le premier test (période incluant du sommeil). Ils ont observé un gain de performance significatif après le sommeil (Figure 16 A). Afin de confirmer la cause de cette plus-value en termes de performance, un groupe de participants a pratiqué la séquence le soir, puis a été testé le lendemain matin 12 heures après la fin de l'acquisition (période incluant du sommeil), puis à nouveau le lendemain soir 12 heures après le premier test (période incluant de l'éveil). Encore une fois, le gain de performance s'est produit à l'issue de la période de sommeil, mais pas après la période d'éveil (Figure 16 B). Cette forme d'apprentissage lent est supposé nécessaire pour le maintien de la trace mnésique et son

stockage en mémoire à long terme (Doyon et al., 2018). De plus, Walker et al. (2002) ont évalué l'implication des stades du sommeil sur cette consolidation de la mémoire. Le sommeil se structure en plusieurs stades dépendant de certains processus physiologiques sous-jacents : le sommeil lent léger comprenant le stade 1 et le stade 2, le sommeil lent profond avec le stade 3 (aussi appelé sommeil à ondes lentes), et le sommeil paradoxal (Figure 17).



**Figure 16. Effet bénéfique du sommeil sur les performances d'une tâche motrice séquentielle.** (A) Les participants ont été testés sur une séquence motrice le matin à l'issue de la phase d'acquisition, le soir 12 heures après la fin de l'acquisition (Retest 1 ; période incluant de l'éveil), puis à nouveau le lendemain 12 heures après le premier test (Retest 2 ; période incluant du sommeil). (B) Les participants ont été testés sur la séquence le soir à l'issue de la phase d'acquisition, puis ont été testés le lendemain matin 12 heures après la fin de l'acquisition (Retest 1 ; période incluant du sommeil), puis à nouveau le lendemain soir 12 heures après le premier test (Retest 2 ; période incluant de l'éveil). Dans les deux cas, le gain de performance s'est produit à l'issue de la période de sommeil, mais pas après la période d'éveil. La figure de droite (C) montre une relation positive entre le pourcentage de stade 2 du sommeil et les gains de performance exprimés après la phase de sommeil. Figures issues de Walker et al. (2002).



**Figure 17. Hypnogramme d'un individu type.** Ce graphique représente la structure typique du sommeil chez un individu et la variation des stades du sommeil pendant une nuit de 8 heures. De haut en bas, les stades du sommeil correspondent à l'éveil (Wake), au sommeil paradoxal (REMS ; Rapid Eye Movement Sleep), au sommeil lent (NREMS ; Non-Rapid Eye Movement Sleep) comprenant le sommeil lent léger (LS ; Light Sleep) dissociable en son stade 1 (S1) et 2 (S2), le sommeil lent profond (SWS ; Slow-Wave Sleep) aussi appelé sommeil à ondes lentes, dissociable en son stade 3 (S3) et 4 (S4). Il est à noter que le stade 3 et 4 ne sont pas constamment séparés et qu'il est commun de les regrouper sous un même stade 3. Figure issue de Genzel et al. (2014).

Les auteurs ont rapporté une relation positive entre les gains de performance après le sommeil et la durée du stade 2 du sommeil lent léger (Figure 16 C) (Walker et al., 2002). Dans une précédente étude, Stickgold et al. (2000) ont proposé un modèle de consolidation de la mémoire dépendant du stade 3 du sommeil de début de nuit, également appelé sommeil à ondes lentes (< 4 Hz), et du sommeil paradoxal de fin de nuit. En effet, il a souvent été suggéré que le sommeil paradoxal présente un lien avec la consolidation des apprentissages pendant le sommeil (Rasch & Born, 2013). Néanmoins, la capacité d'exprimer des gains après le sommeil reste possible sans occurrence du sommeil paradoxal (King et al., 2017; Korman et al., 2007). Ainsi, deux hypothèses majeures se démarquent : l'hypothèse du double processus et l'hypothèse séquentielle (Rasch & Born, 2013). La première propose que les sommeils lent et paradoxal partagent le rôle de consolidation de la mémoire, avec une spécificité sur le type de mémoire consolidé. Le sommeil lent favoriserait la consolidation des apprentissages déclaratifs (explicites), alors que le sommeil paradoxal serait impliqué dans celle des apprentissages procéduraux (implicites). Cette hypothèse est disputée par la seconde, proposant la nécessité d'une succession cyclique de sommeil lent et paradoxal pour favoriser la consolidation de la mémoire. Ainsi, bien que le sommeil paradoxal puisse avoir un rôle non négligeable sur la consolidation des apprentissages (Diekelmann & Born,

2010; King et al., 2017; Rasch & Born, 2013), nous allons ici nous intéresser au sommeil lent et plus spécifiquement au stade 2 du sommeil, dont l'effet bénéfique a été corroboré récemment par de nombreuses études (Boutin et al., 2018; Doyon, Korman, et al., 2009; Fogel et al., 2017; Genzel et al., 2014; Korman et al., 2007; Nishida & Walker, 2007; Rasch & Born, 2013; Walker et al., 2002). Le sommeil n'est pas astreint à devoir prendre place rapidement après la phase d'acquisition pour résulter en l'expression significative de gains de performance (Walker et al., 2003), tant qu'il survient le même jour (Fischer et al., 2002). L'amplitude des gains exprimés après le sommeil semble être d'autant plus importante que le temps de sommeil est long en termes de durée (Lahl et al., 2008; Stickgold et al., 2000) ou en termes de nombre de nuit (Walker et al., 2003). Mais l'effet bénéfique du sommeil sur les apprentissages moteurs a pu également être rapporté pendant des siestes en journée (Albouy, Fogel, et al., 2013; Doyon, Korman, et al., 2009; Nishida & Walker, 2007), même très courtes (6 minutes) (Lahl et al., 2008). Il n'est d'ailleurs pas exclusif à la tâche pratiquée mais peut s'exprimer au travers des capacités de généralisation. Albouy, Fogel, et al. (2013) ont notamment pu montrer que le sommeil pendant une sieste favorisait la consolidation d'une représentation visuo-spatiale (allocentrique) de la séquence.

La consolidation dépendante du sommeil peut prendre la forme d'une augmentation des performances, mais aussi d'une résistance aux interférences (Korman et al., 2007). La pratique d'une tâche interférente 2 heures après l'acquisition de la première tâche semble perturber les gains induits par le sommeil, contrairement à une tâche interférente exécutée 8 heures après (Korman et al., 2007). L'ajout d'une période de sieste entre la pratique d'une première tâche et d'une seconde tâche interférente permet de protéger la première trace mnésique acquise en évitant la perte de performance induite par l'interférence, en plus de restaurer l'expression des gains induits par la nuit. Cependant, il a été suggéré que l'amélioration des performances après le sommeil serait en réalité due à d'autres facteurs (Rickard et al., 2008), et que le rôle de la consolidation dépendante du sommeil serait de stabiliser la trace mnésique (Nettersheim et al., 2015). Par exemple, en évaluant les performances 5 min, 30 min, et 4 h après l'apprentissage d'une séquence motrice, Hotermans et al. (2006) ont observé une rapide forme de consolidation avec un gain de performance conséquent peu de temps après la phase d'acquisition, et diminuant au cours de la journée. Ce phénomène de « early boost » a été répliqué par Nettersheim et al. (2015), en ajoutant également une phase de sommeil après 30 minutes. Leurs résultats montrent

que les performances dues au « early boost » ont été stabilisées, là où l'absence de sommeil les a diminuées. Cet effet *early boost* pourrait être simplement la conséquence d'une diminution de la fatigue accumulée par la pratique, ou le témoin d'une consolidation précoce de la trace mnésique. En outre, sa présence a également été montrée après un apprentissage par imagerie motrice, et l'ajout de TMS inhibitrices au niveau du cortex sensorimoteur primaire perturbe cet effet (Debarnot, Clerget, et al., 2011; Hotermans et al., 2008). En lien avec la consolidation précoce des apprentissages moteurs, Bönstrup et al. (2019) ont récemment démontré la mise en place de mécanismes de consolidation pendant la phase de pratique, et plus précisément pendant les pauses entre les blocs de répétition. Ces micro-gains en dehors de la pratique constituaient la majorité des gains observés pendant la phase d'apprentissage.

Le sommeil semble donc jouer un rôle non négligeable dans les processus de maturation de la trace mnésique permettant sa consolidation et sa rétention à long terme. Nous avons pu voir que le sommeil durant une sieste ou pendant la nuit favorisait la stabilisation des performances et éventuellement permettait l'expression de gains de performance sur la tâche pratiquée et sur les capacités de généralisation. Cependant, des spécificités quant aux effets du sommeil sur la consolidation de la mémoire peuvent subvenir selon la modalité d'acquisition de la trace mnésique et le paradigme d'apprentissage utilisé.

### **3.2.2. Effets de la pratique sur les processus de consolidation**

D'après Robertson (2009), l'étude des mécanismes de consolidation de la mémoire dépendent et passent par la compréhension des mécanismes d'encodage de celle-ci. En effet, le type d'apprentissage et les modalités utilisées engendrent une expression différente de la consolidation de la mémoire. Par exemple, le caractère explicite ou implicite de l'apprentissage semble influencer la contribution du sommeil dans la consolidation de la mémoire (Diekelmann & Born, 2010; Robertson et al., 2004). En promouvant la connaissance explicite de la séquence pratiquée, ou au contraire en la maintenant implicite, Robertson et al. (2004) ont pu observer un effet spécifique du sommeil sur les gains développés après la pratique. La connaissance explicite a résulté en l'expression de gains corrélés avec la durée du sommeil lent. Au contraire, les gains exprimés après une pratique implicite ont été simplement dépendants du temps et n'ont pas nécessité de phase de sommeil. En plus du caractère explicite, les gains dépendant du sommeil semblent être d'autant plus importants

que la tâche est complexe (Kuriyama et al., 2004). L'amplitude de ces gains a été par exemple décrite comme plus importante pour une séquence à 9 éléments effectuée à 2 mains qu'une séquence à 5 éléments réalisée à une main. Cela pourrait supposer que l'effet du sommeil est majoré lorsque le potentiel de plasticité est élevé. Par l'analyse des temps de réponse par éléments (unités de mouvement), il semblerait également que les temps de concaténation – correspondant aux temps de réponse d'un élément plus élevé que les éléments adjacents, et donc au début d'une sous-séquence – sont plus sensibles aux effets du sommeil (Kuriyama et al., 2004). Le codage et la consolidation de la représentation de la séquence semble dépendre de la quantité de pratique pendant la phase d'acquisition (Boutin et al., 2011). Une pratique courte induit une consolidation d'une représentation indépendante de l'effecteur, à l'inverse d'une pratique prolongée induisant la consolidation d'une représentation dépendante de l'effecteur. La consolidation d'une tâche motrice séquentielle en mémoire à long terme semble donc dépendre des conditions initiales de pratique lors de son acquisition.

Ces précédents résultats montrent que les gains liés au sommeil peuvent être spécifiques selon les mécanismes d'apprentissage de la tâche motrice, ce qui laisse supposer une implication du sommeil potentiellement différente selon une pratique physique, par imagerie motrice ou par observation de l'action. Une nuit de sommeil ou une sieste, même d'une dizaine de minutes après un apprentissage par imagerie motrice semble avoir un effet bénéfique sur les performances (Debarnot, Castellani, et al., 2011; Debarnot, Creveaux, Collet, Doyon, et al., 2009; Debarnot, Creveaux, Collet, Gemignani, et al., 2009). D'une manière intéressante, une pratique par imagerie motrice sur une tâche de pointage a engendré des gains de performance après le sommeil, alors qu'une pratique physique a résulté en une stabilisation de la performance (Debarnot, Creveaux, Collet, Gemignani, et al., 2009). Cette distinction montre que les effets spécifiques du sommeil sont en lien avec les différents processus engagés par ces deux modalités de pratique en acquisition. Une possible explication serait que les participants ayant pratiqué par imagerie motrice ont pu se focaliser sur un apprentissage allocentré, lié directement à la position spatiale de l'objectif (i.e., apprentissage selon des coordonnées visuo-spatiales), particulièrement sensible aux effets du sommeil (Albouy, Fogel, et al., 2013; Debarnot, Creveaux, Collet, Gemignani, et al., 2009). Par ailleurs, les gains de performance liés au sommeil suivent une relation positive avec la complexité de la tâche pratiquée par imagerie motrice (Debarnot et al., 2012). Dans cette même étude, les auteurs ont également pu rapporter un effet du sommeil sur les

temps de concaténation de la séquence, avec une meilleure amélioration liée au sommeil des temps de mouvement des éléments les plus lents de la séquence après une pratique par imagerie motrice.

La trace mnésique acquise par observation de l'action semble être également sensible aux processus de consolidation. Il a été suggéré par Van Der Werf et al. (2009) qu'un apprentissage par observation de l'action nécessite une phase de sommeil succédant à la pratique pour consolider la mémoire. Les auteurs ont comparé deux groupes expérimentaux, tous deux pratiquant par observation de l'action. Les participants ayant pratiqué 12 heures avant la phase de sommeil n'ont pas exprimé d'amélioration des performances, contrairement aux participants ayant pratiqué le soir. Pourtant dans une étude plus récente, la pratique par observation de l'action a conduit à l'expression de gains 24 heures après la phase d'acquisition, bien que la phase de sommeil ne succédait pas à la pratique (Hesseg et al., 2016). Enfin, Trempe et al. (2011) n'ont pas rapporté de gains de performance notables par le sommeil après un apprentissage par observation de l'action mais plutôt une stabilisation de la performance. Bien que ces résultats semblent discordants, l'ajout de tâches interférentes physiques ou observées permet de les préciser en montrant des interactions différentes selon la modalité d'acquisition initiale (Hesseg et al., 2016; Trempe et al., 2011). Le fait d'ajouter une tâche interférente d'observation après une pratique physique n'a pas perturbé les gains exprimés 24 heures après (Hesseg et al., 2016). En accord avec l'hypothèse que les interférences se produisent lorsqu'il existe un chevauchement entre les circuits neuronaux mis en jeu (Robertson, 2012), cela supposerait que la trace mnésique acquise par pratique physique ne soit pas affectée par l'observation subséquente et donc qu'elle repose sur des circuits neuronaux différents. De plus, l'apprentissage par observation d'une séquence interférente 8 heures après la pratique par observation de la première séquence semble perturber l'acquisition de cette dernière (interférence rétrograde), contrairement à son ajout 5 minutes après (Trempe et al., 2011). L'inverse a été rapporté en pratiquant physiquement les deux séquences, également avec 5 minutes ou 8 heures d'intervalle (Trempe et al., 2011). Ces résultats montrent que l'observation de l'action induit l'acquisition d'une trace mnésique reposant sur des circuits neuronaux distincts et sensibles à des processus de consolidation différents de la pratique physique. Cependant, ces trois expérimentations présentent des paradigmes et des quantités de pratique différents, dont semblent dépendre les processus de consolidation de la mémoire (Boutin et al., 2011). Il paraît difficile de préciser le rôle du sommeil devant ces

résultats discordants, en plus du fait qu'aucun enregistrement et contrôle direct du sommeil n'a été réalisé dans ces expérimentations. Ainsi, l'effet spécifique du sommeil sur la consolidation des apprentissages moteurs acquis par observation de l'action nécessite une investigation directe et mesurable par EEG durant le sommeil.

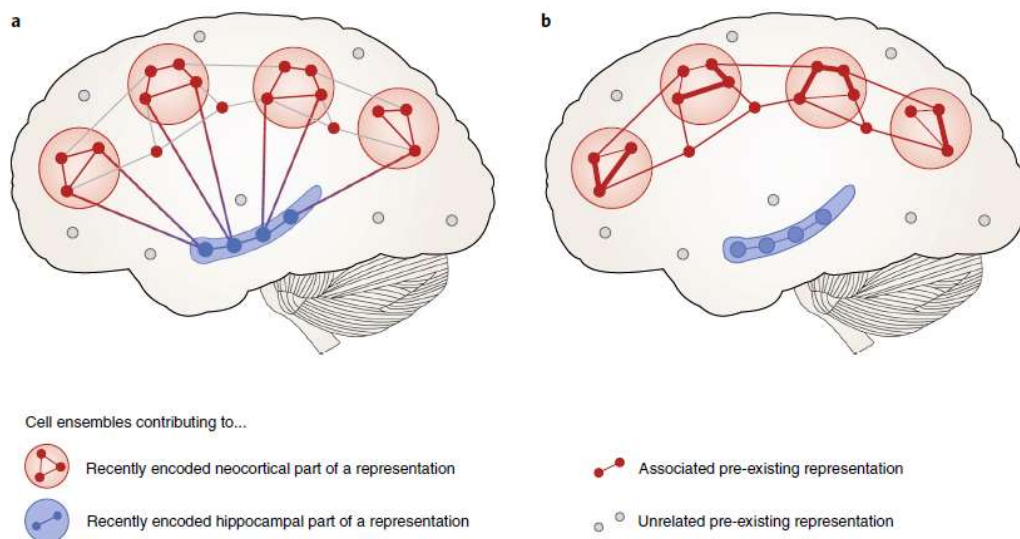
### **3.2.3. Mécanismes neurophysiologiques de la consolidation de la mémoire pendant le sommeil**

La formation de la mémoire est considérée comme un processus durant lequel l'activité neuronale de circuits spécifiques favorise des modifications synaptiques durables (Diekelmann & Born, 2010). La consolidation de la mémoire pendant le sommeil dépend ainsi d'une réactivation des circuits neuronaux de manière à les réorganiser (Robertson, 2009) et du phénomène de plasticité synaptique, considéré comme essentiel au stockage de l'information (Kandel, 2001). Un modèle de consolidation proposé se base sur l'existence de deux systèmes de mémoire (Diekelmann & Born, 2010; Klinzing et al., 2019; Rasch & Born, 2013). Le premier système, aussi appelé mémoire à court terme, permet un apprentissage rapide, et un stockage temporaire de l'information en mémoire. L'autre système, appelé la mémoire à long terme, permet de conserver les informations de manière plus durable, et d'induire un apprentissage à un rythme plus lent. Initialement, l'encodage est supposé se développer dans les deux systèmes de manière parallèle. La répétition de la tâche motrice induit des modifications de l'activité neuronale dans les structures cérébrales composant ces deux systèmes. Par exemple, dans le cas d'une tâche motrice séquentielle, les interactions dynamiques entre les deux systèmes et la réorganisation subséquente des réseaux neuronaux par la répétition de la tâche sont supposées être nécessaires à l'établissement d'une représentation optimale de la séquence (réorganisation en sous-séquences) (Doyon et al., 2018). D'une manière similaire, pendant la période de consolidation, la trace mnésique acquise va se réactiver de manière répétée dans la mémoire à court terme, ce qui provoque parallèlement des réactivations dans la mémoire à long terme. Ainsi, la trace mnésique nouvelle acquise va progressivement se redistribuer entre les deux types de système et se renforcer dans la mémoire à long terme. La présence et l'interaction entre deux systèmes dans ce modèle a mené à son appellation de « consolidation systémique active ». D'une manière générale, il est supposé que les stockages à court et long terme sont respectivement liés aux structures hippocampiques (en particulier pour les apprentissages explicites) et corticales (Diekelmann & Born, 2010). En



outre, les réactivations neuronales sont supposées critiques pour la consolidation de la mémoire (Genzel & Robertson, 2015). Ces réactivations prennent place notamment pendant le sommeil lent et sont supposées redistribuer la mémoire stockée dans l'hippocampe vers les régions corticales (Figure 18). D'une manière intéressante, il est possible de réactiver les circuits neuronaux en lien avec la tâche apprise par des stimuli externes. Par exemple, à l'aide d'un paradigme de réactivation ciblée de la mémoire (targeted memory reactivation – TMR), la présentation d'une odeur pendant l'apprentissage d'une tâche puis sa redistribution pendant le stade 2 du sommeil lent léger induit une réactivation de l'hippocampe et favorise l'expression de gains de performance (Laventure et al., 2016).

**Figure 18. La consolidation systémique.** Lors de l'encodage initial, la représentation de la mémoire

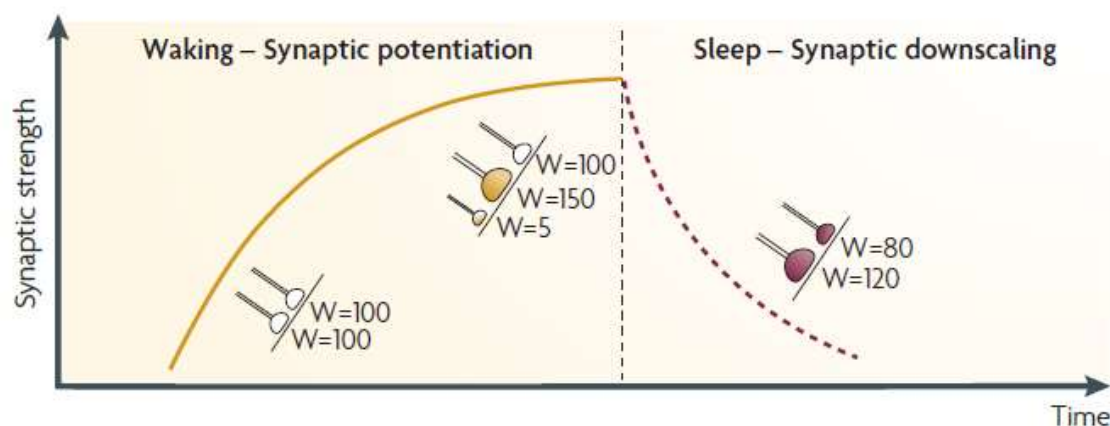


est distribuée au niveau de l'hippocampe (en bleue) et du néocortex (en rouge). **(a)** Ces deux sites de systèmes de l'information en mémoire sont connectés entre eux. Lorsque les ensembles neuronaux de l'hippocampe sont réactivés pendant le sommeil, cela provoque la réactivation simultanée des projections corticales. **(b)** Progressivement, la représentation de la trace mnésique dans le néocortex va se réorganiser en créant, consolidant ou dégradant certaines connexions. La dépendance du néocortex à l'hippocampe va alors progressivement diminuer, aboutissant à une représentation stable de la trace mnésique en mémoire à long terme et stockée dans le néocortex. Figures issues de Klinzing et al. (2019).

La consolidation systémique active implique une réorganisation des connexions entre les circuits neuronaux et une redistribution de la connectivité synaptique des circuits contenant la mémoire encodée (Diekelmann & Born, 2010). Cette réorganisation synaptique, aussi appelée plasticité synaptique, induit un maintien ou une augmentation de la contribution des autres synapses (Diekelmann & Born, 2010; Klinzing et al., 2019), ou à

l'inverse une fragilisation de certaines synapses de l'ensemble neuronal (Tononi & Cirelli, 2014). Le sommeil favorise cette plasticité synaptique selon divers mécanismes neurochimiques favorisant une potentialisation ou une dépression à long terme des synapses (Rasch & Born, 2013). La potentialisation à long terme traduit l'augmentation persistante de l'efficacité synaptique, à l'inverse de la dépression à long terme qui traduit une réduction durable. La consolidation synaptique reflète le renforcement de la trace mnésique à l'échelle des synapses, et la potentialisation à long terme est considérée comme un élément clef de cette forme de consolidation (Diekelmann & Born, 2010). La consolidation systémique est donc étroitement liée à la consolidation synaptique. Cependant, il est encore incertain si le sommeil potentialise de nouvelles synapses ou si son rôle est de maintenir la potentialisation induite pendant la journée (Diekelmann & Born, 2010; Raven et al., 2018). Parallèlement est également proposée l'hypothèse de l'homéostasie synaptique (Tononi & Cirelli, 2014). Le sommeil permettrait de réduire l'accumulation de nouvelles synapses acquises pendant la journée par le retour à un état de base, disponible pour de nouvelles acquisitions le lendemain (Figure 19). Le sommeil servirait alors à réduire la force synaptique à un niveau acceptable en termes d'énergie et de volume tissulaire, ce qui permettrait de laisser place à un encodage futur et à la production de nouvelles synapses (Diekelmann & Born, 2010; Rasch & Born, 2013).

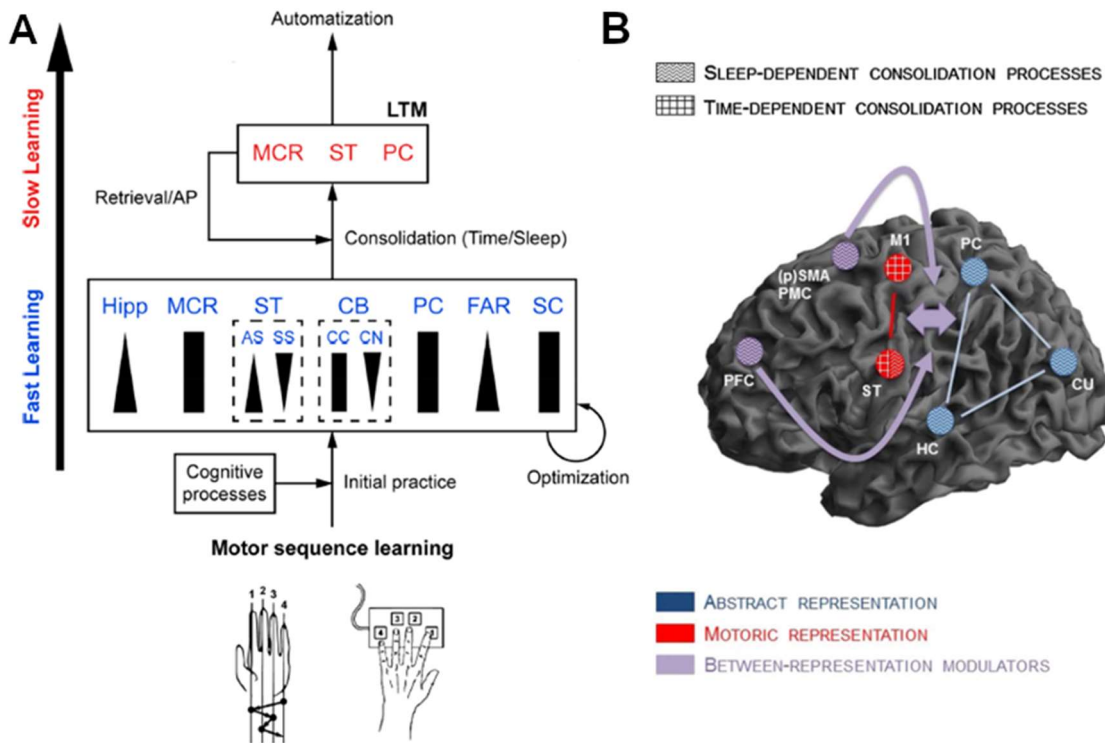
**Figure 19. L'hypothèse de l'homéostasie synaptique.** Au cours de l'éveil (courbe jaune), les synapses sont potentialisées, résultant en une augmentation de la force synaptique ( $W$ ; représentant le poids



de la synapse dans le circuit neuronal). Le rôle du sommeil sera alors d'élaguer ou de réduire la force des synapses (courbe bordeaux) de manière à ne garder que celles ayant le plus de poids. Ce processus permet de revenir à un état de base avec de la capacité énergétique et tissulaire afin de créer de nouvelles synapses pour de nouveaux apprentissages. Figure issue de Diekelmann & Born (2010).

Tous ces processus aboutissant à la consolidation de la mémoire permettent de modifier le stockage de la trace mnésique, en la faisant passer de la mémoire à court terme

vers la mémoire à long terme. Les structures cérébrales impliquées dans ces processus de réactivations neuronales et de stockage de la trace mnésique semblent dépendre du type de tâche motrice, de la représentation de la séquence consolidée, et des composantes explicites et implicites (King et al., 2017; Klinzing et al., 2019) (Figure 20 B). Dans le cas de l'acquisition d'une séquence motrice, il est supposé que le stockage de la représentation à long terme de la mémoire implique un réseau cortico-striatal comprenant le striatum, les régions corticales motrices et pariétales (Doyon et al., 2018) (Figure 20 A). En effet, il a été suggéré que le striatum appartient aux structures du stockage à long terme de la mémoire et qu'il favorise la consolidation pendant le sommeil par l'engagement et les interactions des circuits cortico-striatal et cortico-hippocampique (Albouy et al., 2008; Albouy, King, et al., 2013; Schapiro et al., 2019). Lors de la récupération de cette mémoire et de la pratique subséquente à la consolidation, ces mêmes structures sont réactivées et la plasticité sous-jacente permet l'intégration de nouvelles informations. En effet, la récupération en mémoire d'un apprentissage précédemment consolidé présente un intérêt certain pour sa généralisation à d'autres apprentissages. La réactivation d'une mémoire permet de la représenter à nouveau dans l'hippocampe, sous un état instable (Robertson, 2018). Suite à cette réactivation, la trace mnésique peut être modifiée, renforcée, et le chevauchement de circuits neuronaux communs avec la trace mnésique nouvelle acquise lui donne la capacité d'intégrer de nouveaux événements. Cette communication entre les deux systèmes de mémoire permet d'en extraire des éléments communs et soutient la généralisation des apprentissages (Robertson, 2018).



**Figure 20. Corrélat neuronal de la consolidation de la mémoire dépendante du sommeil et du temps.** (A) Illustration de la modulation de l'activité des structures cérébrales au cours de la pratique et de la consolidation d'une tâche motrice séquentielle. Les rectangles (■) signifient un engagement constant de la structure en question ; les triangles pointant vers le haut (▲) et le bas (▼) représentent respectivement une activation de la structure réduite ou augmentée au cours de la pratique. La réactivation neuronale de la mémoire à court terme pendant le sommeil permet de faire passer la représentation de la séquence vers la mémoire à long terme, dans laquelle elle sera stockée dans des structures cérébrales spécifiques. La re-sollicitation de la mémoire stockée dans la mémoire à long terme permet d'intégrer de nouvelles informations et de les consolider à nouveau par la suite. Après de multiples périodes d'apprentissage et de consolidation, la tâche motrice a tendance à être automatisée et par conséquent effectuée sans effort en nécessitant peu de ressources attentionnelles. (B) Illustration des structures cortico-sous-corticales impliquées dans la consolidation des représentations motrices et spatiales d'une séquence motrice au cours du temps et du sommeil. Hipp / HC : hippocampe ; MCR : régions motrices corticales ; ST : striatum ; AS : partie associative du striatum ; SS : partie sensorimotrice du striatum ; CB : cervelet ; CC : cortex cérébelleux ; CN : noyaux cérébelleux ; PC : cortex pariétal ; FAR : régions frontales associatives ; SC : moelle épinière ; LTM : mémoire à long terme ; AP : pratique additionnelle ; PFC : cortex préfrontal ; SMA : aire motrice supplémentaire ; PMC : cortex prémoteur ; CU : cuneus. Figures issues de Doyon et al. (2018) et de King et al. (2017).

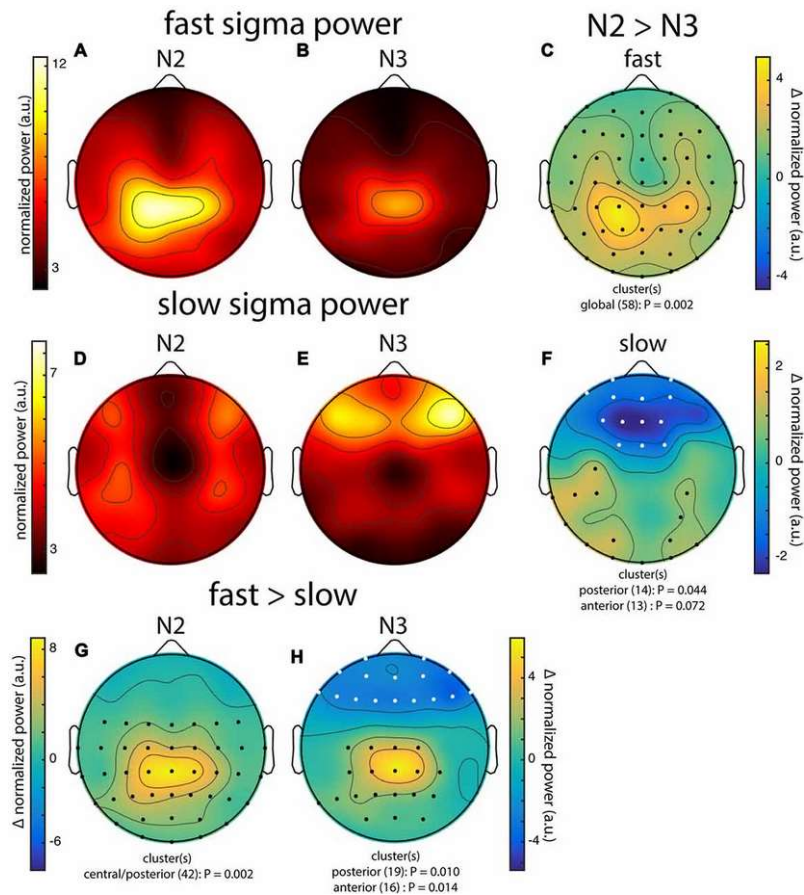
Les processus de consolidation systémique et de réorganisation synaptique pendant le sommeil sont reflétés par l'activité de certaines ondes cérébrales telles que les oscillations lentes ou les fuseaux du sommeil. Par exemple, la réactivation récurrente des circuits neuronaux pendant le sommeil, aboutissant à la consolidation systémique, est supposée être médiée par l'activité des fuseaux du sommeil en interaction avec les oscillations lentes néocorticales et l'activité neuronale hippocampique. L'étude de l'activité des ondes cérébrales pendant le sommeil nous permet de préciser les mécanismes sous-jacents à la

consolidation de la mémoire. Nous nous intéresserons ici plus particulièrement au rôle des fuseaux du sommeil et à leur interaction spatiale et temporelle avec d'autres ondes cérébrales.

### **3.3. Les fuseaux du sommeil**

#### **3.3.1. Définitions et généralités sur les fuseaux**

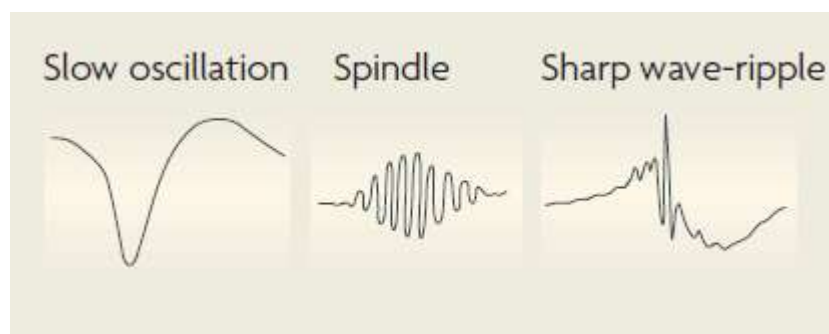
Les fuseaux du sommeil sont des ondes cérébrales, visibles à l'électroencéphalographie et qui constituent un marquage du stade 2 du sommeil lent. Ils sont également visibles pendant le stade 3 du sommeil lent, mais dans une moindre mesure (Fernandez & Lüthi, 2020). Les fuseaux du sommeil sont des ondes transitoires d'une durée comprise entre 0.3 et 2 secondes, avec des fréquences comprises entre 11 et 16 Hz environ (Boutin & Doyon, 2020, pour une revue). Cette bande de fréquences est également décrite de manière plus générale comme étant la bande sigma (Fernandez & Lüthi, 2020). Il ne semble pas exister de consensus sur la durée et la bande de fréquences exacte des fuseaux du sommeil, de légères variations peuvent subvenir entre les auteurs, descendant parfois jusqu'à 7 Hz (Fernandez & Lüthi, 2020; Rasch & Born, 2013). Les fuseaux du sommeil observés à l'EEG sont une manifestation corticale d'une synchronisation oscillatoire entre le cortex et le thalamus. Les fuseaux sont générés dans le thalamus par l'interaction du noyau réticulaire thalamique, agissant comme un pacemaker, avec les projections thalamo-corticales responsables de la propagation synchronisée et étendue des fuseaux du sommeil vers les régions corticales (Rasch & Born, 2013). Ils sont éventuellement dissociables en deux catégories selon leur fréquence : les fuseaux lents (< 12.5 Hz) et rapides (> 12.5 Hz) (Fernandez & Lüthi, 2020). D'une manière intéressante, les fuseaux rapides sont prédominants au niveau des régions corticales centro-pariétales, et les fuseaux lents au niveau des régions frontales. Il existe également des variations selon le stade du sommeil, avec une puissance spectrale des fuseaux rapides plus élevée pendant le stade 2 par rapport au stade 3 du sommeil lent, et inversement pour les fuseaux lents (Figure 21) (Cox et al., 2017).



**Figure 21. Topographie de la puissance spectrale des fuseaux du sommeil lents et rapides.** Topographie de la puissance spectrale sur la bande de fréquences sigma rapide (12.5 – 16 Hz) pendant le stade 2 (A), le stade 3 (B) et la différence entre ces deux stades du sommeil lent (C). Topographie de la puissance spectrale sur la bande de fréquences sigma lent (9.5 – 12.5 Hz) pendant le stade 2 (D), le stade 3 (E) et la différence entre ces deux stades du sommeil lent (F). Topographie de la différence de puissance spectrale entre la bande de fréquences sigma rapide et lent au cours du stade 2 (G) et du stade 3 (H) du sommeil lent. Figure issue de Cox et al. (2017).

Les fuseaux du sommeil sont supposés participer à la consolidation de la mémoire et à la plasticité synaptique. Leur production déclenche une série de processus neurophysiologiques aboutissant à la potentialisation à long terme de synapses néocorticales ou à leur maintien (Fernandez & Lüthi, 2020; Rasch & Born, 2013). De nombreuses publications soutiennent l'effet positif des fuseaux du sommeil dans le processus de consolidation des apprentissages déclaratifs et moteurs (Boutin & Doyon, 2020; Diekelmann & Born, 2010; Dudai et al., 2015; Fernandez & Lüthi, 2020). Traditionnellement, l'effet de la consolidation de la mémoire est mesuré par des indicateurs de performance, ces derniers étant les témoins des modifications comportementales induites par ces processus. Cependant, les mécanismes et les métriques représentant le plus efficacement possible les

processus de consolidation pendant le sommeil reste à ce jour un sujet de recherche central. De manière non exhaustive, les relations entre le nombre total de fuseaux, la densité (le nombre par minute), l'amplitude, la puissance spectrale ou encore le pic de fréquence avec l'amplitude des gains de performance après le sommeil ont été rapportées (Kumral et al., 2022). Ainsi, la plupart des résultats soutenant le rôle bénéfique des fuseaux du sommeil sur la consolidation des apprentissages sont des corrélations entre leurs caractéristiques et les modifications comportementales, et sont donc des observations indirectes (Boutin & Doyon, 2020). Cependant, des relations plus causales ont pu être rapportées notamment en réactivant la mémoire par des stimuli olfactifs (Laventure et al., 2018) et auditifs (Cousins et al., 2016), ou directement en modulant l'effet des fuseaux du sommeil via une stimulation transcrânienne à courant alternatif (tACS) (Lustenberger et al., 2016). Dans cette dernière étude, Lustenberger et al. (2016) ont appliqué en temps réel un faible courant alternatif lors de l'apparition des fuseaux du sommeil. Cette technique de stimulation a induit une augmentation de l'activité des fuseaux du sommeil, en particulier dans la bande de fréquences des fuseaux rapides. D'une manière intéressante, cette augmentation de l'activité des fuseaux rapides a été corrélée à une amélioration des performances. En outre, une différence de fonction entre les fuseaux lents et rapides a été suggérée, avec une plus forte implication de ces derniers dans la consolidation de la mémoire (Barakat et al., 2011; Mölle et al., 2011; Morin et al., 2008; Schabus et al., 2006). Les fuseaux du sommeil ne sont toutefois pas les seules ondes cérébrales impliquées dans les processus de consolidation de la mémoire. La génération des fuseaux du sommeil au niveau du thalamus et leur efficacité semblent être coordonnées par l'activité d'autres rythmes cérébraux du sommeil lent (Figure 22) (Contreras & Steriade, 1995; Steriade, 2006).



**Figure 22. Ondes cérébrales caractéristiques du sommeil lent impliquées dans la consolidation de la mémoire.** De droite à gauche sont représentés de manière stéréotypée une oscillation lente néocorticale, un fuseau du sommeil thalamo-cortical et une onde hippocampique dite sharp wave-ripple. Cette dernière est la juxtaposition d'un ripple (onde de haute fréquence ; > 80 Hz) et d'une dépolarisation rapide plus large. Figure adaptée de Diekelmann & Born (2010).

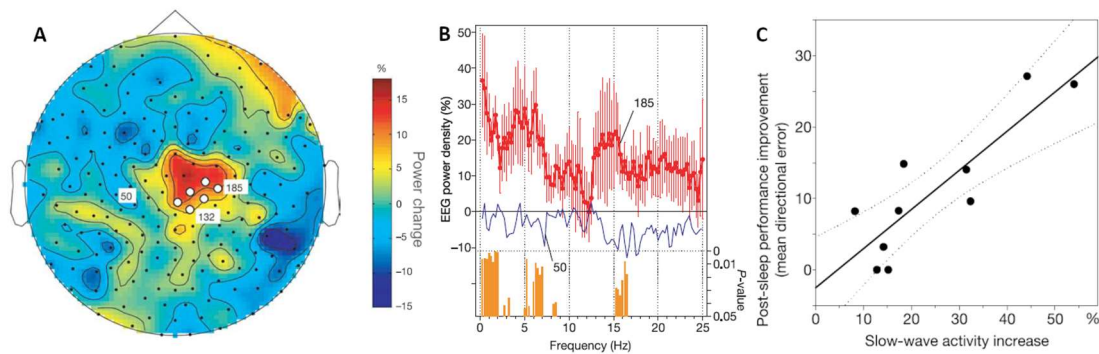
### 3.3.2. Sharp wave-ripples et oscillations lentes

Les sharp wave-ripples (SWR) (Figure 22) sont des ondes de hautes fréquences (~80 – 300 Hz) retrouvées au niveau de l'hippocampe. Elles accompagnent la réactivation pendant le sommeil de la mémoire stockée dans l'hippocampe et semblent promouvoir la potentialisation synaptique (Diekelmann & Born, 2010; Peyrache et al., 2009; Rasch & Born, 2013). L'activité des SWR reflète la réactivation et la « relecture » (le « replay ») des apprentissages précédant la nuit. Par exemple, sur le rat, l'apprentissage d'association entre une odeur et une récompense a produit une augmentation du nombre et de la taille des SWR, qui se sont estompés dans les stades tardifs de l'apprentissage (Eschenko et al., 2008). Pour aller plus loin, les SWR sont supposés participer au transfert de l'information vers le néocortex conjointement avec l'activité des fuseaux du sommeil et des oscillations lentes, ces activités néocorticales ayant la capacité de favoriser la production de SWR (Sirota et al., 2003).

Les oscillations lentes (Figure 22) sont des ondes corticales de basses fréquences (~0.5 – 1 Hz) que l'on retrouve durant les stades 2 et 3 du sommeil lent (Diekelmann & Born, 2010; Rasch & Born, 2013). L'activité des ondes lentes – définie par la bande de fréquences de 0.5 à 4 Hz et comprenant les oscillations lentes et les ondes delta (1 – 4 Hz) – est caractéristique du sommeil lent profond (Rasch & Born, 2013). Au niveau neuronal, les oscillations lentes représentent la succession d'un état d'activité des neurones pendant la phase de dépolarisation et d'un silence (repos) neuronal relatif se traduisant par une phase d'hyperpolarisation. Les oscillations lentes (ou plus généralement l'activité des ondes lentes) sont régulées par homéostasie, augmentant après l'éveil et diminuant vers une ligne de base pendant le sommeil (Dijk et al., 1990). Plus l'éveil est prolongé, plus la puissance spectrale des oscillations lentes est élevée en début de sommeil (Dijk et al., 1991). D'une manière intéressante, Huber et al. (2004) ont relié les ondes lentes avec les processus de consolidation en montrant l'existence d'une relation positive entre l'augmentation de l'activité de cette onde et les gains de performance après le sommeil sur une tâche d'adaptation sensorimotrice (Figure 23 C). La pratique d'une tâche motrice précédant le sommeil, et donc la potentialisation synaptique induite, a engendré une augmentation de l'activité de la bande de fréquences de ces ondes lentes localement au niveau du cortex sensorimoteur de l'effecteur ayant pratiqué (Figure 23 A et B) (Huber et al., 2004). Les auteurs ont alors pu suggérer que les oscillations lentes sont directement ou indirectement liées à la plasticité synaptique, leur augmentation pendant le sommeil reflétant l'amplitude de la



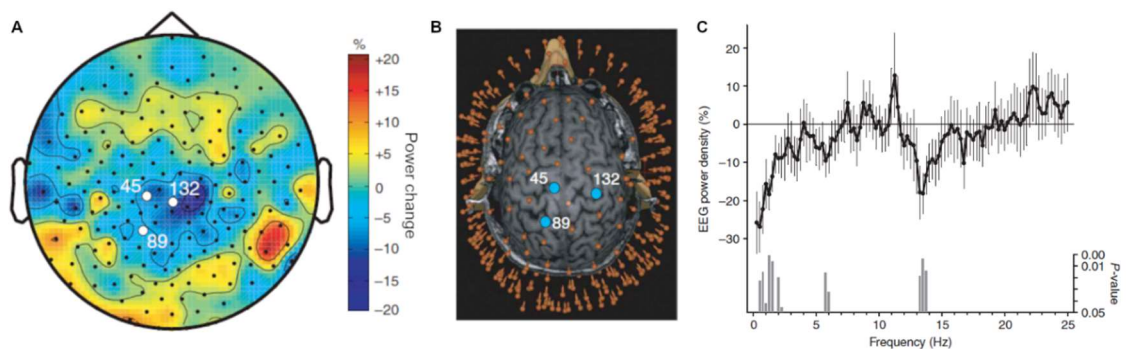
potentialisation synaptique locale. Ce lien peut être la conséquence de deux phénomènes. D'une part les oscillations lentes induisent une augmentation de l'excitabilité neuronale, représentant une condition adéquate à la potentialisation synaptique et à la théorie de la consolidation systémique active (Chauvette et al., 2012; Rasch & Born, 2013). D'autre part, elles semblent être également impliquées dans la réduction du nombre de synapses, en accord avec la théorie de l'hypothèse de l'homéostasie synaptique (Rasch & Born, 2013; Tononi & Cirelli, 2014). L'activation répétée des neurones à une fréquence de 1 Hz produit une dépression synaptique (Kemp & Bashir, 2001). Ainsi, les ondes lentes (et plus particulièrement celles de 1 Hz) pourraient contribuer à cette dépression de manière à revenir à un état synaptique de base, favorable à l'acquisition ultérieure de nouveaux apprentissages par la création de nouvelles connexions synaptiques.



**Figure 23. Variation de l'activité des ondes delta après un apprentissage moteur. (A)** Pourcentage de variation de la puissance spectrale des ondes delta (1 - 4 Hz) pendant les 30 premières minutes de sommeil lent après apprentissage moteur par rapport à une nuit contrôle. L'augmentation de l'activité de ces ondes est locale au niveau du cortex pariétal controlatéral à l'effecteur ayant pratiqué. Pour une référence anatomique, l'électrode 185 projette sur l'aire 40 de Brodmann (Gyrus supramarginal) et l'électrode 135 sur l'aire 7 (cortex somatosensoriel associatif). **(B)** Décomposition de cette même variation de puissance selon des tranches de fréquences de 0.25 Hz spécifiquement au niveau de l'électrode 185. **(C)** Relation entre le pic d'augmentation de l'activité des ondes lentes au niveau du cortex sensorimoteur droit pendant le sommeil et les gains de performance après le sommeil. SWA : Slow-wave activity (activité des ondes lentes ; < 4 hz). Figures issues de Huber et al. (2004).

Ce lien entre oscillations lentes et plasticité synaptique a été appuyé par une seconde étude de Huber et collaborateurs (2006). En partant de l'hypothèse que si la potentialisation synaptique induit une augmentation de l'activité des oscillations lentes, alors l'effet inverse devrait se produire après une dépression synaptique. Pour induire cette dépression synaptique, ils ont utilisé le paradigme de la restriction sensorimotrice. L'immobilisation transitoire d'un membre induit une diminution relative des afférences sensorielles et des efférences motrices. Cette restriction sensorimotrice conduit à une dépression synaptique

locale du cortex sensorimoteur correspondant, se traduisant par une diminution de l'efficacité synaptique. Par exemple, il a été montré sur le rat que la privation d'afférence sensorielle induit une dépression synaptique du cortex sensoriel (Allen et al., 2003). Plus récemment sur l'humain, l'inutilisation relative d'un membre (pendant 10 - 12 heures) induit une diminution de l'excitabilité neuronale au niveau du cortex sensorimoteur primaire (Avanzino et al., 2011, 2014). En outre, Meugnot & Toussaint (2015) ont observé un ralentissement du traitement des informations sensorimotrices sur une tâche de rotation mentale d'une main après l'immobilisation transitoire du membre supérieur (48h), représentant une potentielle détérioration des représentations sensorimotrices. Ainsi, pour revenir à l'étude de Huber et al. (2006), la restriction sensorimotrice a produit une dépression synaptique au niveau du cortex sensorimoteur, qui s'est manifestée pendant le sommeil lent par une diminution locale dans la même zone de l'activité des ondes delta et plus particulièrement des oscillations lentes (Figure 24).



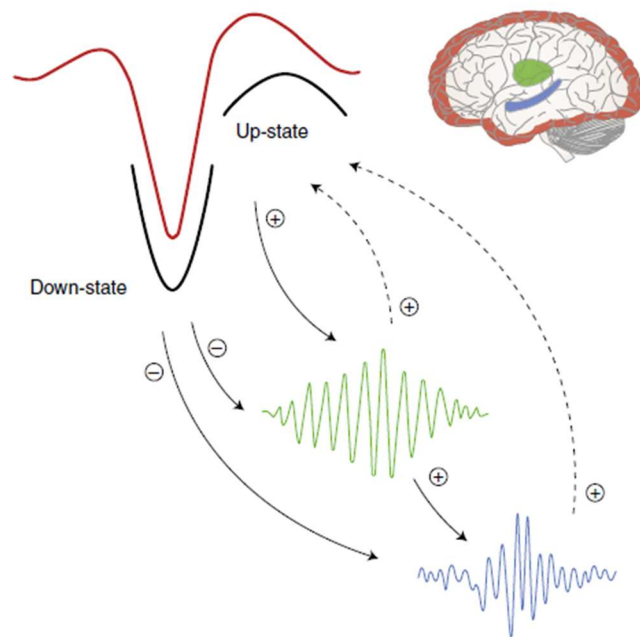
**Figure 24. Variation de l'activité des ondes cérébrales après restriction sensorimotrice. (A)** Pourcentage de variation de la puissance spectrale des ondes delta (1 - 4.5 Hz) pendant les 20 premières minutes de sommeil lent après l'immobilisation transitoire du membre supérieur gauche par rapport à une nuit contrôlée. **(B)** Position anatomique des électrodes montrant une différence significative dans l'activité des ondes delta pendant les 20 premières minutes de sommeil lent. L'électrode antérieure gauche (45) se projette sur les aires 3 et 4 gauches de Brodmann (respectivement cortex somatosensoriel et moteur primaires), l'électrode postérieure gauche (89) se projette sur l'aire 7 (cortex somatosensoriel associatif) et l'électrode droite (132) se projette sur les aires 3 et 4 droites. **(C)** Décomposition de cette même variation de puissance selon des tranches de fréquences de 0.25 Hz spécifiquement au niveau de l'électrode 132. Figures issues de Huber et al. (2006).

D'autre part, nous pouvons observer dans les résultats de Huber et al. (2006) que la restriction sensorimotrice a également affecté l'activité des fuseaux du sommeil, particulièrement dans les fréquences rapides (> 13 Hz) (Figure 24 C). L'effet inverse a été observé sur la bande de fréquences de 15.5 - 16 Hz dans leur précédente étude après l'apprentissage d'une tâche visuo-spatiale (Huber et al., 2004). En outre, Debarnot et al. (2021)

ont montré que l'immobilisation transitoire du membre supérieur a provoqué une diminution de la densité de fuseaux du sommeil pendant la nuit subséquente au niveau du cortex sensorimoteur (controlatéral au membre immobilisé). Ainsi, l'activité des fuseaux du sommeil et des oscillations lentes semblent être étroitement liées. Ajouté au rôle des SWR dans la réactivation de la mémoire hippocampique, cela a mené à l'hypothèse de l'existence d'une triple interaction entre ces ondes. Nous allons voir par la suite que les oscillations lentes sont supposées synchroniser temporellement et spatialement l'activité thalamique des fuseaux du sommeil et l'activité hippocampique des SWR, de manière à transférer efficacement la mémoire vers le néocortex pour un stockage à long terme.

### **3.3.3. Synchronisation spatiale et temporelle**

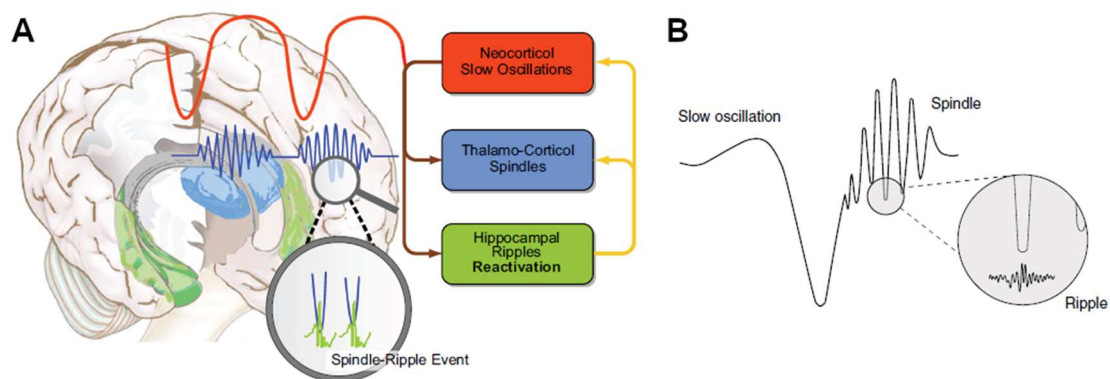
La consolidation systémique propose que le transfert de la mémoire de l'hippocampe vers le néocortex est médié par une triple interaction entre les oscillations lentes, les fuseaux du sommeil et les SWR (Figure 25) (Boutin & Doyon, 2020; Fernandez & Lüthi, 2020). Cette triple synchronisation donne une fenêtre temporelle optimale pour la consolidation de la trace mnésique. La synchronisation de ces ondes est supposée permise en partie par l'activité des oscillations lentes. Elles prennent leur origine au niveau du cortex frontal et se propagent selon une direction antéro-postérieure (Massimini et al., 2004). De par leur propagation et via des circuits cortico-sous-corticaux, elles sont présumées coordonner la génération et la synchronisation des fuseaux du sommeil avec les SWR hippocampiques (Fernandez & Lüthi, 2020; Rasch & Born, 2013). En effet, l'activité hippocampique est majorée pendant la phase de dépolarisation des oscillations lentes, suggérant un circuit excitatif allant préférentiellement du néocortex vers l'hippocampe (Sirota et al., 2003). Les projections neuronales cortico-thalamiques apparaissent comme un circuit favorable au recrutement des fuseaux du sommeil par l'intermédiaire de l'onde néocorticale (Fernandez & Lüthi, 2020). Une augmentation de l'activité de l'hippocampe a été décrite lors de l'apparition des fuseaux du sommeil (Andrade et al., 2011). Un couplage particulièrement précis existe entre les SWR et les fuseaux du sommeil de telle manière que ces premières apparaissent dans les « creux » de l'onde thalamo-corticale (Figure 26) (Sirota et al., 2003).



**Figure 25. Régulation des oscillations pendant le sommeil.** Ce modèle représente les interactions entre les oscillations lentes (onde rouge), des fuseaux du sommeil (onde verte) et des SWR de l'hippocampe (onde bleue). Il implique une triple interaction entre le néocortex (en rouge), le thalamus (en vert) et l'hippocampe (en bleu). Ce modèle propose une coordination menée à l'origine par l'oscillation lente (ligne solide), mais également une influence des systèmes sous-corticaux (ligne pointillée). L'apparition des fuseaux du sommeil est favorisée (symbole +) pendant la phase de dépolarisation de l'oscillation lente (*up-state*). Ces fuseaux favorisent ensuite l'activité des SWR de l'hippocampe. Il est supposé qu'une action inverse des SWR et des fuseaux du sommeil sur l'activité des oscillations lentes existe également. La phase d'hyperpolarisation (*down-state*) de l'oscillation lente est à l'inverse une période où l'activité des fuseaux du sommeil et des SWR est diminuée (symbole -). Figure issue de Klinzing et al. (2019).

Plus récemment, il a été proposé que ce sont les fuseaux du sommeil, plutôt que les oscillations lentes, qui favoriseraient les SWR hippocampiques (Figure 25) (Latchoumane et al., 2017; Staresina et al., 2015). Néanmoins, le transfert de la mémoire serait particulièrement efficace avec la co-occurrence de l'oscillation lente, qui représenterait alors une condition optimale à la consolidation de la mémoire. Cette fenêtre temporelle adéquate à la réactivation de la mémoire est soutenue par une excitabilité neuronale majorée pendant la phase de dépolarisation de l'oscillation lente (Rasch & Born, 2013). Par exemple, l'apparition d'un fuseau du sommeil avec une oscillation lente produit une activation corticale plus efficace qu'un fuseau du sommeil seul (Niethard et al., 2018). Des études chez la souris ont montré que l'induction optogénétique d'une activité thalamique mimant les fuseaux du sommeil, synchronisée avec la phase de dépolarisation des oscillations lentes, a amélioré la consolidation de la mémoire (Latchoumane et al., 2017). Chez l'humain, il a été

montré que les fuseaux rapides pendant les oscillations lentes ont tendance à apparaître dans la phase de dépolarisation, contrairement aux fuseaux lents, couplés davantage dans la phase d'hyperpolarisation (Mölle et al., 2011). En outre, la densité du nombre de fuseaux rapides couplés est majorée localement au niveau de l'hémisphère correspondant après un apprentissage d'une tâche d'adaptation visuo-spatiale, et cette densité a été corrélée avec l'amplitude des gains de performance après le sommeil (Solano et al., 2022a). Il a également été proposé que le couplage temporellement précis des fuseaux du sommeil dans la phase de dépolarisation de l'oscillation lente favorise la consolidation de la mémoire (Helfrich et al., 2018; Muehlroth et al., 2019). Ce couplage semble être décalé chez les participants âgés, ce qui pourrait expliquer en partie les capacités réduites de consolidation de la mémoire au sein de cette population. Ce phénomène peut s'expliquer par des altérations de la propagation des fuseaux du sommeil (Bergmann & Born, 2018), potentiellement dues à des modifications de l'intégrité structurelle corticale et des voies thalamo-corticales (Helfrich et al., 2018; Muehlroth et al., 2019; Vien et al., 2019). Ainsi, la phase du couplage entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil semble être impliquée dans les processus de consolidation de la mémoire, et dépendre de l'état structurel des régions d'intérêt.



**Figure 26. Un modèle de la consolidation systémique active (A).** Le transfert de la mémoire de l'hippocampe vers le néocortex est supposé être permis par un dialogue entre les oscillations lentes néocorticales (en rouge), les fuseaux du sommeil thalamo-corticaux (en bleue) et les SWR hippocampiques (en vert). **(B).** Le triple couplage s'organise de telle manière que les fuseaux du sommeil ont tendance à apparaître dans la phase de dépolarisation de l'oscillation lente (les ondes d'un fuseau du sommeil et d'une oscillation lente sont ici superposées). Les réactivations de l'hippocampe accompagnent ce couplage en se nichant dans les creux du fuseau du sommeil. Cette triple synchronisation est supposée favoriser le transfert de la mémoire de l'hippocampe vers le néocortex et également la consolidation synaptique sous-jacente à la réorganisation des représentations au sein du néocortex. Figures issues de Klinzing et al. (2019) et de Rasch & Born (2013).

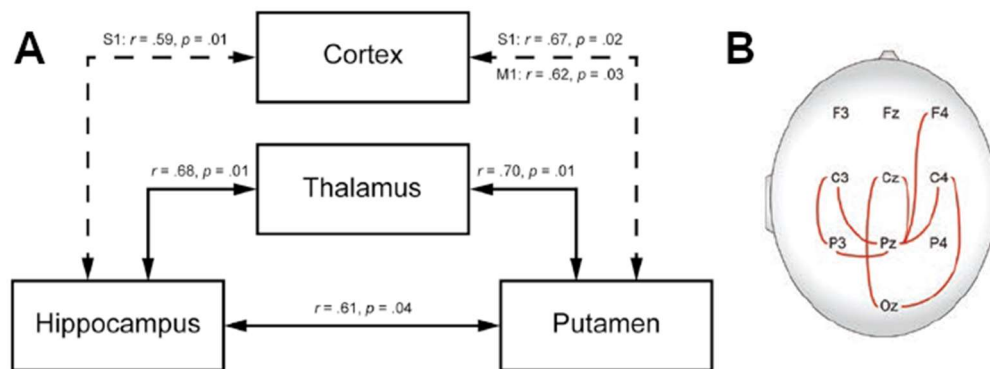
En utilisant un paradigme de réactivation ciblée de la mémoire par stimulation auditive, Nicolas et al. (2022) ont récemment suggéré que le couplage entre les oscillations lentes et la bande de fréquences sigma (correspondant à celle des fuseaux du sommeil) protège contre le traitement d'informations non pertinentes ou favorise la réactivation de la mémoire pendant le sommeil après l'apprentissage, selon la phase d'apparition des fuseaux du sommeil. La présentation d'un stimulus auditif non pertinent pendant le sommeil a induit une diminution de l'amplitude des oscillations lentes, qui a été associée à une augmentation du couplage de l'activité sigma avant le début de la phase d'hyperpolarisation (i.e., pic négatif) de l'oscillation lente. À l'inverse, la présentation d'un stimulus auditif pertinent a induit une augmentation du couplage entre ces deux bandes de fréquences pendant la phase de dépolarisation (i.e., pic positif) de l'oscillation lente. Ces deux phénomènes, que le stimulus ait été pertinent ou non, ont été corrélés avec l'amplitude des gains de performance après le sommeil. Les fuseaux du sommeil auraient alors potentiellement protégé la mémoire – évitant sa dégradation – lors de la présentation du stimulus auditif non pertinent, et l'auraient potentialisé lors de la présentation du stimulus auditif pertinent.

D'une manière intéressante, le couplage entre ces deux ondes est restreint spatialement, à savoir que l'augmentation de l'activité des fuseaux du sommeil pendant les oscillations lentes est observée autour du site de détection de cette dernière (Cox et al., 2014). De même, l'augmentation de la densité des fuseaux rapides couplés aux oscillations lentes après un apprentissage moteur est maximale au niveau de l'hémisphère controlatéral à l'effecteur ayant pratiqué (Solano et al., 2022a). Les oscillations lentes permettent ainsi de synchroniser temporellement les fuseaux du sommeil mais également spatialement sur le néocortex, suggérant une consolidation de la mémoire spécifique aux régions impliquées lors de l'apprentissage (Boutin & Doyon, 2020; Steriade, 2006).

#### **3.3.4. Connectivité fonctionnelle des fuseaux du sommeil**

Les fuseaux du sommeil apparaissent de façon synchrone dans plusieurs régions cérébrales, par l'intermédiaire de projections cortico-thalamiques, plutôt que par des connexions intracorticales (Achermann & Borbély, 1998; Contreras et al., 1996). Ils sont un phénomène local, restreints à des régions cérébrales spécifiques (Andrillon et al., 2011; Nir et al., 2011). Leur effet sur la consolidation de la mémoire semble dépendre de la même caractéristique, soulignée par une relation positive entre la densité des fuseaux du sommeil au niveau du cortex sensorimoteur spécifique à l'effecteur ayant pratiqué (Boutin et al., 2018;

Nishida & Walker, 2007). Cette réactivation locale est couplée à des interactions cortico-sous-corticales favorisant la consolidation de la mémoire, observées par l'intermédiaire d'analyses de connectivité fonctionnelle dans la bande de fréquences des fuseaux (11-16 Hz). Après l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle, il a été décrit une relation positive entre les gains de performance après la nuit et les activations synchronisées de l'hippocampe, du thalamus et du putamen, ainsi que des régions du cortex sensorimoteur (Figure 27 A) (Boutin et al., 2018). Les auteurs ont ainsi pu conjecturer que les fuseaux du sommeil favoriseraient la consolidation de la mémoire par une interaction entre des régions corticales et sous-corticales spécifiques à la tâche apprise. En outre, l'implication de la synchronisation des fuseaux du sommeil entre plusieurs régions corticales est également soutenue par l'utilisation d'un paradigme de réactivation de la mémoire par un stimulus olfactif (Laventure et al., 2018). Dans cette étude, les auteurs ont comparé les activations simultanées corticales sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil pendant la nuit suivant la présentation ou non d'une odeur précédemment introduite pendant l'apprentissage. Ils ont pu observer que la présentation de l'odeur a réactivé la mémoire, amenant à un plus grand gain de performances après le sommeil. De plus, cette réactivation s'est accompagnée d'une augmentation de la connectivité fonctionnelle dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil au niveau des électrodes centrales et pariétales suivant une direction principalement inter-hémisphérique et antéro-postérieure (Figure 27 B). Les auteurs suggèrent ainsi que les fuseaux du sommeil participent à la consolidation de la mémoire en réactivant les traces mnésiques par une interaction entre plusieurs sites corticaux spécifiques.



**Figure 27. Connectivité fonctionnelle dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil. (A)** Illustration de la relation entre les activations simultanées cortico-sous-corticales dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil et l'amplitude des gains de performance après la nuit. Les lignes solides soulignent la connectivité fonctionnelle bilatérale des structures sous-corticales. Les lignes pointillées représentent le transfert unilatéral (controlatéral à l'effecteur ayant pratiqué) de l'information entre les structures sous-corticales et les régions sensorimotrices corticales. Les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ) entre les valeurs de cohérence et les gains de performance, ainsi que les valeurs de  $p$  associées sont rapportées pour chaque corrélation significative. **(B).** Ce schéma représente la connectivité fonctionnelle au niveau des électrodes corticales sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil lors de la réactivation de la mémoire par stimulation olfactive par rapport à la connectivité de base avant stimulation. Des activations simultanées interhémisphériques et antéro-postérieures semblent se produire entre les électrodes centro-pariétales. S1 : cortex sensoriel primaire ; M1 : cortex moteur primaire. Figures issues de Boutin et al. (2018) et de Laventure et al. (2018).

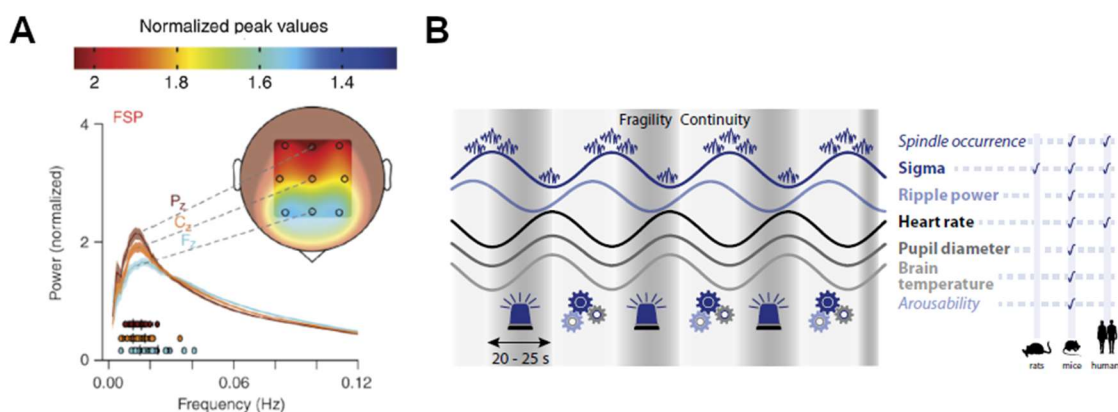
La synchronisation des fuseaux du sommeil entre plusieurs régions cérébrales et entre plusieurs ondes cérébrales semble être nécessaire à la consolidation de la mémoire. Nous avons pu voir qu'une triple synchronisation s'opérait à un instant donné de manière à favoriser la consolidation de la mémoire. Nous allons voir dans la prochaine section que cette synchronisation spatiale s'accompagne également de réactivations cérébrales rythmiques, au cours du temps.

### 3.3.5. Organisation des fuseaux

La réactivation de la mémoire et l'activité sous-jacente des fuseaux du sommeil n'est pas linéaire dans le temps. Il existe des périodes enrichies en fuseaux du sommeil et SWR hippocampique, suivant une fréquence infra-lente de 0.02 Hz. Cette oscillation de basse fréquence est visible dans la variation de la puissance spectrale des fuseaux du sommeil et des SWR hippocampiques, notamment pendant le stade 2 du sommeil lent (Boutin & Doyon, 2020; Fernandez & Lüthi, 2020; Lázár et al., 2019; Lecci et al., 2017; Sirota et al., 2003). Elle



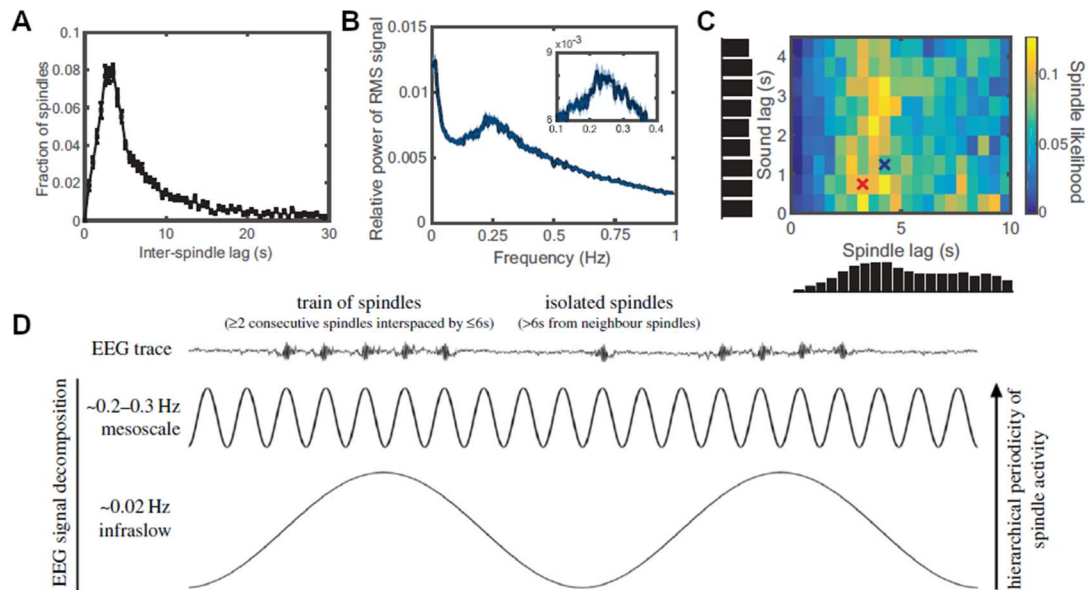
est observée par l'augmentation périodique (~50 secondes) de l'activité dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil et des SWR hippocampiques, entrecoupée par des périodes pauvres en fuseaux (Boutin et al., 2022; Lecci et al., 2017; Sirota et al., 2003). Cette périodicité de 0.01 - 0.02 Hz émerge davantage dans la bande de fréquences des fuseaux rapides et localement au niveau du cortex pariétal (Figure 28 A) (Lázár et al., 2019; Lecci et al., 2017). D'une manière intéressante, elle semble diviser le sommeil alternant entre périodes de forte et basse réceptivité à des stimulations externes (Figure 28 B) (Lecci et al., 2017). En effet, il a été décrit une certaine protection aux perturbations externes pendant l'apparition des fuseaux du sommeil (Dang-Vu et al., 2011). La phase de dépolarisation de l'oscillation infra-lente pourrait alors représenter une période de protection contre l'éveil, adéquate au traitement et à la réactivation de la mémoire pendant le sommeil. Son implication dans le processus de consolidation a également été montrée par une relation positive entre l'amplitude du pic de puissance de l'oscillation infra-lente (de la bande de fréquences des fuseaux rapides) et les performances après le sommeil sur une tâche de rappel de mémoire épisodique (Lecci et al., 2017). Il est nécessaire de noter que le rythme cardiaque et le diamètre de la pupille suivent cette même variation cyclique (Fernandez & Lüthi, 2020). En plus d'être un rythme cortical, cette rythmicité de 0.02 Hz pourrait alors également représenter une activité du système nerveux autonome, modulant la réceptivité et l'excitabilité pendant le sommeil, produisant l'alternance d'une période de plus forte vigilance à l'environnement (faible en fuseaux du sommeil) à une période de faible vigilance (enrichie en fuseaux du sommeil) favorable à la consolidation de la mémoire (Figure 28 B). Il a ainsi été proposé que la perturbation de cette rythmicité pourrait produire une détérioration de la mémoire, couplée avec des éveils inopportuns pendant le sommeil (Boutin & Doyon, 2020).



**Figure 28. Variation infra-lente de l'activité des fuseaux du sommeil.** (A) Variation de la puissance de l'oscillation infra-lente calculée à partir de la puissance spectrale dans la bande de fréquences des fuseaux rapides selon trois électrodes corticales (Fz, Cz, Pz respectivement de la plus antérieure à la plus postérieure). Nous pouvons voir que la variation de la puissance spectrale des fuseaux du sommeil rapides est maximale selon un rythme avoisinant les 0.02 Hz, particulièrement au niveau pariétal. (B). Des variations selon une oscillation infra-lente de 0.02 Hz de plusieurs variables physiologiques (puissance des SWR, rythme cardiaque, diamètre de la pupille, température du cerveau, la capacité d'éveil) ont été observées chez la souris et dans certains cas chez l'humain également. Cette variation de 0.02 Hz représenterait ainsi également une activité du système nerveux autonome, engendrant des périodes de fragilité (marquée une capacité d'éveil supérieure et une diminution de la densité des fuseaux du sommeil) et des périodes dites de continuité (enrichie en fuseaux du sommeil et marquée par une protection contre l'éveil). Figures issues de Fernandez & Lüthi (2020) et de Lecci et al. (2017).

Les fuseaux du sommeil semblent apparaître préférentiellement de manière groupée pendant le stade 2 du sommeil lent, avec une rythmicité de 0.02 Hz. A l'échelle des fuseaux du sommeil, cette organisation temporelle en groupe se traduit par leur manifestation successive l'un après l'autre. En effet, les fuseaux du sommeil sont plus susceptibles d'apparaître à un intervalle régulier de 3 à 6 secondes (Figure 29 A, B et C) (Antony et al., 2018). Ce phénomène est marqué par la présence d'une période réfractaire après l'apparition des fuseaux du sommeil. Antony et al. (2018) ont pu mettre en évidence cette période réfractaire en utilisant un paradigme de réactivation ciblée de la mémoire par stimulation auditive pendant le sommeil. Les auteurs ont pu observer une amélioration des performances si le stimulus auditif était induit juste après la période réfractaire (~2.5 secondes après la fin du fuseau précédent). Au contraire, si le stimulus est présenté pendant cette période réfractaire, la réactivation de la mémoire et les performances associées ont été réduites. Ces résultats soulignent l'existence d'une deuxième rythmicité d'apparition des fuseaux du sommeil à une fréquence de 0.2-0.3 Hz (3 - 6 secondes) au sein même de ces groupes ou « trains » de fuseaux, en plus du rythme infra-lent de 0.02 Hz (Figure 29 D). La période réfractaire succédant aux fuseaux du sommeil pourrait permettre le traitement de

la mémoire sans induire d'interférences entre les réactivations (Antony et al., 2019; Boutin & Doyon, 2020). Les fuseaux peuvent alors être divisés en deux catégories selon leur apparition dans un groupe de fuseaux ( $\geq 2$  fuseaux) ou de manière sporadique dans une période pauvre en fuseaux, respectivement sous le terme de fuseaux groupés ou isolés. En outre, il a été montré récemment que le nombre de fuseaux moyen par train et la proportion de fuseaux groupés par rapport au nombre total corrélaient positivement avec l'amplitude des gains de performance après la nuit (Boutin et al., 2022). Les auteurs de cette dernière étude ont également observé que les activations simultanées de régions cortico-sous-corticales (comprenant notamment l'hippocampe, le striatum et les régions motrices corticales) pendant les fuseaux groupés favorisaient la consolidation de la mémoire. Les interactions répétées des circuits cortico-striataux et cortico-hippocampiques semblent donc cruciales pour le transfert de la trace mnésique en mémoire à long terme. A l'inverse, l'amplitude de ces activations pendant les fuseaux isolés a détérioré les performances, suggérant leur implication dans un mécanisme du sommeil favorisant l'oubli (Dehnavi et al., 2019; Hoedlmoser et al., 2015; Saletin et al., 2011). Ainsi, les fuseaux apparaissant en groupe semblent présenter un rôle prépondérant dans les processus de consolidation de la mémoire par rapport aux fuseaux isolés.



**Figure 29. Organisation temporelle des fuseaux du sommeil.** (A). Ce graphique représente la variation du temps (en seconde) entre deux fuseaux du sommeil successifs (inter-spindle lag) et la proportion de fuseaux du sommeil correspondante. Nous pouvons observer que les fuseaux du sommeil ont tendance à apparaître dans les 5 secondes après le précédent. (B). La transformée de Fourier rapide de la puissance dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil montre un pic aux alentours de 0.25 Hz, correspondant à une activité cyclique de période de 4 secondes de cette bande de fréquence. (C). Probabilité d'apparition des fuseaux du sommeil (en troisième dimension par la colorimétrie) en fonction du temps succédant au précédent fuseau (spindles lag) et du temps avant l'introduction d'un stimulus auditif (sound lag), dans un paradigme de réactivation ciblée de la mémoire. Nous pouvons voir que quel que soit le temps d'attente avant la présentation du stimulus, il est peu probable d'observer un fuseau du sommeil dans les 3 secondes après le début du précédent fuseau. (D). Modèle représentant la hiérarchie de la périodicité de l'activité des fuseaux du sommeil. Une double rythmicité est proposée, avec l'apparition des trains de fuseaux suivant l'onde infra-lente de 0.02 Hz, et la succession de fuseaux du sommeil au sein de ces trains selon un rythme de 0.2 - 0.3 Hz. Figures issues de Antony et al. (2018) et de Boutin & Doyon (2020).

Pour résumer, la trace mnésique acquise pendant l'apprentissage est labile et sujette aux interférences. La consolidation de la mémoire prend place pendant la journée mais également pendant le sommeil. Cette dépendance au sommeil semble dépendre dans une certaine mesure des mécanismes d'acquisition de la trace mnésique. La consolidation systémique active propose un transfert de la mémoire de l'hippocampe vers le néocortex. Ce transfert se traduit par une réorganisation synaptique des circuits neuronaux au travers des mécanismes de potentialisation et de dépression à long terme. La consolidation de la mémoire pendant le sommeil est supposée s'opérer en partie pendant le stade 2 du sommeil lent et notamment par l'intermédiaire des fuseaux du sommeil. Cette onde thalamo-corticale permet le transfert de l'information de l'hippocampe vers le néocortex, favorisé par une

triple synchronisation avec les oscillations lentes néocorticales et les SWR hippocampiques. L'activité des fuseaux du sommeil semble cibler certaines régions cérébrales spécifiques, en fonction de celles impliquées lors de la phase d'apprentissage. Les fuseaux du sommeil apparaissent préférentiellement dans des fenêtres temporelles périodiques suivant une rythmicité de 0.02 Hz. Ces périodes enrichies en fuseaux du sommeil reflètent l'apparition de trains de fuseaux, définis comme la répétition toutes les 3 à 6 secondes de fuseaux du sommeil. La réactivation rythmique et répétée des circuits neuronaux selon cet intervalle de temps permettrait un traitement optimal de la trace mnésique, sans interférence, aboutissant à sa consolidation dans la mémoire à long terme.

# Chapitre 4

## Objectifs

Dans les sections précédentes, nous avons pu dresser l'état de l'art de plusieurs notions centrales à ce travail de thèse. Nous avons pu voir les différentes composantes des apprentissages moteurs, que ces derniers ne sont pas limités à une amélioration des performances sur une tâche spécifique mais concernent également leur maintien sur le long terme et leur capacité de généralisation. En laboratoire, il est possible d'évaluer le processus d'apprentissage moteur au travers des tâches motrices séquentielles. Il existe de multiples modalités d'apprentissage en plus de la pratique physique. Parmi elles, nous nous sommes intéressés à l'imagerie motrice et à l'observation de l'action, toutes deux décrites comme efficace pour l'acquisition d'une habileté motrice. Ces modalités d'apprentissage reposent sur des mécanismes d'acquisition proches mais toutefois différents, caractéristique reflétée par la divergence d'activation de certaines régions cérébrales pendant l'utilisation de ces modalités de pratique. L'acquisition de la tâche motrice induit des modifications plastiques du système nerveux central, avec une réorganisation des circuits neuronaux au cours de la phase de pratique engendrant le stockage d'une trace mnésique de la tâche pratiquée. Cette trace mnésique est alors labile, et tout un processus de réorganisation synaptique permet de la transférer d'un stockage hippocampique à court terme vers un stockage néocortical à long terme, aboutissant à la consolidation de la mémoire et à sa rétention ultérieure. Ces mécanismes de consolidation sont dépendants à la fois du temps et du sommeil. En outre, l'influence du sommeil apparaît comme dépendante du paradigme d'acquisition, et des différences selon la modalité de l'apprentissage par pratique physique, imagerie motrice ou observation de l'action ont été mises en évidence. Il est supposé que le stade 2 du sommeil lent présente un rôle important dans ce processus de consolidation, notamment par l'intermédiaire d'une onde cérébrale, visible à l'œil nu sur l'EEG, appelée les fuseaux du sommeil. Le transfert de la trace mnésique de l'hippocampe vers le néocortex est supposé être réalisé par un triple couplage entre les fuseaux du sommeil thalamo-corticaux, les oscillations lentes néocorticales, et les SWR hippocampiques. L'activité des fuseaux du sommeil est rythmique, et suit une double périodicité de 0.02 Hz et de 0.2-0.3 Hz entraînant l'apparition de groupes de fuseaux. Récemment, il a été proposé que l'organisation

temporelle des fuseaux du sommeil en « trains » représente un processus nécessaire à la consolidation de la mémoire pendant le sommeil. La réactivation et les interactions répétées et rythmiques des circuits neuronaux cortico-hippocampiques et cortico-striataux seraient alors nécessaire pour transférer la mémoire vers un stockage à long terme.

Cette revue de littérature nous permet de faire ressortir certains questionnements relatifs à l'effet du sommeil, et plus spécifiquement des fuseaux du sommeil, sur la consolidation de la mémoire. Les divergences en termes d'influence du sommeil selon la modalité d'apprentissage laissent supposer un rôle des fuseaux du sommeil dépendant des mécanismes d'acquisition. Les processus définissant le rôle des fuseaux du sommeil et l'implication relative à leur apparition spécifiquement au niveau de certaines régions cérébrales sont encore incertains. Il apparaît également nécessaire d'explorer plus en détail l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil pour préciser le rôle des fuseaux groupés par rapport aux fuseaux isolés et quels sont les mécanismes associés favorisant la consolidation de la mémoire. La coordination des rythmes corticaux à l'origine de l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil avec le système nerveux autonome semble suggérer que les rythmes observés sont un phénomène ne dépendant pas de l'apprentissage et donc de la potentialisation à long terme induite pendant la journée. En revanche, la localisation des trains de fuseaux semble être favorisée dans les régions cérébrales impliquées dans l'apprentissage préalable. La présence de ces trains favoriserait l'effet des fuseaux du sommeil et donc la potentialisation induite pendant le sommeil.

Dans ce travail de thèse, nous avons porté notre attention sur trois mécanismes liés aux processus de consolidation pendant le sommeil : l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil, leurs interactions cérébrales entre plusieurs régions corticales et leur couplage avec les oscillations lentes. Nous pouvons alors questionner en quoi ces mécanismes, relatifs à l'activité des fuseaux du sommeil, permettent de consolider et de généraliser les apprentissages. Par corollaire, l'objectif est de préciser les mécanismes généraux ou spécifiques à l'apprentissage préalable, notamment dans l'apparition topographique (au niveau cortical) et temporelle des fuseaux du sommeil, ainsi que leurs rôles dans le processus de consolidation de la mémoire.

Pour ce faire, nous avons réalisé deux expérimentations en utilisant des paradigmes spécifiques dans le but d'induire des variations dans l'activité des fuseaux du sommeil. Dans une première étude, nous avons manipulé les modalités d'acquisition afin d'évaluer le rôle des fuseaux du sommeil dans la consolidation et la généralisation des différents

apprentissages moteurs. De cette manière, nous avons pu mettre en évidence les mécanismes des fuseaux communs et spécifiques à la modalité d'apprentissage et donc à la pratique initiale. Dans une seconde étude, nous avons utilisé un paradigme de restriction sensorimotrice de courte durée du membre supérieur de manière à perturber les mécanismes des fuseaux du sommeil. De cette manière, nous avons pu identifier dans une certaine mesure les mécanismes dépendants de l'apprentissage (donc dépendant de la potentialisation à long terme synaptique, en induisant le phénomène inverse) et ceux indépendant. Pour résumer, l'évaluation des caractéristiques des fuseaux du sommeil affectées par la modalité d'acquisition et par la restriction sensorimotrice nous permet d'émettre des hypothèses sur l'implication des mécanismes sous-jacents à l'activité des fuseaux du sommeil et des ondes associées (infra-lentes, oscillations lentes) dans le processus de consolidation de la mémoire.

L'hypothèse générale de ces travaux de recherche est que la réactivation répétée de la trace mnésique par les fuseaux du sommeil groupé permet de consolider efficacement la mémoire, favorisé par le couplage avec les oscillations lentes. Cependant, la coordination des rythmes corticaux avec le système nerveux autonome suggère un régulateur commun de l'oscillation infra-lente qui ne dépendrait pas de la plasticité synaptique induite en journée. La pratique initiale ou l'immobilisation transitoire, n'influenceraient alors pas la double rythmicité des fuseaux du sommeil, mais plutôt les circuits neuronaux réactivés.

Dans la suite de ce manuscrit de thèse, nous allons détailler la méthodologie générale commune aux deux études pour aborder ensuite de manière plus spécifique les parties méthodes, résultats et discussions pour chacune d'entre elles.





Deuxième partie

Travaux réalisés



# Chapitre 5

## Méthodologie générale

Ce chapitre a pour objectif de détailler les méthodes et le matériel utilisés pour réaliser les expérimentations de ce travail de thèse. Nous détaillerons le matériel d'acquisition, les analyses effectuées et les éléments communs aux deux expérimentations. Une première section consistera à présenter le paradigme d'apprentissage moteur utilisé et sa mise en pratique. Dans une deuxième section, nous présenterons le matériel d'acquisition de l'activité cérébrale pendant le sommeil. Enfin, dans une troisième et dernière section nous développerons les méthodes d'analyses et de traitement de données utilisées. Les spécificités méthodologiques propres à chaque expérimentation et les résultats seront détaillés dans les chapitres suivants.

### **5.1. Protocole expérimental de l'apprentissage moteur**

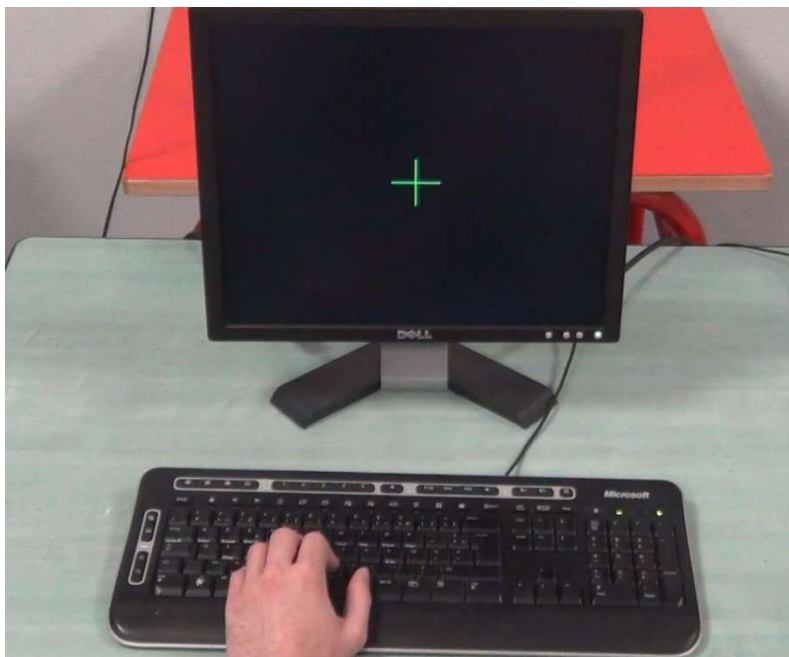
Dans ce travail de thèse nous avons utilisé les tâches motrices séquentielles pour quantifier les apprentissages moteurs. Ces tâches motrices consistent à appuyer sur une série de touches dans un ordre bien précis le plus rapidement et le plus précisément possible. Elles sont considérées comme un outil efficace pour quantifier les apprentissages moteurs (Krakauer et al., 2019). De ce fait, elles ont couramment été utilisées dans les études évaluant le rôle du sommeil et des fuseaux du sommeil dans les processus de consolidation de la mémoire (Albouy, Fogel, et al., 2013; Boutin et al., 2018; Debarnot, Castellani, et al., 2011; Doyon et al., 2018; Fogel et al., 2017; Laventure et al., 2016). Les séquences motrices dans nos études ont été réalisées par l'intermédiaire d'un clavier d'ordinateur (AZERTY), en utilisant les touches c, v, b et n. La longueur de la séquence utilisée est spécifique à l'expérimentation et sera donc détaillée par la suite. Les phases d'acquisition et de test des performances ont été réalisées sous la forme de blocs de pratique. Un bloc a consisté en la réalisation successive de la séquence pendant un temps donné, ou limité par un nombre de touches à appuyer, selon l'expérimentation. Néanmoins, d'une manière commune aux deux expérimentations, les blocs d'une même phase sont séparés par 30 secondes de pause. De plus, la séquence motrice a été explicitement communiquée aux participants avant de commencer l'expérimentation. Il leur a également été demandé de réaliser 3 fois

successivement la séquence sans erreur avant de pouvoir débiter la phase d'apprentissage moteur. De cette manière, les participants ont pu acquérir la connaissance explicite de la séquence. Bien que des éléments soient en faveur d'un rôle du sommeil sur les apprentissages implicites, il apparaît qu'un apprentissage explicite est davantage sensible aux effets du sommeil (King et al., 2017; Robertson et al., 2004).

L'apprentissage de la tâche motrice séquentielle s'est effectué exclusivement de la main gauche, par des participants droitiers. Nous avons pu voir précédemment que les capacités de transfert sont asymétriques (Kovacs, Mühlbauer, et al., 2009), et que le transfert visuo-spatial semble être favorisé du membre non dominant au membre dominant (Sakai et al., 2003). En outre, les représentations spatiales ont été décrites comme étant plus sensibles aux effets du sommeil par rapport aux représentations motrices (Albouy, Fogel, et al., 2013). Ainsi, les capacités de transfert inter-manuel selon des coordonnées visuo-spatiales ont fait l'objet de ce travail de thèse. Pour les évaluer, nous avons demandé aux participants de réaliser la même séquence (la même suite de touches) avec la main controlatérale (la main droite). Dans la seconde expérimentation, nous avons également exploré l'effet du sommeil sur les capacités de généralisation vers une nouvelle séquence non pratiquée.

Pour réaliser la tâche motrice séquentielle, les participants étaient assis sur une chaise de bureau, face à un écran d'ordinateur situé à environ 60 cm de leur thorax (Figure 30). Chaque bloc de pratique commençait par la présentation d'une croix verte au centre de l'écran, accompagnée par une brève tonalité de 50 ms. En cas d'erreurs lors de la production de la séquence, les participants étaient invités à "ne pas corriger les erreurs et à reprendre depuis le début de la séquence" (voir Gabitov et al. (2017) pour une procédure similaire). À la fin de chaque bloc, la couleur de la croix passait du vert au rouge, et les participants devaient alors la regarder pendant la période de repos de 30 secondes. Pour quantifier le degré d'apprentissage de la séquence, nous avons récupéré le temps de réponse (TR) entre deux appuis successifs sur les touches du clavier. Comme il était demandé aux participants de reprendre la séquence depuis le début s'ils détectaient une erreur dans leur exécution, les TR correspondants n'ont pas été pris en compte dans les analyses ultérieures (Bönstrup et al., 2019). Pour refléter les performances individuelles sur la tâche motrice séquentielle, nous avons calculé le temps de réponse moyen de chaque séquence réalisée correctement. Les temps de réponse sont un indicateur de la performance sur une tâche motrice séquentielle couramment utilisé dans la littérature (Bönstrup et al., 2019; Krakauer et al.,

2019; Lustenberger et al., 2016). La diminution des temps de réponse reflète une amélioration des performances et l'étude de son évolution au cours de la pratique a été utilisée pour évaluer le processus d'acquisition d'une séquence motrice (Bönstrup et al., 2019, 2020). Une autre métrique couramment utilisée est la précision, représentée par le nombre de bonnes séquences effectuées dans un bloc de pratique, ou inversement par le nombre d'erreur. Elle est parfois couplée avec les temps de réponse de manière à produire un score de performance (Boutin et al., 2018). Dans ce travail de thèse, nous avons analysé spécifiquement les temps de réponse, ces derniers étant décrits comme plus sensibles aux effets du sommeil et à l'expression des gains de performance relatifs (Albouy, Fogel, et al., 2013; Lustenberger et al., 2016). En outre, Lustenberger et al. (2016) ont suggéré l'utilisation préférentielle de mesures liées à la vitesse d'exécution pour l'évaluation du rôle du sommeil et des fuseaux du sommeil dans les processus de consolidation des apprentissages moteurs. La présentation des stimuli et l'enregistrement des réponses ont été contrôlés et acquis à l'aide du logiciel MATLAB R2016b de *The MathWorks* (Natick, MA) et de l'extension *Psychophysics Toolbox* (Kleiner et al., 2007).

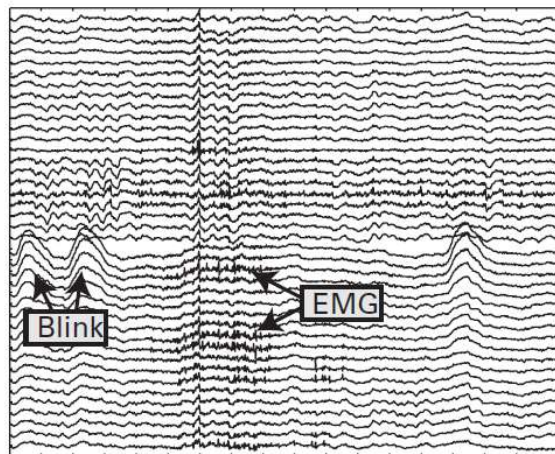


**Figure 30. Illustration de la configuration expérimentale.** Les participants étaient assis devant l'écran d'ordinateur. Les séquences motrices devaient être réalisées avec la main gauche (membre non dominant), en appuyant sur les touches c, v, b et n d'un clavier français AZERTY respectivement avec l'auriculaire, l'annulaire, le majeur et l'index. Le début d'un bloc de test ou de pratique était marqué par l'apparition d'une croix verte à l'écran. Entre les blocs, pendant les phases de pause, cette croix devenait rouge.

## 5.2. Électroencéphalographie

### 5.2.1. Principe physiologique

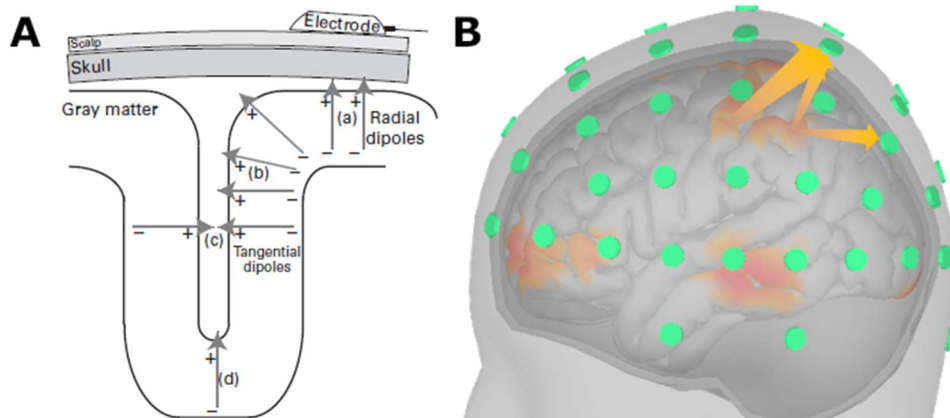
Durant le sommeil des participants, nous avons enregistré leur activité cérébrale par électroencéphalographie (EEG). L'EEG est une méthode d'exploration cérébrale, qui consiste à mesurer l'activité électrique du cerveau par le placement d'électrodes à la surface du cuir chevelu. L'activité cérébrale électrique mesurée provient principalement des neurones corticaux. Elle correspond à l'addition des potentiels postsynaptiques de groupes de neurones. Ces micro-variations du potentiel électrique vont se propager au travers des différentes couches de tissus crâniens, pour notamment atteindre le cuir chevelu. Les électrodes disposées à ce niveau vont capter ces micro-variations du potentiel électrique, correspondant donc à la somme de l'activité électrique de groupes neuronaux relativement larges. L'activité cérébrale captée est faible (de l'ordre du microvolt) et peut donc être noyée par l'activité électrique environnante, qu'elle provienne du corps (contraction musculaire par exemple) ou de l'environnement (circuits électriques proches, courant alternatif). Le signal enregistré est alors très sensible et facilement bruité.



**Figure 31. Exemple de signaux EEG bruts provenant de plusieurs électrodes.** Chaque ligne correspond au signal enregistré par une électrode. Le signal EEG est faible, de l'ordre du microvolt, et donc particulièrement sensible au bruitage environnement. Sur cet exemple, le signal est contaminé par des clignements des yeux (Blink) généralement visibles sur les électrodes frontales, et par l'activité musculaire proche (EMG). Figure issue de Cohen (2014).

L'avantage principal de l'EEG réside dans sa forte résolution temporelle (Cohen, 2014). L'activité électrique captée provient en partie directement de l'activité des neurones (Figure 32 A). De ce fait, cela permet de suivre avec une grande précision temporelle la variation de l'activité cérébrale sous-jacente. Cependant, la propagation du courant électrique au travers des différents tissus crâniens induit un inconvénient majeur à l'utilisation de l'EEG seule. Une

électrode située sur le cuir chevelu va capter un signal électrique provenant de différents sites corticaux, s'étant propagé au travers des tissus (Figure 32). Ce problème, aussi appelé conduction volumique, rend la localisation de l'activité enregistrée difficile à déterminer avec le simple signal EEG. L'EEG fournit donc une résolution spatiale limitée de l'activité cérébrale.



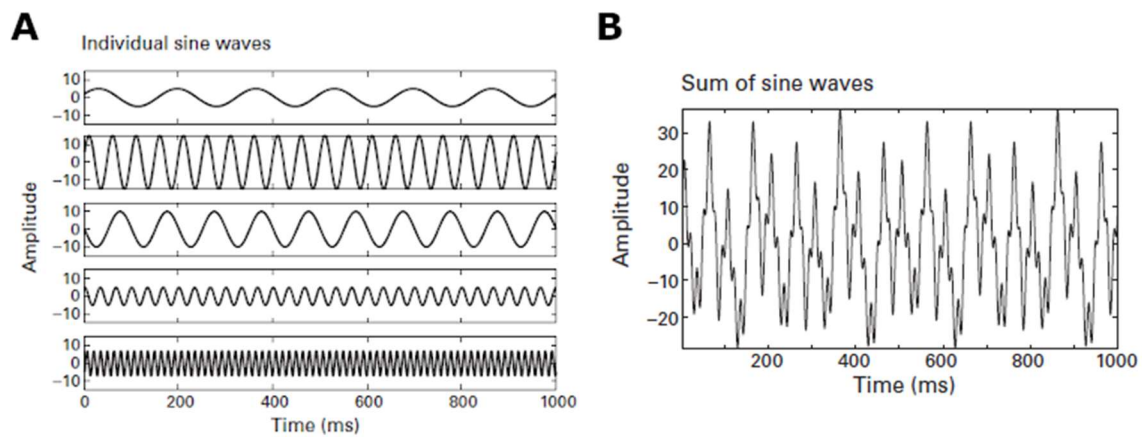
**Figure 32. Propagation du courant électrique au sein des différents tissus crâniens. (A)** Graphique illustrant l'origine du signal électrique neuronal enregistré par les électrodes EEG. L'activation de groupes neuronaux au sein de la matière grise corticale peut être assimilée à des dipôles électriques. Selon leur orientation par rapport à la boîte crânienne, ils peuvent contribuer de manière plus ou moins importante au signal électrique global enregistré par l'électrode apposée sur le cuir chevelu. Figure issue de Cohen (2014) **(B)**. Schématisation de la problématique de la conduction volumique. Le signal électrique produit par la source d'activité corticale se propage dans les différents tissus crâniens. Cela implique qu'une même source d'activité est captée par plusieurs électrodes (disques verts), et qu'une électrode enregistre un signal provenant de multiples sources. Il n'est alors pas aisé de déterminer avec précision la localisation des sources d'activité en se basant uniquement sur le signal EEG enregistré par les électrodes. Figure réalisée sur nos données expérimentales.

### 5.2.2. Ondes cérébrales

Le tracé EEG représente la variation du potentiel électrique mesuré au cours du temps. Il peut être décomposé sous la forme de plusieurs ondes cérébrales de fréquences différentes, additionnées les unes avec les autres (Figure 33). Ces ondes cérébrales représentent l'activité rythmique de groupes de neurones, produisant une phase de dépolarisation lors de leur activation et une phase d'hyperpolarisation lors du « repos » du groupe neuronal (Cohen, 2014). Nous pouvons par exemple citer le cas des oscillations lentes observées pendant le sommeil lent. Ces oscillations lentes sont de basses fréquences (0.5 - 1 Hz), alternant entre de larges périodes de dépolarisation et d'hyperpolarisation. Etant donné que ce signal correspond à la somme de l'activité sous-jacente, plus l'amplitude de l'onde est élevée, plus le nombre de neurones synchronisés est élevé (Buzsáki et al., 2012). De plus, la puissance des ondes cérébrales a tendance à diminuer selon une relation inverse



à la fréquence (Miller et al., 2009). Ainsi, les ondes de basses fréquences ont une amplitude plus importante, et donc un groupe de neurones activés de façon synchrone plus important que les ondes de hautes fréquences. La désynchronisation des neurones est supposée refléter une augmentation de l'activité cérébrale (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Cela a pour conséquence qu'une désynchronisation d'une onde de basse fréquence est accompagnée d'une augmentation de l'activité d'une onde de plus haute fréquence (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Par exemple, les ondes gamma (> 40 Hz) sont considérées comme reflétant une activité neuronale élevée (Manning et al., 2009). Il a notamment été montré que la réponse hémodynamique de régions cérébrales augmentait avec l'activité des ondes gamma (Mukamel et al., 2005).

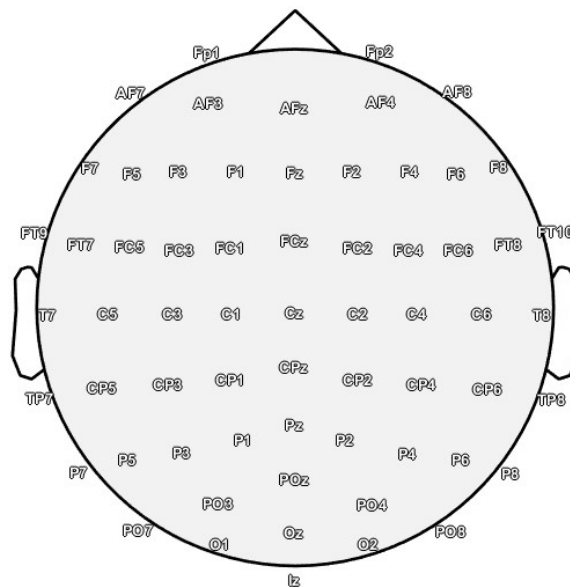


**Figure 33. Illustration de la décomposition d'un signal en plusieurs ondes.** La somme de plusieurs ondes sinusoïdales de différentes fréquences (A) produit un signal (B) s'apparentant à ce que l'on peut observer sur un tracé EEG. Le signal EEG peut donc être décomposé en plusieurs ondes cérébrales, dont l'activité peut varier temporellement et spatialement. Figures issues de Cohen (2014).

### 5.2.3. Acquisition des signaux EEG

Dans ce travail de thèse, nous avons enregistré l'activité cérébrale par EEG pendant le sommeil, et pendant la phase d'apprentissage de la première expérimentation. Pour ce faire, le signal a été acquis à l'aide d'un casque EEG à 64 canaux (actiCAP snap BrainProducts Inc.) (Figure 34). Le matériel EEG comprenait des électrodes de type *slim* avec une résistance de sécurité de 5 k $\Omega$ , adaptées aux enregistrements du sommeil. Les électrodes FCz et AFz ont été désignées, respectivement, comme électrodes de référence et de masse. Par l'intermédiaire du casque EEG, les électrodes étaient placées selon le système 10 – 20. La distance entre le nasion et l'électrode frontale AFz était donc de 10 % de la distance nasion-inion.

Pour une cotation fiable des stades de sommeil, nous avons également ajouté l'enregistrement de signaux d'électrooculographie (EOG) et d'électromyographie (EMG) à l'aide d'électrodes bipolaires Ag-AgCl. Nous avons enregistré la composante verticale de l'EOG en plaçant des paires d'électrodes au-dessus et au-dessous de l'œil gauche. Les électrodes bipolaires EMG ont été placées sur le menton. Toutes les données EEG, EMG et EOG ont été enregistrées à l'aide de deux amplificateurs 32 canaux alimentés par batterie et d'un amplificateur bipolaire 16 canaux (respectivement, BrainAmp et BrainAmp ExG, Brain Products Inc.). Tous les signaux ont été enregistrés à une fréquence d'échantillonnage de 5 kHz et de 1 kHz respectivement pour la première et seconde expérimentation avec une résolution de 100 nV. L'impédance entre les électrodes et la peau a été maintenue en dessous de 5 kΩ à l'aide d'une pâte conductrice Abralyt HiCl pour garantir des enregistrements stables pendant toutes les phases expérimentales.



**Figure 34. Noms et emplacements topographiques bidimensionnels des électrodes EEG.** Le casque EEG utilisé dans ce travail de thèse est composé de 64 électrodes, en plus de l'électrode de référence FCz et de la terre (Fpz, non représentée ici).

Pour résumer, le signal EEG est un signal électrique enregistré à la surface du cuir chevelu et correspondant à l'activité électrique globale captée sous l'électrode. Le tracé EEG comprend l'activité cérébrale provenant de la somme de la variation des potentiels électriques neuronaux, bruitée par une activité électrique environnante. Le signal EEG peut être décomposé en plusieurs ondes de différentes fréquences. Ces ondes représentent les

activations rythmiques de groupes de neurones plus ou moins larges. Il est considéré qu'une augmentation de la puissance spectrale des ondes de haute fréquence représente une activité cérébrale élevée. Dans ce travail de thèse, nous avons utilisé un casque EEG à 64 canaux, associé à l'enregistrements d'EOG et d'EMG mentonnier.

### **5.3. Traitement de données**

#### **5.3.1. Analyses comportementales**

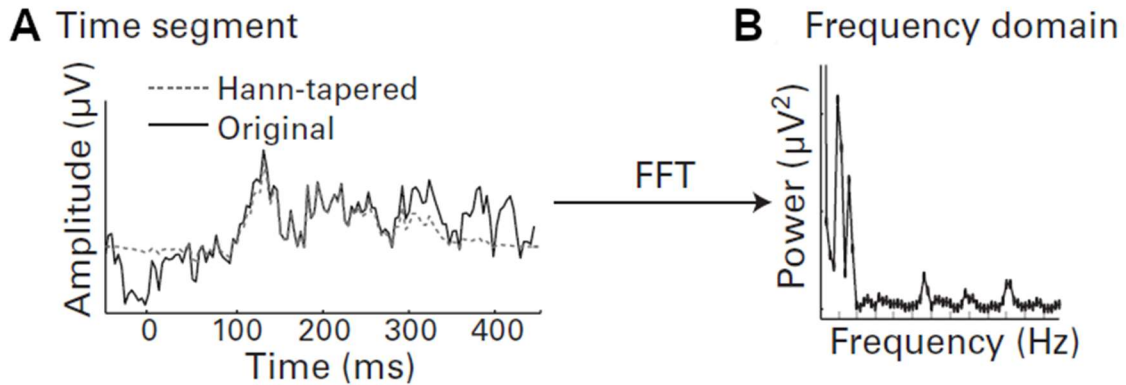
Les temps de réponse mesurés correspondent à l'intervalle de temps entre deux appuis successifs sur les touches du clavier. Nous avons également enregistré les réponses (i.e., les touches de clavier sur lesquels le participant a appuyé) de manière à identifier les séquences correctement exécutées. Pour refléter la performance individuelle sur la tâche motrice séquentielle, nous avons récupéré les temps de réponse des séquences correctement exécutées (Bönstrup et al., 2019; Vahdat et al., 2017). Les TR ont ensuite été moyennés pour obtenir une estimation globale de la performance pour chaque bloc et chaque participant. Il est à noter que plus le temps de réponse moyen est bas, plus la vitesse d'exécution est élevée. De manière à évaluer les variations de performance entre chaque phase de test, nous avons calculé le pourcentage de différence entre deux phases de tests successives. Le détail et les dénominations des variations de performance pour chaque expérimentation seront explicités dans les sections correspondantes. Cette variable comportementale va nous permettre d'évaluer les potentielles relations entre l'évolution des performances sur la tâche motrice et certaines composantes du sommeil. Ces dernières seront déterminées par des analyses du tracé EEG.

#### **5.3.2. Analyses EEG**

*Pré-traitement du signal.* Dans un premier temps, une analyse visuelle du signal EEG brut a été effectuée de manière à identifier et écarter des analyses ultérieures les artefacts et signaux de chaque canaux excessivement bruités ou non utilisables (e.g., mouvement du corps, contraction des muscles masséters, perte de contact d'une électrode). Les données EEG ont ensuite été sous-échantillonnées à 250 Hz et re-référencées au niveau des mastoïdes (électrodes TP9 et TP10). Elles ont ensuite été filtrées par un filtre passe-bande entre 0.5 et 50 Hz avec une atténuation dans la bande d'arrêt de 60 dB et une transition haute et basse de 0.5 Hz. Ce filtre a été appliqué de manière à supprimer le décalage en courant continu et le bruit des hautes fréquences (circuit électrique, activité musculaire). Les

données EOG et EMG ont été respectivement filtrées par un filtre passe-bande entre 0.3-35 Hz et 10-100 Hz (Iber et al., 2007) avec une atténuation dans la bande d'arrêt de 60 dB, une transition basse respectivement de 0.3 et 1 Hz et une transition haute de 0.5 et 1 Hz. Enfin, le signal EEG exempt d'artefacts a été classé selon les stades du sommeil conformément aux directives de l'AASM (Iber et al., 2007). Chaque période de 30 secondes a été évaluée visuellement en tant que stade 1-3 du sommeil lent, sommeil paradoxal ou éveil. Ces premières étapes de traitement du signal EEG et les analyses décrites ci-dessous ont été effectuées à l'aide du logiciel MATLAB R2019b de *The MathWorks* (Natick, MA), de l'extension *Brainstorm* (Tadel et al., 2011) et *EEGLAB* (Delorme & Makeig, 2004).

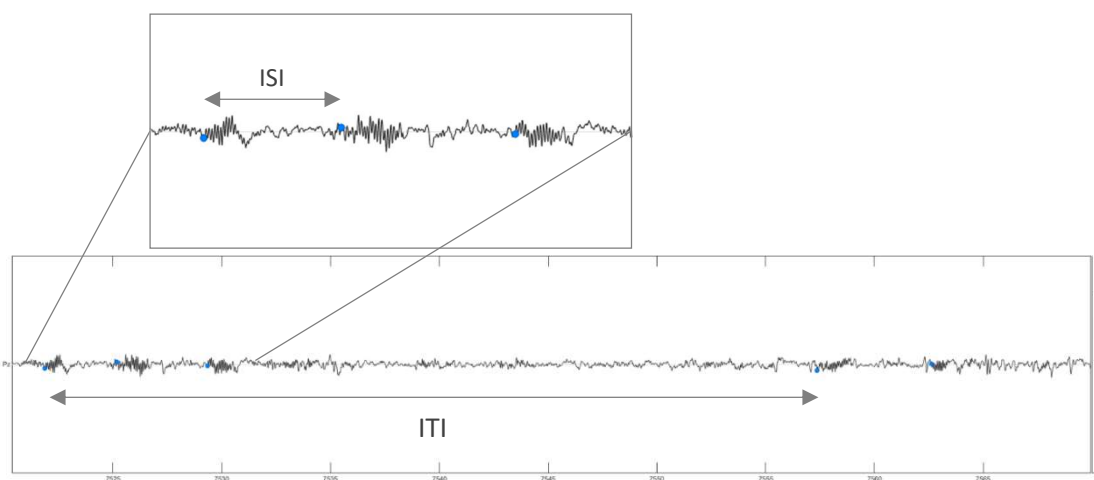
*Densité spectrale de puissance.* Nous avons calculé la puissance spectrale des ondes en fonction de leur fréquence de manière à illustrer leurs variations selon plusieurs conditions. Nous avons utilisé la méthode de Welch afin de réduire l'influence du bruitage, les signaux EEG en étant particulièrement sensible. Cette méthode consiste à séparer le signal en plusieurs périodes se chevauchant puis à appliquer une fenêtre de Hamming sur chaque partie de signal de manière à réduire la fuite spectrale lors de la transformée de Fourier discrète subséquente (Figure 35 A). Le chevauchement des fenêtres temporelles a ici été fixé à 50%. Les périodogrammes ont été obtenus à partir du carré de la transformée de Fourier de chaque fenêtre temporelle avant d'être moyennés entre eux (Figure 35 B). Ce procédé nous permet de dresser la variation de la puissance des ondes en fonction de la fréquence. La magnitude spectrale peut également être déterminée par la racine carrée de la puissance spectrale. Nous avons calculé la densité spectrale de puissance des ondes de fréquence allant de 0.5 à 20 Hz, par palier de 0.25 Hz. Cette analyse a été réalisée exclusivement sur les périodes temporelles du stade 2 du sommeil lent de chaque participant.



**Figure 35. Illustration du passage d'un signal temporel vers le domaine fréquentiel. (A)** Exemple d'une fenêtre temporelle de 500 ms d'un signal EEG (en trait plein) et du même signal après l'application d'une fenêtre de Hann (en pointillé). La fenêtre de Hann, tout comme la fenêtre de Hamming permet de réduire la discontinuité du signal aux extrémités de la fenêtre temporelle et donc la fuite spectrale. **(B)** Sur ce signal est ensuite appliquée une transformée rapide de Fourier permettant d'extraire la puissance spectrale des ondes composant le signal en fonction de leur fréquence. Figures issues de Cohen (2014).

*Détection et classification des fuseaux du sommeil.* Afin d'identifier les fuseaux du sommeil, nous avons utilisé un algorithme de détection automatique. Communément aux deux expérimentations, la détection des fuseaux du sommeil a été effectuée sur toutes les fenêtres temporelles du stade 2 du sommeil lent léger, en excluant les artefacts, au niveau pariétal (électrode Pz). L'expression des fuseaux du sommeil a été décrite comme étant prédominante dans cette région après l'apprentissage de séquences motrices (Boutin et al., 2018, 2022; Fogel et al., 2017; Laventure et al., 2016). Nous avons utilisé un algorithme basé sur les ondelettes de manière à extraire les variations de la puissance spectrale du signal au cours du temps sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil (Boutin et al., 2018). Le début et la fin de chaque fuseau ont été détectés en appliquant un seuil dynamique (reposant sur l'écart absolu médian de la puissance spectrale) sur la bande de fréquences de 11 à 16 Hz. Les événements détectés ont été considérés comme des fuseaux du sommeil uniquement si la durée était supérieure à 0.3 seconde, n'excédait pas 2 secondes et s'ils apparaissaient pendant le stade 2 du sommeil lent léger (Boutin et al., 2018, 2022; Boutin & Doyon, 2020). Comme proposé récemment par Boutin & Doyon, (2020), les fuseaux du sommeil peuvent être divisés en deux catégories. Les groupes de deux ou plusieurs fuseaux consécutifs détectés sur une même électrode, espacés de moins de 6 secondes correspondent à ce qui sera appelé des trains de fuseaux, par rapport à ceux qui se produisent de manière isolée (plus de 6 secondes entre deux fuseaux consécutifs détectés sur la même électrode) (Figure 36). Par conséquent, les fuseaux appartenant à des trains ont

été classés comme des fuseaux groupés, et ceux se produisant de manière sporadique ont été classés comme des fuseaux isolés. Plusieurs variables d'intérêt ont été prises en compte : le nombre total de fuseaux ; quatre mesures liées au regroupement des fuseaux (nombre total de fuseaux groupés et isolés, nombre total de trains, proportion de fuseaux groupés) ; deux mesures de la rythmicité d'apparition des fuseaux (intervalle inter-fuseaux [ISI ; *Inter-Spindle Interval*] dans les trains et intervalle inter-train [ITI ; *Inter-Train Interval*] ; en secondes), et deux mesures de la densité des fuseaux (densité globale [nombre de fuseaux par minute] et densité locale [nombre de fuseaux dans une fenêtre de 60 secondes centrée sur chaque fuseau]).



**Figure 36. Exemple de détection de deux trains de fuseaux du sommeil sur le participant 1 de la seconde étude.** Ce graphique représente le signal EEG prétraité provenant de l'électrode Pz pendant le stade 2 du sommeil lent léger d'un participant. Cinq fuseaux du sommeil ont été détectés sur cette fenêtre temporelle dont le début est marqué par un point bleu. Deux trains de fuseaux sont visibles ici. Dans chaque train, l'intervalle de temps entre les fuseaux est de moins de 6 secondes, ils ont donc été classifiés comme étant des fuseaux groupés. ISI : *Inter-Spindle Interval* ; ITI : *Inter-Train Interval*.

*Décomposition temps-fréquence.* Pour évaluer l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil du stade 2, nous avons effectué des analyses temps-fréquence (TF). Pour chaque fuseau du sommeil du stade 2 détecté, nous avons extrait une fenêtre temporelle de 12 secondes centrée sur le début du fuseau. Nous avons appliqué pour chaque fenêtre une décomposition temps-fréquence dans la bande de fréquences de 1 à 20 Hz en utilisant une ondelette complexe de Morlet. La résolution spectrale de l'ondelette a été définie avec une fréquence centrale fixée à 1 Hz, et temporellement avec la largeur à mi-hauteur (FWHM ; *Full Width at Half Maximum*) fixée à 3 secondes. Nous avons ensuite moyenné les cartes TF pour chaque participant, représentant ainsi la moyenne de la variation de la puissance spectrale

au cours du temps et en fonction de la fréquence autour de l'apparition des fuseaux du sommeil. Afin d'obtenir une mesure de la puissance comparable entre les groupes (Cohen, 2014), nous avons également converti les cartes temps fréquences en décibels par rapport à une fenêtre temporelle de référence fixée de 2 secondes à 0.5 secondes avant l'apparition des fuseaux du sommeil.

*Connectivité fonctionnelle.* Les activations corticales synchrones à l'échelle des électrodes ont été déterminées à partir des analyses de connectivité fonctionnelle. L'EEG permet d'enregistrer l'activité d'ondes cérébrales sur plusieurs électrodes, reflétant dans une certaine mesure plusieurs zones cérébrales. Nous nous sommes intéressés spécifiquement à la bande de fréquences des fuseaux du sommeil (11-16 Hz). L'objectif de cette analyse était d'évaluer les zones corticales présentant une activité synchrone au cours des fuseaux du sommeil détectés. La cohérence EEG reflète la synchronisation oscillatoire entre différentes aires cérébrales dans une bande de fréquences spécifique. L'activation simultanée de plusieurs zones cérébrales suppose qu'elles sont fonctionnellement liées (Fries, 2005; Salinas & Sejnowski, 2001). Cependant, l'EEG pose un problème majeur pour l'étude de la synchronisation oscillatoire. Les électrodes captent un potentiel sommé provenant de plusieurs sources d'activité, certaines à distance. Ce phénomène, aussi connu sous le terme de conduction volumique, provoque une redondance dans les mesures des électrodes spatialement proches. Les signaux des électrodes ont alors tendance à être synchronisés, ce qui provoque une majoration et une falsification de la cohérence EEG véritable. Il existe plusieurs méthodes pour réduire ou s'affranchir du problème de la conduction volumique. Nolte et al. (2004) propose de calculer la partie imaginaire de la cohérence, décrite comme insensible à la conduction volumique. En effet, la cohérence est définie selon l'équation (1) comme étant la valeur absolue du spectre croisé (normalisé) entre le signal de deux électrodes  $i$  et  $j$ .

$$C_{ij}(f) = \left| \frac{S_{ij}(f)}{(S_{ii}(f)S_{jj}(f))^{\frac{1}{2}}} \right| \quad (1)$$

Avec  $S_{ij}(f)$  le spectre croisé obtenu par la conjugaison des transformées de Fourier du signal des électrodes  $i$  et  $j$ . Le spectre croisé peut alors s'exprimer sous la forme suivante :

$$S_{ij}(f) = \langle r_i r_j e^{i\Delta\theta} \rangle \quad (2)$$

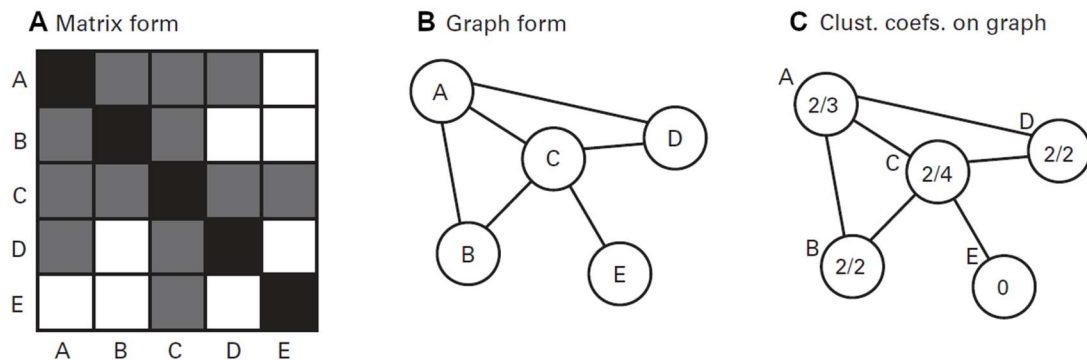
Avec  $\Delta\theta = \theta_i - \theta_j$  la différence de phase entre les signaux des électrodes  $i$  et  $j$  dans une bande de fréquences spécifique. Le spectre croisé est la moyenne au cours du temps de  $e^{i\Delta\theta}$  pondérée par le produit des amplitudes  $r_i$  et  $r_j$ . Si les deux signaux ne sont pas synchronisés, la différence de phase  $\Delta\theta$  prend une valeur aléatoire au cours du temps, et la moyenne, donc la cohérence, sera nulle. Cette méthode permet donc de mesurer et comparer la phase des signaux des deux électrodes. La formule d'Euler permet d'écrire  $e^{i\Delta\theta}$  suivant l'équation (3). Nolte et al. (2004) ont souligné que la cohérence de signaux avec un décalage de phase nul (modulo  $\pi$ ) ne s'exprime que dans le domaine réel (3), le terme  $i \sin \Delta\theta$  étant alors égal à zero.

$$S_{ij}(f) = \langle r_i r_j (\cos \Delta\theta + i \sin \Delta\theta) \rangle \quad (3)$$

La conduction volumique est supposée être instantanée et produire une synchronisation parfaite des signaux captés provenant d'une même source (Nolte et al., 2004). Ainsi, si la cohérence mesurée entre deux électrodes provient de la conduction volumique, le décalage de phase sera nul ou égal à  $\pi$  (si la source s'interpose entre les électrodes  $i$  et  $j$ ) et par conséquent la partie imaginaire ( $i \sin \Delta\theta$ ) sera nulle. Ainsi, en prenant uniquement en compte la partie imaginaire de la cohérence (*icoh*), cela nous permet de nous affranchir du problème de la conduction volumique. La partie imaginaire de la cohérence reflète ainsi de véritables interactions cérébrales, au détriment d'une perte d'une partie de l'information. En effet, la connectivité des signaux présentant une forte synchronisation oscillatoire, sans que cela provienne de la conduction volumique, sera réduite avec cette métrique. Dans ce travail de thèse, nous avons calculé *l'icoh* sur une fenêtre temporelle de 2 secondes à partir du début de chaque fuseau du sommeil détecté, entre toutes les paires possibles d'électrodes (en excluant TP9, TP10) dans la bande de fréquences de 11 à 16 Hz. Les cartes de connectivités ont par la suite été moyennées de manière à dresser la connectivité fonctionnelle moyenne entre toutes les paires d'électrodes pour chaque participant. Une connectivité fonctionnelle de base a également été calculée en utilisant la même procédure sur une fenêtre temporelle allant de -2.5 à -0.5 secondes avant le début de chaque fuseau. La comparaison de la cohérence pendant l'apparition des fuseaux du sommeil par rapport à celle de base nous permet de discerner un réseau d'électrodes impliqué dans l'activité des fuseaux du sommeil.



*Théorie des graphes.* Pour aller plus loin, si le réseau déterminé suite aux analyses de connectivité est visuellement peu indicatif (notamment dû à un nombre de connexions trop élevé), nous nous sommes intéressés à la théorie des graphes pour représenter le réseau d'une manière alternative. La théorie des graphes consiste à représenter le réseau sous la forme d'une matrice ou d'un graphe composé de plusieurs nœuds (les électrodes ici) connectés entre eux (Figure 37 A et B). Plusieurs métriques relatives au réseau sont calculables à partir des mesures de cohérence (Ismail & Karwowski, 2020). Nous avons notamment porté notre attention sur le coefficient de groupement (CC; *Clustering Coefficient*), défini comme représentatif de l'efficacité locale du réseau (Ismail & Karwowski, 2020) (Figure 37 C). Si plusieurs nœuds sont directement connectés entre eux, ils forment un groupe. Le coefficient de groupement d'un nœud consiste à déterminer le nombre de connexions existant entre les nœuds connectés au nœud d'intérêt (Cohen, 2014). Il permet ainsi de nous donner une indication quant à son intégration dans le réseau. Un nœud possédant un coefficient de groupement élevé représente des interactions locales robustes et efficaces. Des réseaux aléatoirement formés ont des coefficients de groupement faibles alors que les réseaux complexes présentent des coefficients élevés, ce qui a été associé à un transfert de l'information optimal (Bullmore & Sporns, 2009).

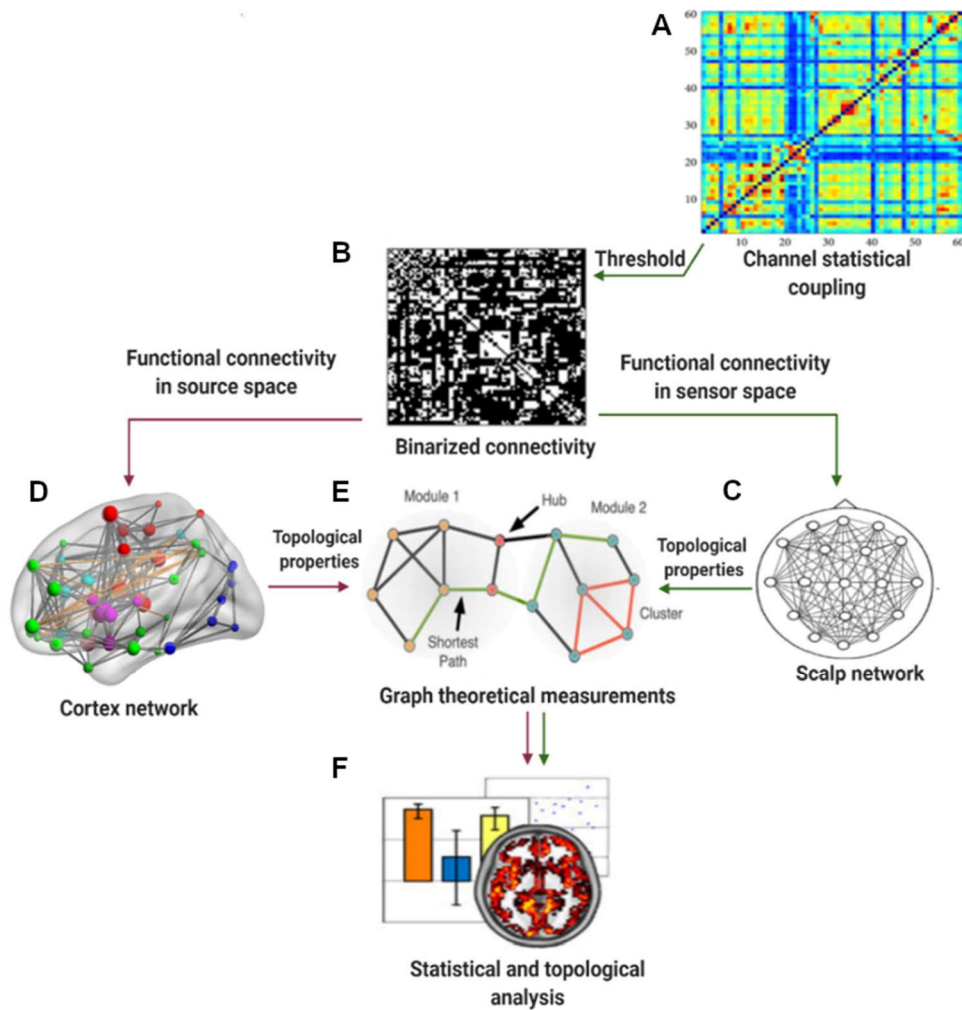


**Figure 37. Illustration de la théorie des graphes et du coefficient de groupement.** (A) Matrice de connectivité binarisée type. Chaque carré gris représente ici la présence d'une connexion entre deux électrodes supérieures au seuil fixé préalablement. A l'inverse les carrés blancs représentent une absence de connexion. Cette matrice peut être illustrée sous la forme d'un graphe (B) contenant la même information, en plus de donner un emplacement topographique à chaque électrode. Le calcul du coefficient de groupement (C) permet de quantifier le réseau observé et de déterminer quelles sont les zones présentant des interactions locales élevées. Par exemple, l'électrode A présente trois connexions supérieures au seuil, et parmi les trois électrodes connectées avec la A, deux sont interconnectées entre elles (B - C ; C - D). Le coefficient de groupement de l'électrode A est alors de 2/3. Figures issues de Cohen (2014).

Le calcul du coefficient de groupement se divise en plusieurs étapes successives (Figure 38) Tout d'abord, il est nécessaire d'avoir une mesure de la connectivité entre les différents nœuds. Dans ce travail de thèse, nous allons utiliser les matrices de connectivité de chaque groupe expérimental moyennées entre tous les participants. L'étape suivante consiste à binariser ces matrices en appliquant un seuil. Nous avons ici choisi un seuil statistique propre à chaque groupe expérimental, déterminé par un test de permutation entre la connectivité moyenne lors de l'apparition des fuseaux du sommeil et celle de base, corrigé pour comparaisons multiples par la méthode des max-t (détaillée dans la section 5.3.3). Dans la suite des analyses, la valeur de la cohérence n'est plus prise en compte, seule la présence ou non d'une connexion supérieure au seuil est considérée. A partir des matrices binaires, nous avons appliqué le calcul du coefficient de groupement pour chaque électrode (4).

$$CC_i = \frac{2 \sum_{j=1}^n v_{ij}}{n_i(n_i - 1)} \quad (4)$$

Avec  $i$  et  $j$  deux électrodes,  $v_{ij} = 1$  si la connexion entre  $i$  et  $j$  est supérieure au seuil précédemment fixé, sinon  $v_{ij} = 0$ , et avec  $n$  est le nombre d'électrodes présentant une connexion avec l'électrode  $i$  supérieure au seuil fixé. De cette manière, nous pouvons analyser une des propriétés topologiques relative au groupement des électrodes du réseau précédemment déterminé par le calcul de la connectivité fonctionnelle.

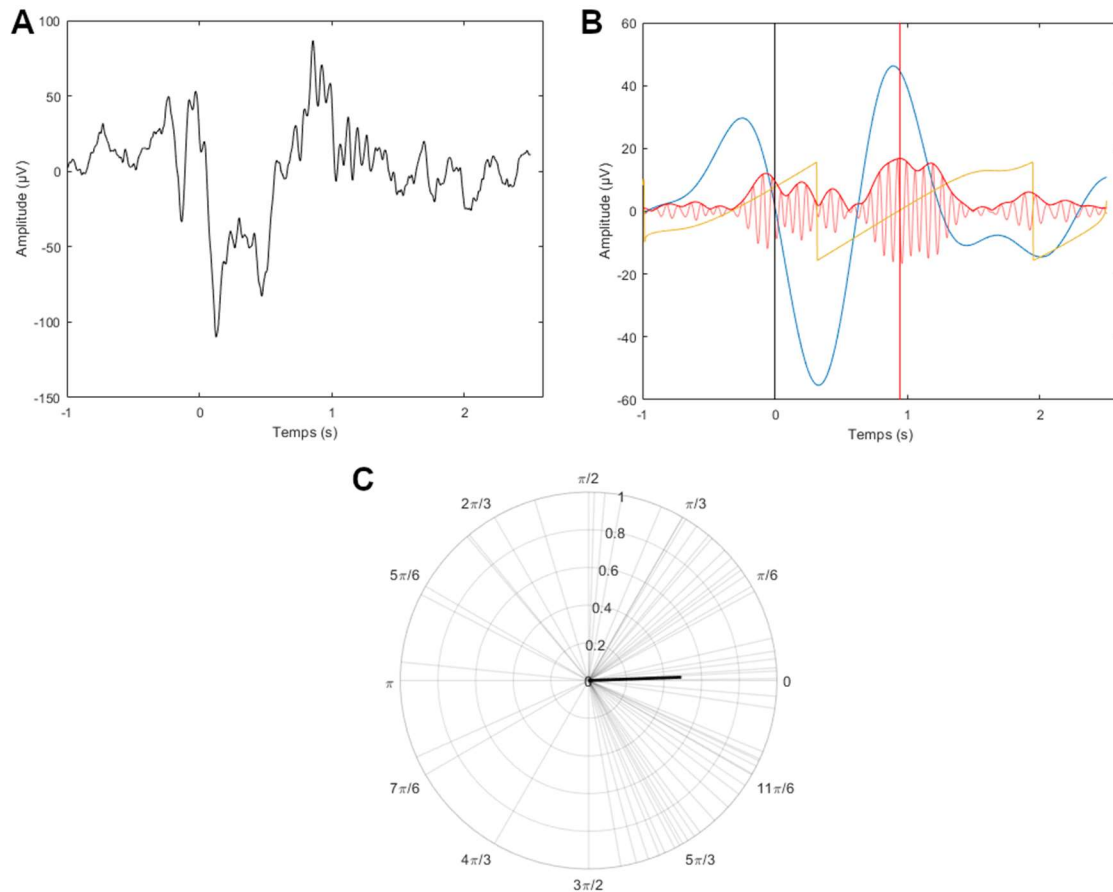


**Figure 38. Récapitulatif des étapes permettant de passer d'une mesure de la connectivité aux analyses du réseau par la théorie des graphes. (A)** La matrice de connectivité, mesurée par diverses méthodes, est tout d'abord binarisée **(B)** en appliquant un seuil préalablement fixé. Ce seuil peut être statistique ou arbitraire. Le réseau peut alors être illustré à l'échelle des capteurs (les électrodes par exemple) **(C)**, ou directement via des inférences sur les sources d'activités corticales **(D)**. Plusieurs métriques relatives à la théorie des graphes peuvent être calculées **(E)**, notamment le coefficient de groupement, permettant d'évaluer quantitativement le réseau observé **(F)**. Figures adaptées de Ismail & Karwowski (2020).

*Couplage phase-amplitude.* Pour finir, nous avons également effectué des analyses de couplage phase-amplitude de manière à évaluer les interactions locales entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes. En plus de la détection et de la classification des fuseaux du sommeil précédemment décrites, nous avons utilisé un algorithme de détection automatique des oscillations lentes décrit par Staresina et al. (2015). Dans un premier temps, nous avons filtré le signal EEG de l'électrode d'intérêt entre 0.5 et 1.25 Hz. Seules les périodes temporelles correspondant au stade 2 et 3 du sommeil lent, dépourvues d'artefacts ont été considérées dans ces analyses. Ensuite, les passages à zéro (« *zero-crossings* » ; les instants où la valeur du signal est égale à 0) ont été identifiés dans le signal filtré. La durée des

potentielles oscillations lentes a été déterminée comme étant le temps entre deux passages à zéro successifs autour desquels le signal passe de positif à négatif, et devait être comprise entre 0.8 et 2 secondes (0.5 – 1.25 Hz) pour répondre au critère d'une oscillation lente. Enfin, l'amplitude des évènements répondant à ce critère a été récupérée (du creux au pic de l'oscillation). Les évènements ont été classés comme étant des oscillations lentes si leur amplitude était supérieure au 75<sup>e</sup> percentile de tous les évènements précédemment retenus. Une validation visuelle a été effectuée dans un échantillon aléatoire d'oscillations lentes détectées. Une fois la détection des oscillations lentes et des fuseaux du sommeil effectuée, nous avons déterminé les évènements concomitants. Deux évènements sont classés ainsi si le début du fuseau du sommeil est dans l'intervalle de temps d'une oscillation lente détectée (Figure 39 A). Nous avons alors récupéré les fenêtres temporelles du signal EEG filtré dans la bande de fréquences des oscillations lentes (0.5 – 1.25 Hz) et des fuseaux du sommeil (11 – 16 Hz) allant de 1 seconde avant le début de l'oscillation lente détectée à 2.5 secondes après. Enfin, sur chaque fenêtre temporelle nous avons appliqué une transformée de Hilbert pour récupérer la phase de l'oscillation lente correspondant au pic de puissance de la bande de fréquences des fuseaux du sommeil (Figure 39 B). Pour chaque participant, nous avons alors calculé la moyenne des phases  $\theta$  entre tous les évènements concomitants nous donnant un nombre complexe (5) appelé ici index de couplage ( $IC$ ). L'angle de ce nombre complexe correspond à la phase préférée d'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil et sa valeur absolue donne une représentation de l'uniformité du couplage entre tous les évènements (Figure 39 C).

$$IC = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n e^{i\theta_t} \quad (5)$$

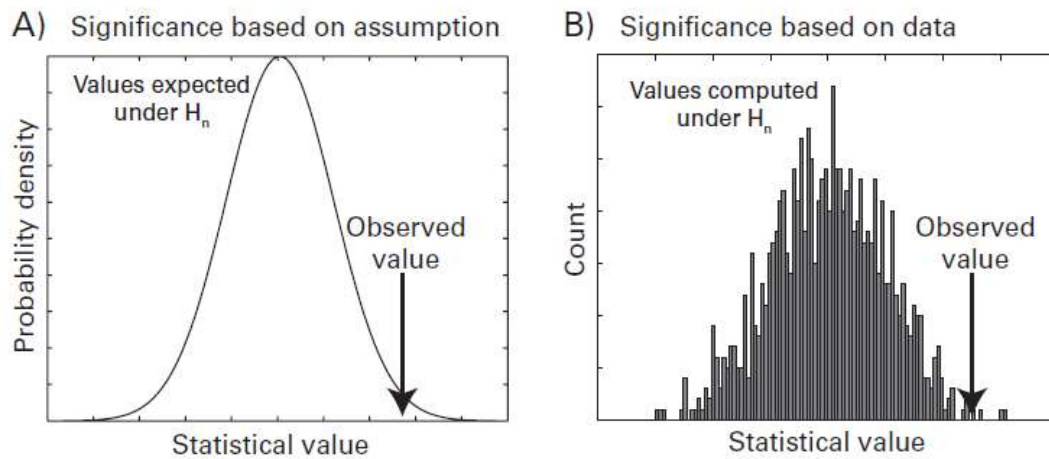


**Figure 39. Analyse de couplage phase - amplitude.** **(A)** Fenêtre temporelle d'un tracé EEG centré sur une oscillation lente (début à  $t = 0$ ) et d'un fuseau du sommeil concomitant, tous deux automatiquement détectés. **(B)** Décomposition du tracé EEG. En bleu est représenté le signal filtré dans la bande de fréquences de 0.5 – 1.25 Hz. Le trait noir vertical à  $t = 0$  correspond au début de l'oscillation lente et en jaune sa phase (allant de  $-\pi$  à  $\pi$ ) déterminée par la transformée de Hilbert. En rouge est représenté le signal filtré dans la bande de fréquences de 11 – 16 Hz, correspondant aux fuseaux du sommeil. L'enveloppe (en rouge foncé) et la puissance (correspondant au carré de l'enveloppe) ont également été calculées par la transformée de Hilbert. Le trait rouge vertical correspond au pic de puissance de la bande de fréquences des fuseaux du sommeil sur cette fenêtre temporelle. Nous avons alors récupéré la phase de l'oscillation lente correspondant à ce pic de puissance. **(C)** Graphique circulaire représentant la phase moyenne préférée d'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil. Chaque trait gris correspond à la phase récupérée lors des événements concomitants (oscillation lente et fuseau du sommeil) pendant le stade 2 du sommeil lent léger d'un participant de la seconde étude. L'angle du vecteur noir correspond à la phase préférée (moyenne) des oscillations lentes correspondant au pic de puissance des fuseaux du sommeil, la longueur est dépendante de l'uniformité du couplage. Plus les phases observées sont aléatoirement distribuées, plus la longueur du vecteur est réduite.

### 5.3.3. Analyses statistiques

*Comparaison des moyennes.* Pour tous les tests statistiques décrits dans cette section, nous avons fixé le risque d'erreur  $\alpha$  à 0.05. De manière à évaluer les différences de moyennes entre deux conditions, nous avons effectué des tests  $t$  de Student bilatéraux pour échantillons appariés ou indépendants selon le cas où la comparaison s'effectue selon un design intra-sujet ou inter-sujet, respectivement. Pour des comparaisons entre plus de deux

conditions, nous avons réalisé des analyses de la variance (ANOVA ; *Analysis of variance*). Selon les conditions et les hypothèses, les ANOVAs étaient univariées (avec un seul facteur), ou mixtes avec un facteur inter-sujet et un facteur intra-sujet. Nous avons préalablement testé la normalité de la distribution des variables analysées pour chaque échantillon par le test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965), ainsi que l'égalité des variances par le test de Levene (Brown & Forsythe, 1974). Si cette dernière caractéristique n'est pas respectée lors d'une ANOVA, la transformation de Brown-Forsythe a été appliquée (Brown & Forsythe, 1974). Dans le cas où les suppositions faites par les tests paramétriques ne sont pas respectées, nous avons opté pour l'utilisation de tests non paramétriques. De manière à évaluer les différences entre deux ou plusieurs conditions nous avons respectivement appliqué le test de Mann-Whitney (Mann & Whitney, 1947) et de Kruskal Wallis (Kruskal & Wallis, 1952). Dans certains cas et notamment pour les données provenant de l'acquisition EEG, nous avons utilisé les tests de permutation (Nichols & Holmes, 2001). Ils consistent à créer une distribution de l'hypothèse nulle en mélangeant aléatoirement les mesures (Figure 40). En se basant sur cette distribution, il est possible de déterminer si la différence entre les deux conditions, ou le résultat de tout autre test statistique, correspond à une probabilité plus ou moins élevée d'être due au hasard. Prenons l'exemple d'une comparaison d'observations faites entre deux conditions A et B. Nous souhaitons calculer la différence de ces moyennes et déterminer si cette différence peut être considérée comme statistiquement significative. Pour ce faire, nous allons mélanger les observations réalisées en réattribuant aléatoirement à chaque valeur la condition A ou B puis en récupérant la différence de la moyenne des échantillons mélangés. Cette opération est répétée autant de fois que le nombre de combinaisons possibles, ou 1000 fois si ce nombre est trop élevé. La distribution des différences de moyennes des échantillons mélangés nous permet ainsi de calculer la probabilité que la différence des observations réalisées initialement soit due au hasard. Avec un risque d'erreur  $\alpha$  à 0.05, cette probabilité est égale au nombre de valeurs de la distribution de l'hypothèse nulle supérieures ou inférieures (selon la latéralité du test) à la différence d'origine observée divisée par le nombre de permutations réalisées. La valeur de P du test statistique correspond à la probabilité P dans le cas d'un test unilatéral, ou à son double pour un test bilatéral. Ainsi,  $P \text{ valeur} = 2 * \frac{\sum(\text{Aléatoires} < \text{Obs} \text{és})}{N \text{ permutation}}$  ou  $P \text{ valeur} = 2 * \frac{\sum(\text{Aléatoires} > \text{Obs} \text{és})}{N \text{ permutation}}$  selon la latéralité du test.



**Figure 40. Illustration d'une distribution normale et d'une distribution créée à partir de la randomisation des données.** (A) Un test statistique paramétrique pose des suppositions quant aux caractéristiques des données analysées, notamment qu'elles proviennent d'une distribution Gaussienne selon la loi normale. (B) Les tests de permutation sont des statistiques non paramétriques ne reposant pas sur ces suppositions. La distribution Gaussienne sous l'hypothèse nulle est déterminée en mélangeant les données. La valeur observée est calculée à partir des données expérimentales avant randomisation et comparée à la distribution créée. Figures issues de Cohen (2014).

*Test statistique sur données angulaires.* Pour les analyses des phases du couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes nous avons utilisé des tests statistiques pour données angulaires. Pour comparer des moyennes d'angles entre deux ou plusieurs groupes, nous avons utilisé le test de Watson-Williams. Le test de Rayleigh pour non-uniformité des données nous a permis de déterminer si les phases préférées sont non-uniformes (ce cas étant un indicateur de couplage) ou si elles suivent une direction aléatoire.

*Analyses de corrélation.* De manière à évaluer la relation linéaire entre deux variables continues, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Pearson, noté  $r$ . Nous avons considéré des valeurs absolues de  $r$  égales à 0.10, 0.30 et 0.50 comme les seuils pour des petites, moyennes et grandes tailles d'effet, respectivement (J. Cohen, 1992). La normalité des données a été déterminée par le test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965). Pour comparer les coefficients de corrélation entre eux, nous avons effectué la transformation  $r$  de Fisher en  $Z$ . La comparaison statistique entre deux coefficients de corrélation  $r_1$  et  $r_2$ , transformés respectivement en  $Z_1$  et  $Z_2$  s'effectue en calculant le test  $Z$  suivant l'équation (6), avec  $N_1$  et  $N_2$  la taille des échantillons respectifs. Pour un seuil de significative fixé à 0.05, la différence est considérée comme significative si  $Z_{test} \geq 1.96$ .

$$Z_{test} = \frac{Z_1 - Z_2}{\sqrt{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}}} \quad (6)$$

*Correction pour comparaisons multiples.* Lorsque le nombre de comparaisons augmente, le risque d'erreur alpha global augmente, et donc la probabilité de rejeter une hypothèse nulle par erreur également. Il apparaît nécessaire de corriger ce problème en ajustant les valeurs de P. Plusieurs méthodes existent, celles contrôlant le taux d'erreur par famille (FWER ; *Family-Wise Error Rate*) et celles contrôlant le taux de fausses découvertes (FDR ; *False Discovery Rate*). Le FWER est la probabilité d'avoir au moins un faux positif parmi l'ensemble des comparaisons multiples testées. Le FDR est la probabilité d'avoir au moins un faux positif parmi les comparaisons multiples dont l'hypothèse nulle a été rejetée. Le contrôle du FWER est donc plus restrictif et contraignant que le contrôle du FDR. Dans ce travail de thèse et selon les analyses, nous avons opté pour les méthodes de Bonferroni, de Holm-Bonferroni, ou du test de randomisation max-t pour contrôler le FWER. Dans les cas où le contrôle du FWER apparaît trop restrictif, nous avons préférentiellement contrôlé le FDR par la procédure de Benjamini-Hochberg. Les caractéristiques de ces différentes corrections sont les suivantes :

- Correction de Bonferroni. Soient  $m$  le nombre de comparaisons effectuées et  $H_1, H_2, \dots, H_m$  l'ensemble des hypothèses nulles avec  $P_1, P_2, \dots, P_m$  les valeurs de P correspondantes. La correction de Bonferroni consiste à rejeter l'hypothèse nulle  $H_k$  si  $P_k < \frac{\alpha}{m}$  avec  $1 \leq k \leq m$ . En conséquence, plus il y a de comparaisons, plus la puissance statistique est réduite et le risque de ne pas rejeter à tort une hypothèse nulle (risque d'erreur  $\beta$ ) augmente (Shaffer, 1995).
- Correction de Holm-Bonferroni (Holm, 1979) aussi appelée correction de Holm. Cette méthode consiste à trier chaque valeur de P :  $P_1, P_2, \dots, P_m$  et leurs hypothèses nulles correspondantes  $H_1, H_2, \dots, H_m$ . Ensuite, pour chaque valeur  $P_k$  avec  $k$  allant de 1 à  $m$ , on évalue si  $P_k < \frac{\alpha}{m+1-k}$ . Dans le cas où cette inégalité est vérifiée, on rejette l'hypothèse nulle  $H_k$  avant de passer à la valeur  $P_{k+1}$  suivante, sinon la méthode est interrompue et les hypothèses nulles suivantes ne peuvent être rejetées.



- Test de randomisation max-t (Holmes et al., 1996). Cette méthode non paramétrique est particulièrement utilisée pour corriger les cartes statistiques provenant d'explorations neuro-fonctionnelles, dans lesquelles les suppositions faites par les tests paramétriques ne sont pas toujours vraies (Holmes et al., 1996). Prenons l'exemple d'une expérimentation visant à déterminer la différence d'activation cérébrale entre deux conditions A et B. Un test statistique comparant les moyennes entre les deux conditions est appliqué sur chaque pixel ou voxel des images acquises. Le risque d'erreur  $\alpha$  augmente avec le nombre de voxels, il apparaît alors nécessaire de le contrôler. Pour ce faire, nous allons dresser une distribution des statistiques maximums  $T_{max}$  selon l'hypothèse nulle. Cette distribution est obtenue en mélangeant aléatoirement les mesures effectuées dans les deux conditions, en recalculant le test statistique entre les deux conditions mélangées et récupérant le maximum du test ( $T_{max}$ ) entre tous les voxels. Cette opération est répétée autant de fois que le nombre possible de recombinaisons entre les conditions A et B, ou 1000 fois si ce nombre est trop élevé (engendrant un temps de calcul excessif) (Berry et al., 2011). Ainsi, cela nous permet d'avoir la distribution des  $T_{max}$  que l'on pourrait observer si les observations faites dans les conditions A et B étaient dues au hasard. Il est ensuite possible de fixer un seuil correspondant au  $100*(1 - \alpha)$  percentile de cette distribution. Avec un  $\alpha$  égal à 0.05, le seuil  $t_{max}$  serait la valeur de la distribution supérieure à 95% des autres valeurs. En revenant à la carte statistique d'origine, il est maintenant possible de rejeter l'hypothèse nulle de chaque voxel  $H_k$  si le test statistique  $t_k$  est supérieur à  $t_{max}$ , en contrôlant le risque d'erreur  $\alpha$ .
- Correction de Benjamini-Hochberg (Benjamini & Hochberg, 1995). Cette procédure contrôle le taux de fausses découvertes en étant moins conservatrice et en offrant une puissance statistique supérieure aux méthodes contrôlant le taux d'erreur par famille. Pour la réaliser, il est nécessaire dans un premier temps de trier chaque valeur de P :  $P_1, P_2, \dots, P_m$  et leurs hypothèses nulles correspondantes  $H_1, H_2, \dots, H_m$ . Ensuite, pour chaque valeur  $P_k$  avec k allant de 1 à m, on évalue si  $P_k < \frac{\alpha*k}{m}$ . Dans le cas où cette inégalité est vérifiée, on rejette l'hypothèse nulle  $H_k$  avant de passer à la valeur  $P_{k+1}$  suivante, sinon la méthode est interrompue et les hypothèses nulles suivantes ne peuvent être rejetées.

Pour résumer, les analyses réalisées ont pour objectif d'évaluer divers mécanismes relatifs à l'activité des fuseaux du sommeil. Nous avons particulièrement porté notre attention sur les analyses fréquentielles avec les décompositions temps-fréquence, le couplage phase-amplitude et la connectivité fonctionnelle. Les variables mesurées ont été comparées entre les groupes expérimentaux mais également au sein d'un même groupe par des analyses statistiques spécifiques. Dans le cas de comparaisons multiples, les valeurs de P ont été corrigées pour réduire le risque de rejeter à tort une hypothèse nulle. Le chapitre suivant consiste à présenter les deux expérimentations réalisées, les résultats obtenus et à les discuter.



# Chapitre 6

## Expérimentation 1 : effet du sommeil selon la modalité d'apprentissage

La première expérimentation de ce travail de thèse est centrée sur l'évaluation de l'activité des fuseaux du sommeil, et des interactions cérébrales associées, après un apprentissage d'une séquence motrice par pratique physique (PP), imagerie motrice (IM) ou observation de l'action (OA). En combinant des mesures comportementales et d'électroencéphalographies (EEG) du sommeil pendant une sieste, nous avons cherché à 1) déterminer si le regroupement et l'expression temporelle des fuseaux du sommeil est un mécanisme commun, non spécifique à une modalité, et à 2) étudier la contribution de l'activité des fuseaux du sommeil à la consolidation et au transfert des habiletés motrices, en fonction de la modalité de pratique. Dans cette section, nous détaillerons la méthodologie spécifique à cette expérimentation et les résultats observés afin de les discuter.

Nous pouvons émettre l'hypothèse d'une organisation temporelle des fuseaux du sommeil indépendante de la modalité de pratique (Champetier et al., 2022; Lázár et al., 2019), malgré des résultats comportementaux distincts en termes de rétention et de transfert inter-manuel (Avanzino et al., 2015; Badets et al., 2018; Boutin et al., 2010; Land et al., 2016; Trempe et al., 2011). L'organisation rythmique des fuseaux du sommeil devrait faciliter la consolidation de la séquence motrice grâce à la réactivation et au retraitement de la trace mnésique nouvellement acquise, ainsi que son transfert inter-manuel principalement pour les modalités ne nécessitant pas d'exécution physique.

### **6.1. Méthode**

#### **6.1.1. Participants**

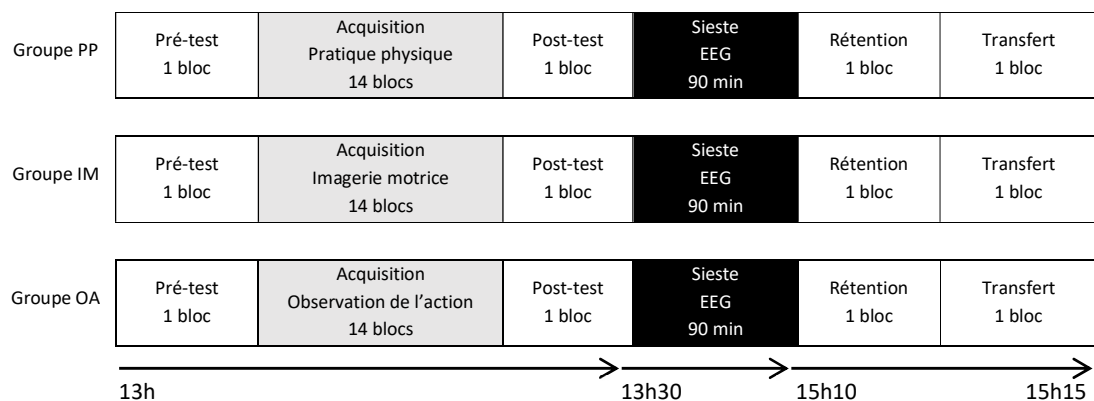
Nous avons initialement recruté 61 participants sains par des annonces locales. Huit d'entre eux n'ont pas assez dormi et ont été retirés des analyses (< 10 minutes de stade 2 et

3 du sommeil lent), et 8 suite à des problèmes techniques. Par conséquent, 45 participants (18 femmes, âge moyen :  $23,7 \pm 4$  ans) ont été inclus dans les analyses ultérieures. Ils ont été répartis de manière aléatoire et égale entre un groupe PP (8 femmes, âge moyen :  $22,8 \pm 4$  ans), le groupe IM (6 femmes, âge moyen :  $24,5 \pm 4$  ans) et le groupe OA (4 femmes, âge moyen :  $23,9 \pm 5$  ans). Tous les participants répondaient aux critères d'inclusion suivants : âgés de 18 à 35 ans, droitiers (évalué par le questionnaire « Edinburgh Handedness Inventory » (Oldfield, 1971), Annexes p. 199), sans traitement médicamenteux, sans antécédents de troubles du sommeil, de troubles neurologiques, d'épilepsie ou de traumatisme crânien avec perte de connaissance, et sans blessures récentes des membres supérieurs. Le protocole expérimental a été approuvé par le Comité d'éthique local de l'Université Paris-Saclay (CER-Paris-Saclay-2019-057-A1). Tous les participants ont donné leur consentement éclairé écrit avant l'inclusion. Il leur a été demandé de maintenir un cycle régulier de sommeil et d'éveil et de s'abstenir de toute boisson contenant de la caféine ou de l'alcool 24h avant l'expérimentation. Les participants du groupe IM devaient également remplir la version française du Movement Imagery Questionnaire-Third version (MIQ-3f) (Robin et al., 2020) avant de commencer le protocole expérimental (Annexes p. 201-204). Le MIQ-3f est un questionnaire d'auto-évaluation en douze points, dans lequel il est demandé d'effectuer un mouvement donné suivi de son exécution mentale, soit par imagerie visuelle externe, soit par imagerie visuelle interne, soit par imagerie kinesthésique. Les participants évaluent la difficulté à l'aide de deux échelles de 7 points respectivement pour l'imagerie visuelle ou kinesthésique, allant de 1 (très difficile) à 7 (très facile). Un score moyen plus élevé représente ainsi une plus grande capacité d'imagerie.

### **6.1.2. Protocole expérimental**

Les participants étaient assis sur une chaise à une distance de 60 cm devant un écran d'ordinateur, équipés d'un casque EEG à 64 canaux. La tâche motrice consistait à réaliser le plus rapidement et le plus précisément possible une séquence de mouvements de doigts à 5 éléments en appuyant sur les touches appropriées d'un clavier AZERTY français standard à l'aide de leur main gauche non dominante. La séquence à réaliser (C-N-V-B-C, où C correspond à l'auriculaire et N à l'index) était explicitement donnée aux participants avant le début de la phase d'apprentissage. La procédure de chaque bloc suivait le protocole décrit dans la section 5.1 (Méthodologie générale ; Protocole expérimental de l'apprentissage moteur). Les blocs réalisés physiquement ont consisté en 16 répétitions de la séquence à 5

éléments (soit un total de 80 pressions sur les touches). Ce protocole contrôlait le nombre de mouvements exécutés par bloc afin de s'assurer que la même quantité de pratique était donnée à tous les participants au cours d'une session. L'expérimentation a débuté de manière fixe entre tous les participants à 13 heures afin de minimiser l'impact éventuel des facteurs circadiens et homéostatiques sur les performances individuelles et les caractéristiques du sommeil (Dijk & Czeisler, 1995; Dijk et al., 1997; Dijk & von Schantz, 2005). La procédure expérimentale était composée de sept phases principales : familiarisation, pré-test, acquisition, post-test, sieste de 90 minutes, rétention et transfert (Figure 41). Ainsi, avant l'entraînement, les participants ont effectué une brève phase de familiarisation au cours de laquelle il leur a été demandé de réaliser lentement la séquence à 5 éléments jusqu'à ce qu'ils la reproduisent correctement trois fois de suite. Cette familiarisation avait pour but d'assurer une bonne compréhension des consignes et de leur permettre de mémoriser explicitement la séquence de mouvements.



**Figure 41. Protocole expérimental de la première expérimentation.** Les participants (n = 45) ont été entraînés sur une séquence de mouvements à 5 éléments soit par la pratique physique (PP), par imagerie motrice (IM) ou par observation de l'action (OA). Les signaux EEG ont été enregistrés pendant une sieste de 90 minutes après l'entraînement. Les participants ont ensuite été évalués sur la même séquence motrice lors des tests de rétention et de transfert. Au cours des tests de pré-test, de post-test, de rétention et de transfert, tous les participants devaient exécuter physiquement la séquence motrice. EEG : électroencéphalographie.

Au cours du pré-test, tous les participants ont réalisé physiquement un bloc de la séquence motrice à 5 éléments. La phase d'acquisition suivante a consisté en l'exécution de 14 blocs soit physiquement, soit par imagerie motrice, soit par observation de l'action. Les participants du groupe PP devaient exécuter la séquence avec les doigts de leur main gauche, comme décrit précédemment. Les participants du groupe OA avaient pour instruction de garder leurs doigts sur les touches de clavier correspondantes. Après l'apparition du

stimulus (croix verte) et du signal audio, une vidéo d'un modèle exécutant la tâche motrice était affichée à l'écran. Le modèle était représenté de manière à ce que les participants puissent voir à la fois les mouvements des doigts et l'écran (voir Figure 30). Cet angle de vue a été utilisé afin de correspondre au mieux à ce que peut voir un participant en perspective à la 1<sup>e</sup> personne s'il exécutait la séquence. Une fenêtre supplémentaire agrandissant la vue sur les doigts de la main gauche du modèle a été insérée dans la vidéo afin que les participants puissent observer précisément les mouvements des doigts. Les participants de ce groupe d'observation de l'action étaient libres d'observer les deux angles de vue, de manière active et consciente en évitant toute contraction musculaire liée à des mouvements de doigts (contrôlée en ligne par des électrodes d'enregistrement d'électromyographie (EMG) placées sur le fléchisseur superficiel des doigts gauche). Sur la base de résultats antérieurs concernant l'apprentissage de séquences motrices (Boutin et al., 2018), l'amélioration des performances du modèle d'un bloc à l'autre a suivi la loi de puissance de la pratique (le temps de réponse moyen entre des appuis consécutifs sur une touche allant de  $TR_{Bloc1} = 616$  ms à  $TR_{Bloc14} = 223$  ms). Les participants du groupe IM avaient pour consigne de maintenir leurs doigts gauches sur les touches de clavier correspondantes et leur pouce sur la barre espace du clavier. Lorsqu'ils entendaient le signal sonore, ils devaient s'imaginer en train d'exécuter la séquence en utilisant une combinaison d'imagerie motrice visuelle interne et kinesthésique, tout en évitant les mouvements manifestes des doigts associés (contrôlés en ligne par une procédure EMG identique à celle du groupe OA). Après avoir terminé l'exécution mentale d'une séquence, il leur était demandé d'appuyer sur la barre espace avec leur pouce. De cette manière, la quantité de pratique par imagerie motrice a pu être contrôlée objectivement. Chaque bloc était composé de 16 répétitions mentales de la séquence motrice. Ainsi les groupes PP, OA et IM ont respectivement pu pratiquer physiquement, observer l'exécution, ou s'imaginer réaliser 16 fois la séquence motrice.

Environ cinq minutes après la fin de la phase d'entraînement, tous les participants ont effectué une phase de post-test identique à celle du pré-test. Cette session a été brièvement précédée d'une phase de préparation physique (correspondant à trois répétitions de la séquence à un rythme confortable) pour tous les groupes. Après le post-test, tous les participants ont bénéficié d'une sieste de 90 minutes. Dix minutes après le réveil, ils ont été invités à effectuer à nouveau une phase de préparation physique (trois répétitions de la séquence à un rythme confortable) avant de réaliser les blocs de test de rétention et de transfert. Le test de rétention était effectué en premier et consistait en un bloc réalisé avec

la main gauche non dominante, de procédure identique au pré et post-test. Un test de transfert inter-manuel a ensuite été effectué. Les participants ont reçu l'instruction d'effectuer un bloc sur la séquence motrice (la même séquence de touches) mais avec la main droite dominante.

Pour chaque bloc de test, le temps de réponse a été mesuré comme l'intervalle de temps entre deux appuis consécutifs sur les touches du clavier. De plus, comme il a été demandé aux participants de recommencer depuis le début de la séquence s'ils commettaient une erreur pendant sa réalisation, les TR des erreurs (les pressions de touches erronées) ont été exclus des analyses. Sur l'ensemble des blocs de test, le groupe PP a réalisé 14,6 ( $\pm$  1,6) bonnes séquences, 14,1 ( $\pm$  1,7) pour le groupe IM et 14,6 ( $\pm$  1,7) pour le groupe OA (sur un maximum de 16 séquences). Comme explicité dans la section 5.1 (Méthodologie générale ; Protocole expérimental de l'apprentissage moteur), nous avons porté les analyses comportementales uniquement sur la base des TR des séquences correctement exécutées (voir Bönstrup et al. (2019) et Vahdat et al. (2017) pour une procédure similaire). Les TR individuels ont ensuite été moyennés pour obtenir une estimation globale de la performance pour chaque bloc d'entraînement. L'acquisition de séquence motrice a été quantifiée par les changements de performance (en pourcentage) entre le pré-test et le post-test. La consolidation de l'habileté motrice a été quantifiée par les changements de performance entre le test de rétention après la sieste et le post-test. Enfin, les capacités de transfert inter-manuel ont été quantifiées par les changements de performance entre les blocs de rétention et de transfert. Par conséquent, une faible différence de performance entre les tests de rétention et de transfert reflète une capacité de transfert élevée.

### **6.1.3. Acquisition et analyses des données EEG-EMG**

L'acquisition de ces données suit le protocole décrit dans la section 5.2.3 (Méthodologie générale ; Électroencéphalographie ; Acquisition des signaux EEG). Comme mentionné dans le paragraphe précédent, un contrôle en ligne du signal EMG du fléchisseur superficiel des doigts gauches pendant la phase d'acquisition a été réalisé par l'apposition de deux électrodes bipolaires Ag-AgCl avec une résistance de sécurité de 10 k $\Omega$  à une distance de 3 cm l'une de l'autre le long du corps musculaire. Cet enregistrement supplémentaire a été ajouté afin de garantir l'absence de micromouvements des doigts pour les groupes IM et OA. Si l'expérimentateur détectait une quelconque activité musculaire, les participants avaient pour consigne de relâcher immédiatement leur main. Le pré-traitement



des signaux EEG et EMG suit le protocole décrit dans le paragraphe « Pré-traitement du signal » de la section 5.3.2 (Méthodologie générale ; Traitement de données ; Analyses EEG).

Nous avons ensuite détecté automatiquement les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes suivant le protocole décrit dans la section 5.3.2. La détection a été effectuée en utilisant toutes les fenêtres temporelles stade 2 du sommeil lent, ne présentant pas d'artefact, au niveau pariétal (électrode Pz). Nous avons choisi ce site de détection en accord avec la description d'une expression prédominante des fuseaux du sommeil dans cette région après l'apprentissage de séquences motrices (Boutin et al., 2018, 2022; Fogel et al., 2017; Laventure et al., 2018). Les fuseaux ont ensuite été classés comme fuseaux groupés ou isolés selon les conditions décrites dans la section 5.3.2.

Une fois les signaux EEG traités et l'ensemble des événements détectés, nous avons comparé entre les groupes PP, IM et OA, les moyennes des performances sur la tâche motrice, sur les métriques relatives au sommeil et à l'activité des fuseaux du sommeil, ainsi que la relation entre ces derniers et les résultats comportementaux. En suivant les descriptions des analyses dans la section 5.3.2, nous avons ensuite porté plus spécifiquement notre attention sur l'étude 1) des différences et similarités entre les groupes expérimentaux en termes d'organisation temporelle des fuseaux du sommeil par des analyses temps-fréquence, 2) des réseaux corticaux impliqués par des analyses de connectivité fonctionnelle sur cette bande de fréquences, et 3) des interactions avec les oscillations lentes par des analyses de couplage phase-amplitude.

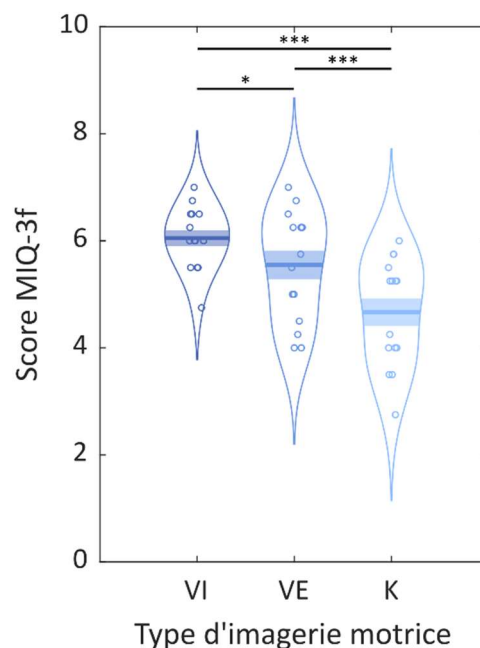
## **6.2. Résultats**

### **6.2.1. Questionnaires**

Dans cette expérimentation, nous avons recruté exclusivement des sujets droitiers. Afin de quantifier la latéralité de nos participants, ceux-ci ont été évalués par le « Edinburgh Handedness Inventory » (Oldfield, 1971). Nous avons effectué un test de Kruskal-Wallis avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) de manière à comparer les index de latéralité entre chaque groupe expérimental. L'analyse n'a détecté aucun effet du facteur MODALITÉ significatif ( $H = 3.02$ ,  $p = 0.22$ ), suggérant l'absence de différence en termes d'index de latéralité (en %) entre les participants du groupe PP (Med = 100 ; Ecart Moyen Absolu = 0), du groupe IM (Med = 84 ; EMA = 16) et du groupe OA (Med = 90 ; EMA = 10).

Nous avons également évalué les capacités d'imagerie motrice du groupe correspondant par l'intermédiaire du « Movement Imagery Questionnaire-Third version »

(MIQ-3f) (Robin et al., 2020). Afin d'évaluer des possibles différences de score entre les trois types d'imagerie motrice (Figure 42), nous avons effectué une ANOVA à mesures répétées avec un facteur TYPE (VI, VE, K). L'analyse a montré un effet du facteur TYPE significatif ( $F(2, 28) = 18.1, p < 0.001, \eta^2_p = .56$ ). Les comparaisons post-hoc suivant la correction de Holm (section 5.3.3) ont révélé une meilleure capacité d'imagerie motrice visuelle interne (score = 6.1) par rapport à l'imagerie motrice visuelle externe (score = 5.6,  $p = 0.04$ ) et kinesthésique (score = 4.7,  $p < 0.001$ ), ainsi qu'une meilleure capacité d'imagerie motrice visuelle externe par rapport à l'imagerie motrice kinesthésique ( $p < 0.001$ ).



**Figure 42. Capacité d'imagerie motrice du groupe IM.** Ce graphique illustre les scores obtenus sur le questionnaire MIQ-3f pour les 3 types d'imageries motrices : visuelle interne (à gauche), visuelle externe (au milieu), kinesthésique (à droite). Les lignes courbes illustrent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les cercles colorés représentent les performances individuelles ( $n = 15$ ). \*  $p < 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ . VI : Visuelle Interne ; VE : Visuelle Externe ; K : Kinesthésique.

### 6.2.2. Résultats comportementaux

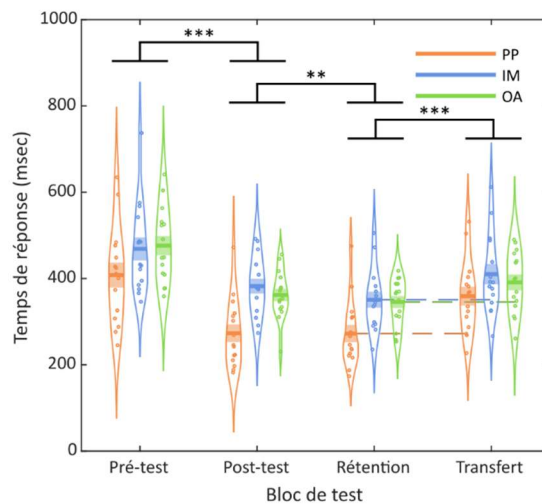
La Figure 43 représente les temps de réponse moyens mesurés pour chaque bloc de test. Une ANOVA simple avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) a d'abord été effectuée sur les TR du pré-test afin de s'assurer que les trois groupes ne différaient pas en termes de performances initiales. L'analyse n'a détecté aucun effet du facteur MODALITÉ significatif ( $F(2, 42) = 2.05, p = 0.14$ ), suggérant l'absence de différence de performances entre les groupes lors du pré-test.

Afin de comparer l'évolution des performances à la fin de la phase d'acquisition en fonction de la modalité de pratique, nous avons effectué une ANOVA mixte à deux facteurs MODALITÉ (PP, IM, OA) x BLOC (pré-test, post-test), avec les mesures répétées sur le facteur BLOC. L'analyse a révélé des effets significatifs du facteur MODALITÉ ( $F(2,42) = 5.25, p = 0.009, \eta^2_p = .20$ ) et du facteur BLOC ( $F(1,42) = 128, p < 0.001, \eta^2_p = .75$ ), sans interaction MODALITÉ x BLOC significative ( $F(2,42) = 2.02, p = 0.15$ ). Concernant l'effet du facteur MODALITÉ, les comparaisons post-hoc suivant la correction de Holm (section 5.3.3) ont révélé que les participants du groupe PP (TR = 341 ms) ont été plus performants que les participants des groupes IM (TR = 425 ms,  $p = 0.017$ ) et OA (TR = 419 ms,  $p = 0.020$ ). Concernant l'effet du facteur BLOC, les comparaisons post-hoc ont révélé des TR plus bas pendant le post-test par rapport au pré-test (de  $TR_{\text{pré-test}} = 450$  ms à  $TR_{\text{post-test}} = 339$  ms,  $p < 0.001$ ).

Pour comparer l'évolution des performances après la phase de sommeil en fonction de la modalité de pratique initiale, nous avons réitéré la même analyse avec le facteur BLOC correspondant cette fois au post-test et au test de rétention. L'analyse a révélé des effets significatifs du facteur MODALITÉ ( $F(2,42) = 8.85, p < 0.001, \eta^2_p = .30$ ) et du facteur BLOC ( $F(1,42) = 9.18, p = 0.004, \eta^2_p = .18$ ), sans interaction MODALITÉ x BLOC significative ( $F(2,42) = 2.76, p = 0.075$ ). Concernant l'effet du facteur MODALITÉ, les comparaisons post-hoc de Holm ont révélé que les participants du groupe PP (TR = 273 ms) ont été plus performants que les participants des groupes IM (TR = 367 ms,  $p = 0.001$ ) et OA (TR = 354 ms,  $p = 0.003$ ). Concernant l'effet du facteur BLOC, les comparaisons post-hoc ont révélé des TR plus bas pendant le test de rétention par rapport au post-test (de  $TR_{\text{post-test}} = 339$  ms à  $TR_{\text{rétention}} = 322$  ms,  $p = 0.004$ ).

Enfin, pour comparer la capacité de transfert inter-manuel en fonction de la modalité de pratique, nous avons réitéré la même analyse avec le facteur BLOC correspondant cette fois au test de rétention et au test de transfert inter-manuel. L'analyse a révélé des effets significatifs du facteur MODALITÉ ( $F(2,42) = 3.54, p = 0.038, \eta^2_p = .14$ ) et du facteur BLOC ( $F(1,42) = 61.0, p < 0.001, \eta^2_p = .59$ ), sans interaction MODALITÉ x BLOC significative ( $F(2,42) = 2.18, p = 0.13$ ). Concernant l'effet du facteur MODALITÉ, les comparaisons post-hoc de Holm ont révélé que les participants du groupe PP (TR = 316 ms) ont été plus performants que les participants du groupe IM (TR = 380 ms,  $p = 0.049$ ), mais pas significativement plus performants que ceux du groupe OA (TR = 368 ms,  $p = 0.097$ ). Concernant l'effet du facteur BLOC, les comparaisons post-hoc ont révélé des TR plus élevés pendant le test de transfert par rapport au test de rétention (de  $TR_{\text{rétention}} = 323$  ms à  $TR_{\text{transfert}} = 387$  ms,  $p < 0.001$ ). Des

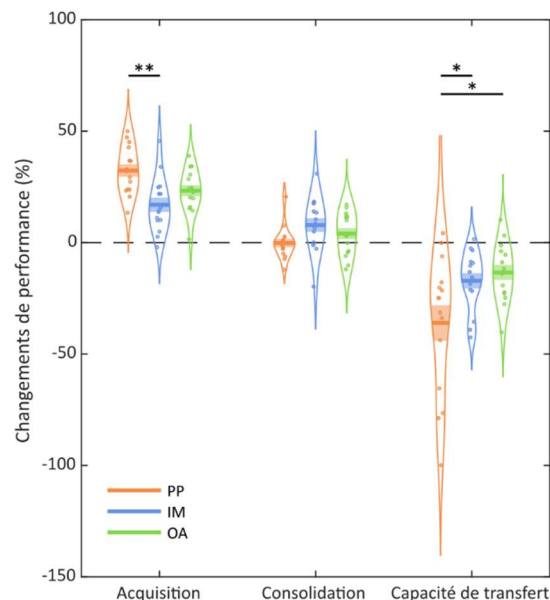
analyses additionnelles sur les temps de réponses peuvent être trouvées dans les informations supplémentaires (Figure S 1, S 2 et S 3).



**Figure 43. Evolution du temps de réponse moyen au cours des blocs de test.** Temps de réponse moyen pour chaque bloc de test en fonction de la modalité de pratique dans les groupes de pratique physique (PP), d'imagerie motrice (IM) et d'observation de l'action (OA). Les lignes courbes illustrent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les cercles colorés représentent les performances individuelles ( $n = 15$  pour chaque groupe et chaque bloc de test). \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

La Figure 44 illustre les changements de performance associés à la phase d'acquisition, à la phase de consolidation liée au sommeil et aux capacités de transfert inter-manuel. Des ANOVA simples avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) ont été appliquées séparément pour les changements de performance liés à l'acquisition, la consolidation et le transfert inter-manuel. Pour l'acquisition, l'analyse a révélé un effet principal du facteur MODALITÉ ( $F(2, 42) = 7.52, p = 0.002, \eta^2_p = 0.26$ ), avec de plus amples gains de performance pour le groupe PP ( $M = 32.3\%$ ) par rapport au groupe IM ( $M = 17.0\%$ ,  $p = 0.001$ ). Aucune différence significative n'a été trouvée entre le groupe OA ( $M = 23,3\%$ ) et les deux autres groupes ( $p = 0.06$  et  $p = 0.12$  respectivement avec les groupes PP et IM). Pour la consolidation, l'analyse n'a détecté aucun effet significatif du facteur MODALITÉ ( $F(2, 42) = 2.50, p = 0.09$ ). Aucune différence significative n'a été constatée entre le groupe PP ( $M = -0.2\%$ ), le groupe IM ( $M = 7,9\%$ ) et le groupe OA ( $M = 4,0\%$ ). Pour les capacités de transfert inter-manuel, l'analyse a révélé un effet significatif du facteur MODALITÉ après correction de l'homogénéité ( $F(2, 42) = 5.10, p = 0.014, \eta^2_p = 0.20$ ), avec une capacité de transfert plus réduite pour le groupe PP ( $M = -36.1\%$ ) que pour le groupe IM ( $M = -17.1\%$ ,  $p = 0.03$ ) et le groupe OA ( $M = -13.4\%$ ,  $p = 0.01$ ), ces deux derniers ne différant pas significativement ( $p = 0.63$ ). Ce dernier résultat suggère que les

groupes IM et OA ont exprimé de meilleures capacités de transfert par rapport au groupe PP. Pour étayer ce résultat, nous avons effectué des comparaisons planifiées (contraste PP vs IM-OA). Le contraste IM-OA et PP a révélé des capacités de transfert plus faibles pour le groupe PP par rapport aux groupes IM et OA ( $t(1, 42) = 3,16, p = 0.003$ ).



**Figure 44. Evolution des performances entre chaque phase de test.** Ce graphique illustre les changements de performance (en pourcentage) sur la séquence motrice après son acquisition (du pré-test au post-test), après la phase de consolidation liée au sommeil (du post-test au test de rétention) ainsi que les capacités de transfert inter-manuel (du test de rétention au test de transfert) pour les groupes de pratique physique (PP), d'imagerie motrice (IM) et d'observation de l'action (OA). Les lignes courbes indiquent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les cercles colorés représentent les performances individuelles ( $n = 15$  pour chaque groupe et chaque bloc de test). \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

### 6.2.3. Caractéristiques du sommeil et des fuseaux du sommeil

Pour tous les groupes, l'architecture du sommeil et les métriques relatives aux fuseaux du sommeil sont respectivement résumées dans le Tableau 1 et le Tableau 2. Des analyses supplémentaires sur d'autres dérivations (F3, F4, Fz, C3, C4, Cz, P3, P4, Pz, O1, O2, Oz) sont disponibles dans les informations supplémentaires (Figure S 2 et Figure S 3). Des ANOVA simples avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) ont été appliquées séparément pour chaque variable. Les analyses n'ont révélé aucun effet significatif du facteur MODALITÉ sur le nombre total de fuseaux du sommeil ( $F(2, 42) = 0.22, p = 0.80$ ), le nombre de fuseaux groupés ( $F(2, 42) = 0.12, p = 0.89$ ) et de fuseaux isolés ( $F(2, 42) = 0.81, p = 0.45$ ), ou encore sur le

nombre de trains de fuseaux ( $F(2, 42) = 0.24, p = 0.80$ ). De plus, aucun effet significatif du facteur MODALITÉ n'a été trouvé pour l'intervalle de temps inter-trains (ITI ; *Inter-Train Interval*) ( $F(2, 42) = 0.69, p = 0,51$ ) et l'intervalle de temps inter-fuseaux dans les trains (ISI ; *Inter-Spindle Interval*) ( $F(2, 42) = 0.03, p = 0.97$ ). Enfin, l'analyse n'a pas révélé d'effet significatif du facteur MODALITÉ pour la densité globale ( $F(2, 42) = 1.28, p = 0.29$ ) et la densité locale des fuseaux ( $F(2, 42) = 0.80, p = 0.46$ ).

**Tableau 1. Architecture du sommeil des groupes expérimentaux.** Durées médianes et écarts moyens des médianes (EMA ; en minutes) pendant la sieste de 90 minutes pour le groupe de pratique physique (PP ; n = 15), d'imagerie motrice (IM ; n = 15) et d'observation de l'action (OA ; n = 15). EMA : Ecart Médian Absolu.

	PP		IM		OA		Kruskal-Wallis	
	Med	EMA	Med	EMA	Med	EMA	H	p
EVEIL (min)	24.0	10.0	30.5	14.0	41.0	15.5	4.57	0.10
Stade 1 (min)	16.5	4.5	13.5	7.0	10.5	5.0	3.93	0.14
Stade 2 (min)	24.0	6.0	28.0	11.0	20.5	7.5	1.93	0.38
Stade 3 (min)	14.0	6.5	5.0	5.0	9.0	8.5	5.02	0.08
Sommeil paradoxal (min)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.12	0.57

**Tableau 2. Caractéristiques des fuseaux du sommeil.** Les moyennes et les erreurs types sont rapportées pour le nombre totale de fuseaux, de fuseaux groupés, de fuseaux isolés, pour le nombre de trains, pour l'intervalle inter-fuseaux, l'intervalle inter-trains, la densité globale (nombre de fuseaux par minute), et la densité locale (nombre de fuseaux sur une fenêtre glissante de 60 secondes centrée sur les fuseaux). Ces caractéristiques proviennent des fuseaux du sommeil du stade 2 du sommeil lent, détectés sur l'électrode Pz (ligne médiane pariétale) pendant la sieste de 90 minutes pour le groupe de pratique physique (PP ; n = 15), d'imagerie motrice (IM ; n = 15) et d'observation de l'action (OA ; n = 15). FS : Fuseaux du Sommeil. ET : Erreur type.

	PP		IM		OA		ANOVAs	
	Moyenne	ET	Moyenne	ET	Moyenne	ET	F	p
Nombre total de FS	174.5	21.1	185.3	21.5	164.7	22.8	0.22	0.80
Fuseaux groupés	145.5	19.3	151.3	17.8	138.3	19.2	0.12	0.89
Fuseaux isolés	29.0	3.2	34.0	5.0	26.4	4.4	0.81	0.45
Nombre de trains	36.9	4.4	38.7	4.0	34.4	4.8	0.24	0.80
Intervalle inter-fuseaux	3.4	0.1	3.5	0.1	3.5	0.1	0.03	0.97
Intervalle inter-trains	44.8	4.2	46.0	2.4	41.1	2.2	0.69	0.51
Densité globale	7.1	0.4	6.3	0.4	6.5	0.3	1.28	0.29
Densité locale	8.8	0.5	8.1	0.4	8.6	0.4	0.80	0.46

#### 6.2.4. Rôle du sommeil dans la consolidation et le transfert des apprentissages moteurs

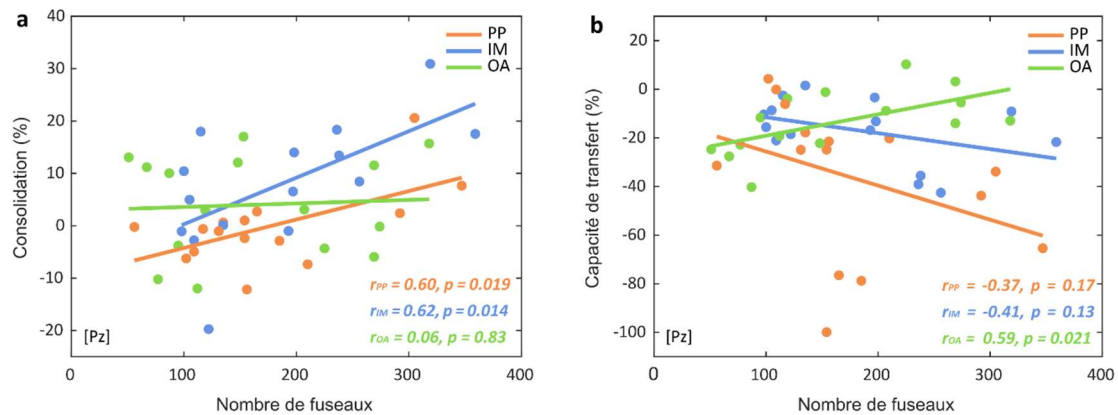
Pour évaluer le rôle du stade 2 du sommeil lent dans la consolidation et le transfert inter-manuel des habiletés motrices, nous avons effectué des analyses de corrélation entre la durée du stade 2 du sommeil et l'amplitude de l'évolution des performances séparément pour chaque groupe, après le sommeil (i.e., la consolidation) et lors du transfert inter-manuel. Les analyses montrent une relation positive significative entre la durée du stade 2 du sommeil et les changements de performance après la sieste pour le groupe PP ( $r = 0.53$ ,  $p = 0.041$ ) et le groupe IM ( $r = 0.62$ ,  $p = 0.015$ ), mais pas pour le groupe OA ( $r = 0.01$ ,  $p = 0.98$ ). Cependant, il est intéressant de noter qu'une relation positive entre la durée du stade 2 du sommeil et les capacités de transfert a été trouvée uniquement pour le groupe OA ( $r = 0.54$ ,  $p = 0.038$ ), pas pour les groupes PP ( $r = -0.20$ ,  $p = 0.47$ ) et IM ( $r = -0.20$ ,  $p = 0.48$ ), ce qui laisse suggérer un rôle spécifique du sommeil sur la consolidation et les capacités de transfert des apprentissages moteurs.

### 6.2.5. Relation entre les fuseaux du sommeil et la consolidation des apprentissages moteurs

Pour étudier la contribution spécifique des fuseaux du sommeil sur la consolidation de la séquence motrice, nous avons effectué des analyses de corrélation entre les caractéristiques des fuseaux du stade 2 du sommeil et les changements de performance après la sieste, séparément pour chaque groupe. Pour les groupes PP et IM, les analyses de corrélation montrent que l'amplitude des changements de performance corrèle positivement avec le nombre total de fuseaux du sommeil ( $r_{PP} = 0.60, p = 0.019$  ;  $r_{IM} = 0.62, p = 0.014$ ) (Figure 45 A), avec le nombre total de fuseaux groupés ( $r_{PP} = 0.59, p = 0.022$  ;  $r_{IM} = 0.64, p = 0.010$ ) (Figure 46 A et B), ainsi qu'avec le nombre de trains de fuseaux ( $r_{PP} = 0.62, p = 0.013$  ;  $r_{IM} = 0.55, p = 0.034$ ). Cependant, aucune corrélation significative n'a été trouvée pour le groupe OA entre l'amplitude des changements de performance sur la séquence après le sommeil et le nombre total de fuseaux du sommeil ( $r = 0.06, p = 0.83$ ) (Figure 45 B), le nombre de fuseaux groupés ( $r = 0.09, p = 0.76$ ) (Figure 46 C), et le nombre de trains de fuseaux ( $r = 0.02, p = 0.95$ ). Il est à noter qu'aucune corrélation significative n'a été trouvée avec la quantité de fuseaux isolés pour tous les groupes ( $r_{PP} = 0.40, p = 0.14$  ;  $r_{IM} = 0.39, p = 0.15$  ;  $r_{OA} = -0.06, p = 0.83$ ) (Figure 46 A, B et C). Afin de contrôler le taux de fausses découvertes pour les groupes PP et IM, nous avons appliqué la procédure de Benjamini-Hochberg (Benjamini & Hochberg, 1995) sur les analyses de corrélations multiples entre les changements de performance après le sommeil et les quatre métriques des fuseaux (nombre total de fuseaux, de fuseaux groupés, de trains de fuseaux et de fuseaux isolés). Le seuil de la valeur de  $p$  pour rejeter l'hypothèse nulle après correction est de 0.0375 ( $N_{test} = 4$ ) pour les deux groupes, confirmant la significativité de la relation entre le nombre total de fuseaux, de fuseaux groupés et de trains de fuseaux avec la consolidation de la séquence motrice pour les groupes PP et IM. Pour comparer les coefficients de corrélation entre les groupes et entre les métriques (groupés vs isolés), nous avons effectué la transformation  $r$  de Fisher en  $Z$ . Aucune différence significative n'a été trouvée entre les coefficients de corrélations précédemment calculés. Cependant, il est à noter que de larges tailles d'échantillons ( $N = 177$ ) sont nécessaires pour détecter une différence de tailles d'effet intermédiaire du coefficient de corrélation de Pearson ( $\Delta r \sim 0.3$ ) (Cohen, 1992), ce qui est difficilement atteignable dans ce type d'expérimentation. Néanmoins, si l'on considère les valeurs  $r$  de Pearson de 0.10, 0.30 et 0.50 comme étant les seuils correspondant à des tailles d'effet petite, intermédiaire et grande, respectivement (Cohen, 1992), ces analyses de



corrélations sont en faveur d'une plus grande implication des fuseaux groupés par rapport aux fuseaux isolés dans les processus de consolidation de la mémoire après PP et IM.

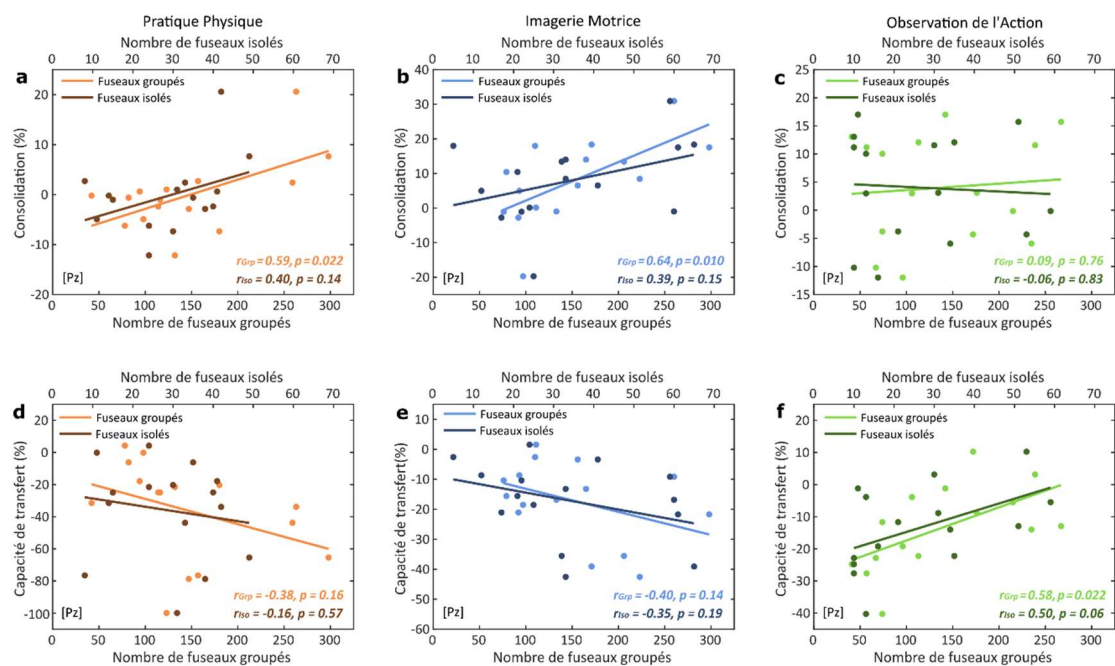


**Figure 45. Relation entre les fuseaux du sommeil, la consolidation et le transfert des apprentissages.** (a) Relation entre la consolidation de la séquence motrice (changements de performance entre le test de rétention et le post-test) et le nombre total de fuseaux du stade 2 du sommeil pour les groupes de pratique physique (PP ; n = 15), d'imagerie motrice (IM ; n = 15) et d'observation de l'action (OA ; n = 15). (b) Relation entre les capacités de transfert (changements de performance entre le test de rétention et le test de transfert inter-manuel) et le nombre total de fuseaux du stade 2 du sommeil pour les trois groupes expérimentaux. Les données individuelles (cercles colorés) et les lignes de tendance sont représentées. Les coefficients de corrélation de Pearson (r) et les valeurs de p associées sont indiqués pour chaque corrélation.

### 6.2.6. Relation entre les fuseaux du sommeil et les capacités de transfert

Afin d'étudier le rôle spécifique des fuseaux du sommeil sur les capacités de transfert inter-manuel, nous avons effectué des analyses de corrélation entre les caractéristiques des fuseaux du stade 2 du sommeil et les capacités de transfert (changements de performance entre le test de rétention et le test de transfert inter-manuel). Pour le groupe OA uniquement, des corrélations positives significatives ont été trouvées entre les capacités de transfert et le nombre total de fuseaux du sommeil ( $r = 0.59, p = 0.021$ ) (Figure 45 B), le nombre de fuseaux groupés ( $r = 0.58, p = 0.022$ ) (Figure 46 F), ainsi que le nombre de trains de fuseaux ( $r = 0.56, p = 0.029$ ). Aucune corrélation significative n'a été trouvée pour les groupes PP et IM entre les capacités de transfert et le nombre total de fuseaux du sommeil ( $r_{PP} = -0.37, p = 0.17$  ;  $r_{IM} = -0.41, p = 0.13$ ) (Figure 45 B), le nombre de fuseaux groupés ( $r_{PP} = -0.38, p = 0.16$  ;  $r_{IM} = -0.40, p = 0.14$ ) (Figure 46 D et E), et le nombre de trains de fuseaux ( $r_{PP} = -0.29, p = 0.30$  ;  $r_{IM} = -0.31, p = 0.26$ ). Il est à noter qu'aucune corrélation significative n'a été trouvée entre les capacités de transfert et le nombre de fuseaux isolés ( $r_{PP} = -0.16, p = 0.57$  ;  $r_{IM} = -0.35, p = 0.19$  ;  $r_{OA} = 0.50, p = 0.06$ ) (Figure 46 D, E et F). Afin de contrôler le taux de fausses découvertes pour le groupe OA, nous avons appliqué la procédure de Benjamini-Hochberg (Benjamini &

Hochberg, 1995) sur les analyses de corrélations multiples entre les capacités de transfert et les quatre métriques des fuseaux (nombre total de fuseaux, de fuseaux groupés, de trains de fuseaux et de fuseaux isolés). Le seuil de la valeur de  $p$  pour rejeter l'hypothèse nulle après correction est de 0.0375 ( $N_{\text{test}} = 4$ ), confirmant la significativité de la relation entre le nombre total de fuseaux, de fuseaux groupés et de trains de fuseaux avec les capacités de transfert pour le groupe OA. Comme décrit précédemment, nous avons effectué une comparaison statistique des coefficients de corrélation entre les groupes et entre les métriques (groupés vs isolés). Le coefficient de corrélation du groupe OA de la relation entre le nombre total de fuseaux du sommeil et les capacités de transfert présente une différence significative avec ceux des groupes PP ( $Z = 2.61, p = 0.009$ ) et IM ( $Z = 2.73, p = 0.006$ ). Aucune différence significative entre le groupe PP et IM n'a été observée ( $Z = 0.12, p = 0.91$ ). En outre, compte tenu des tailles d'effet des corrélations (Cohen, 1992), nos résultats sont légèrement en faveur d'une plus grande implication des fuseaux groupés par rapport aux isolés dans les capacités de transfert inter-manuel après OA. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que l'activité des fuseaux du sommeil favorise la consolidation d'une représentation de la séquence motrice indépendante de l'effecteur après une pratique par OA.

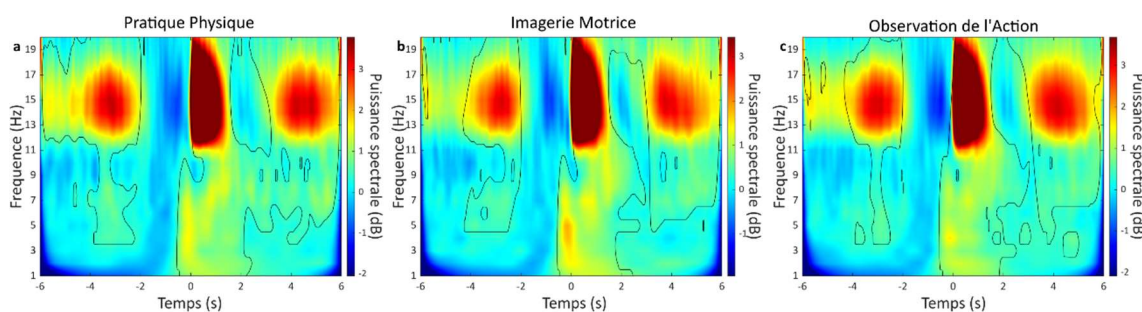


**Figure 46. Rôle de l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil sur la consolidation et les capacités de transfert des apprentissages après pratique physique, imagerie motrice et observation de l'action.** Rangée supérieure. Illustration de la relation entre la consolidation de la séquence pratiquée (changements de performance entre le test de rétention et le post-test) et le nombre total de fuseaux groupés (points clairs) ou isolés (points sombres) dans les groupes **(a)** de pratique physique (rouge ;  $n = 15$ ), **(b)** d'imagerie motrice (bleu ;  $n = 15$ ) et **(c)** d'observation de l'action (vert ;  $n = 15$ ). Rangée inférieure. Illustration de la relation entre les capacités de transfert (changements de performance entre le test de rétention et le test de transfert inter-manuel) et le nombre total de fuseaux groupés (points clairs) ou isolés (points sombres) dans les groupes **(d)** de pratique physique (rouge ;  $n = 15$ ), **(e)** d'imagerie motrice (bleu ;  $n = 15$ ), et **(f)** d'observation de l'action (vert ;  $n = 15$ ). Les données individuelles (cercles colorés) et les lignes de tendance sont représentées. Les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ) et les valeurs de  $p$  associées sont indiqués pour chaque corrélation.

### 6.2.7. Cartes temps-fréquence

La Figure 47 représente les cartes temps-fréquence (TF) sur une fenêtre temporelle de 12 secondes centrée sur le début des fuseaux du sommeil, moyennées entre tous les participants pour les groupes PP, IM et OA. Pour évaluer les variations de la puissance en fonction du temps, nous avons calculé un test  $t$  de Student bilatéral par rapport à une fenêtre temporelle de référence prédéfinie (-2 à -0.5 secondes avant le début des fuseaux) pour chaque fréquence et chaque groupe. Nous avons ensuite appliqué la procédure de Benjamini-Hochberg pour contrôler le taux de fausses découvertes (Benjamini & Hochberg, 1995) ( $N_{test} = 60020$ ). L'analyse TF illustre le regroupement et la nature rythmique des fuseaux du sommeil indépendamment de la modalité de pratique. Nous pouvons observer une augmentation périodique significative de la puissance de la bande de fréquences des fuseaux du sommeil toutes les 3 à 4 secondes ( $\sim 0.2-0.3$  Hz) par rapport à la fenêtre temporelle de référence, pour les trois groupes expérimentaux. Afin de confirmer l'absence

de différence entre les groupes expérimentaux, nous avons effectué un test t de Student bilatéral pour échantillons indépendants. De la même manière, nous avons appliqué la procédure de Benjamini-Hochberg pour contrôler le taux de fausses découvertes (Benjamini & Hochberg, 1995) ( $N_{test} = 60020$ ). Aucune différence significative n'a été trouvée entre chaque groupe, soulignant la variation rythmique de la puissance spectrale des fuseaux du sommeil de manière aspécifique à la modalité de pratique. Il est intéressant de noter que les cartes TF semblent également révéler une augmentation rythmique de la puissance de la bande de fréquences thêta (4-8 Hz), en accord avec les théories actuelles suggérant que des interactions entre les fuseaux du sommeil et les ondes thêta participent à la consolidation de la mémoire pendant le sommeil (Schreiner et al., 2015).



**Figure 47. Décomposition temps-fréquence centrée sur les fuseaux du sommeil du stade 2 du sommeil après apprentissage par pratique physique, imagerie motrice et observation de l'action.** Cartes temps-fréquence moyennes centrées sur les fuseaux du sommeil détectés sur l'électrode Pz, illustrant une rythmicité de 0.2-0.3 Hz de la puissance de la bande de fréquences des fuseaux du sommeil après un apprentissage par pratique physique ( $n = 15$ ), imagerie motrice ( $n = 15$ ) et observation de l'action ( $n = 15$ ). Les couleurs reflètent la puissance spectrale convertie en décibels par rapport à la fenêtre temporelle de base (-2 à -0.5 secondes avant l'apparition de chaque fuseau). Les lignes de contour indiquent les régions où la puissance est significativement plus élevée que la fenêtre temporelle de base pour chaque fréquence après correction pour comparaisons multiples en utilisant la procédure de Benjamini-Hochberg pour contrôler le taux de fausse découverte ( $N_{test} = 60020$ ).

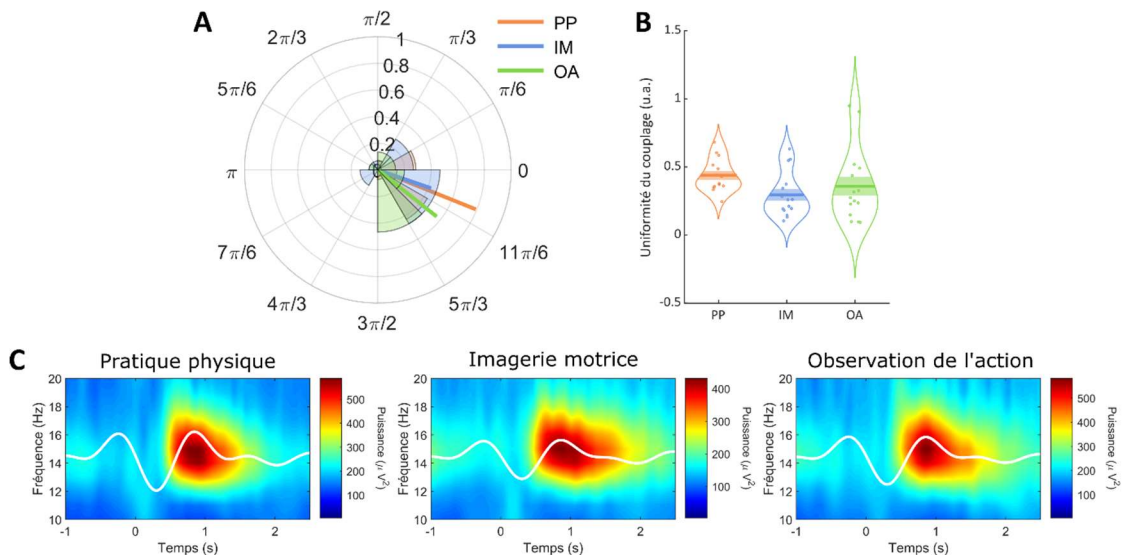
### 6.2.8. Couplage phase-amplitude

Pour évaluer si la modalité d'acquisition initiale influence le couplage entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil, nous avons effectué des analyses de couplage phase-amplitude (PAC ; *Phase-Amplitude Coupling*) entre ces deux ondes. De la même manière que pour les précédentes analyses et sans hypothèse *a priori* sur les différences spatiales en termes de couplage phase-amplitude entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes selon les modalités d'acquisition, nous avons réalisé ces analyses sur les événements concomitants détectés au niveau de l'électrode Pz pendant le stade 2. Il est à noter que certains participants ne présentent pas de fuseaux du sommeil concomitants aux oscillations lentes. Les faibles durées de sommeil obtenues pendant les siestes ne

permettent parfois pas d'en observer ou d'en détecter. Ainsi, le nombre de participants de chaque groupe inclus dans les analyses sera systématiquement précisé. Il sera alors nécessaire d'interpréter avec réserve les résultats de ces analyses, le nombre d'événements concomitants et de participants analysés étant réduit par rapport à la taille de l'échantillon initial.

Nous avons déterminé l'uniformité du couplage et les phases moyennes préférées des oscillations lentes lors de l'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil (Figure 48 A et B), et spécifiquement pour les fuseaux groupés et isolés (Figure 49). Il est à noter qu'une uniformité de couplage (UC) à 0 représente une distribution aléatoire de la phase moyenne préférée. À l'inverse, une UC de 1 signifie que l'ensemble des pics de puissance des fuseaux du sommeil apparaissent au même moment de la phase des oscillations lentes.

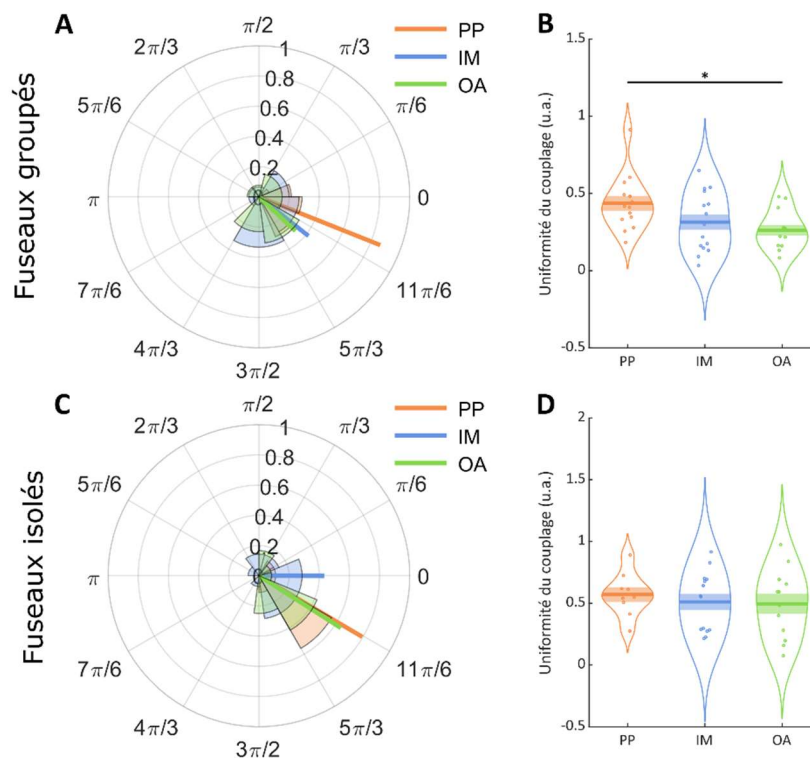
De manière à tester la non-uniformité des phases moyenne préférées, nous avons appliqué le test de Rayleigh, ainsi que le test de Watson-Williams pour échantillons multiples afin de les comparer entre les groupes. Sur l'ensemble des fuseaux du sommeil, les participants du groupe PP montrent un couplage non-uniforme ( $n = 14$ , Rayleigh  $Z = 8.79$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ) ainsi que les participants du groupe OA ( $n = 15$ , Rayleigh  $Z = 4.76$ ,  $p = 0.007$ ,  $p_{bonf} = 0.021$ ) avec une phase moyenne préférée respective  $\theta_{PP} = -0.38$  rad et  $\theta_{OA} = -0.67$  rad. L'analyse n'a pas pu rejeter l'hypothèse nulle d'un couplage uniforme pour le groupe IM ( $n = 15$ , Rayleigh  $Z = 2.68$ ,  $p = 0.067$ ,  $\theta_{IM} = -0.33$  rad). Aucune différence significative de phases moyennes préférées n'a été obtenue ( $F(2,41) = 0.39$ ,  $p = 0.68$ ). Nous avons par la suite appliqué une ANOVA simple avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) pour comparer l'uniformité du couplage entre les groupes expérimentaux. Aucun effet du facteur MODALITÉ ( $F(2, 41) = 1.95$ ,  $p = 0.15$ ) n'a été révélé entre le groupe PP (UC = 0.44), du groupe IM (UC = 0.29) et du groupe OA (UC = 0.36). Les cartes temps-fréquence (Figure 48 C) montrent une augmentation de la puissance spectrale des fuseaux du sommeil pendant la phase de dépolarisation des oscillations lentes, indépendamment de la modalité de pratique.



**Figure 48. Couplage phase-amplitude entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes selon la modalité d'acquisition.** (A) Graphique polaire illustrant les phases moyennes préférées des oscillations lentes lors du pic de puissance des fuseaux du sommeil concomitants après un apprentissage par pratique physique (orange), imagerie motrice (bleu) et observation de l'action (vert). Les histogrammes représentent la distribution des phases moyennes préférées de chaque participant selon le groupe expérimental, la longueur des segments représente l'uniformité de cette distribution (0 représentant une distribution aléatoire). (B) Graphique illustrant l'uniformité du couplage de chaque participant (cercles colorés) des groupes PP, IM et OA, sur l'ensemble des fuseaux du sommeil couplés aux oscillations lentes. Les lignes courbes illustrent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. (C) Cartes temps-fréquence centrées sur le début des oscillations lentes ( $t = 0$ ) couplées aux fuseaux du sommeil respectivement pour les groupes PP, IM et OA de gauche à droite. La courbe blanche superposée correspond au signal EEG de cette fenêtre temporelle filtré sur la bande de fréquences des oscillations et moyenné entre les participants du groupe

Sur les fuseaux groupés (Figure 49 A et B), les participants du groupe PP présentent un couplage non-uniforme ( $n = 14$ , Rayleigh  $Z = 10.5$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ) contrairement aux participants du groupe IM ( $n = 15$ , Rayleigh  $Z = 2.63$ ,  $p = 0.07$ ) et OA ( $n = 13$ , Rayleigh  $Z = 1.43$ ,  $p = 0.24$ ) avec une phase moyenne respective  $\theta_{PP} = -0.38$  rad,  $\theta_{IM} = -0.67$  rad,  $\theta_{OA} = -0.75$  rad. Aucune différence significative de phases moyennes préférées n'a été obtenue ( $F(2,39) = 0.40$ ,  $p = 0.67$ ). Nous avons par la suite appliqué une ANOVA simple avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) pour comparer l'uniformité du couplage entre les groupes expérimentaux. L'analyse a révélé un effet du facteur MODALITÉ ( $F(2, 39) = 3.76$ ,  $p = 0.03$ ,  $\eta^2_p = 0.16$ ). Les comparaisons post-hoc de Holm montrent que les participants du groupe PP (UC = 0.44) présentent un couplage plus uniforme que les participants du groupe OA (UC = 0.26,  $p = 0.03$ ). Aucune différence significative entre le groupe IM (UC = 0.31) et les deux autres groupes expérimentaux n'a été trouvée (respectivement  $p = 0.16$  et  $p = 0.70$  avec le groupe PP et OA).

Sur les fuseaux isolés (Figure 49 C et D), les participants du groupe PP montrent un couplage non-uniforme ( $n = 9$ , Rayleigh  $Z = 5.70$ ,  $p = 0.002$ ,  $p_{bonf} = 0.006$ ) ainsi que les participants du groupe OA ( $n = 12$ , Rayleigh  $Z = 4.98$ ,  $p = 0.005$ ,  $p_{bonf} = 0.015$ ) avec une phase moyenne préférée respective  $\theta_{PP} = -0.53$  rad et  $\theta_{OA} = -0.57$  rad. L'analyse n'a pas pu rejeter l'hypothèse nulle d'un couplage uniforme pour le groupe IM ( $n = 14$ , Rayleigh  $Z = 2.61$ ,  $p = 0.071$ ,  $\theta_{IM} = -0.003$  rad). Aucune différence significative de phases moyennes préférées n'a été obtenue ( $F(2,32) = 0.91$ ,  $p = 0.41$ ). Nous avons par la suite appliqué une ANOVA simple avec un facteur MODALITÉ (PP, IM, OA) pour comparer l'uniformité du couplage entre les groupes expérimentaux. Aucun effet du facteur MODALITÉ ( $F(2, 32) = 0.27$ ,  $p = 0.77$ ) n'a été révélé entre le groupe PP (UC = 0.57), du groupe IM (UC = 0.51) et du groupe OA (UC = 0.50).



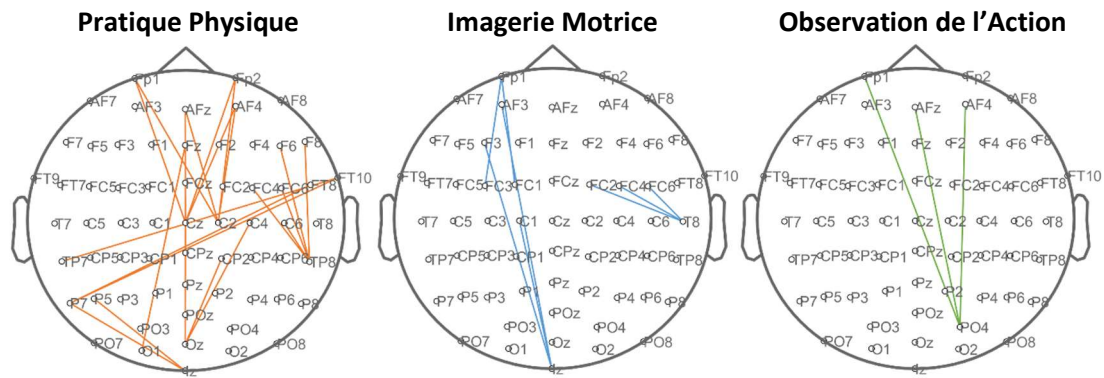
**Figure 49. Couplage phase-amplitude entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil groupés ou isolés selon la modalité d'acquisition.** (A et C) Graphiques polaires illustrant les phases moyennes préférées des oscillations lentes lors du pic de puissance des fuseaux du sommeil groupés (A) et isolés (C) concomitants après un apprentissage par pratique physique (orange), imagerie motrice (bleu) et observation de l'action (vert). Les histogrammes représentent la distribution des phases moyennes préférées de chaque participant selon le groupe expérimental, la longueur des segments représente l'uniformité de cette distribution (0 représentant une distribution aléatoire). (B et D) Graphiques illustrant l'uniformité du couplage de chaque participant (cercles colorés) des groupes PP, IM et OA, des fuseaux du sommeil groupés (B) et isolés (D) couplés aux oscillations lentes. Les lignes courbes illustrent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne.

### 6.2.9. Connectivité fonctionnelle

Afin d'évaluer les interactions spatiales entre différentes régions cérébrales lors de l'apparition des fuseaux du sommeil, nous avons calculé la partie imaginaire de la cohérence sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil entre chaque paire d'électrode au cours d'une fenêtre temporelle de 2 secondes à partir de l'apparition de chaque fuseau. Pour chaque groupe expérimental, cette mesure de la connectivité a ensuite été comparée à la partie imaginaire de la cohérence sur une fenêtre temporelle de référence, fixée de -2.5 à -0.5 secondes avant l'apparition des fuseaux du sommeil, par un test t de Student bilatéral pour échantillons appariés. Devant le nombre élevé de test ( $N_{\text{test}} = 1953$  par groupe) et afin d'évaluer la significativité du test en s'affranchissant des conditions des tests paramétriques tout en corrigeant pour comparaisons multiples, nous avons opté pour une correction par un test de randomisation max-t (voir 5.3.3). La Figure 50 illustre les connectivités entre les paires d'électrodes lors de l'apparition des fuseaux du sommeil significativement supérieures à celles de la fenêtre temporelle de référence, après correction. Pour le groupe PP, les analyses semblent décrire la réactivation d'un réseau d'électrodes fronto-central médian, et inter-hémisphérique impliquant la région pariétale gauche et la région fronto-centrale droite. Pour le groupe IM, nous pouvons observer un réseau local fronto-central droit et fronto-occipital. Enfin pour le groupe OA, un réseau fronto-occipital semble s'activer pendant l'apparition des fuseaux du sommeil. Il est à noter que l'utilisation de la partie imaginaire de la cohérence, la puissance statistique réduite par les fortes corrections statistiques, ainsi que le nombre parfois faible de fuseaux du sommeil pendant les siestes, ont pu réduire la détection de certaines véritables interactions.

Nous avons également comparé entre les différents groupes expérimentaux les mesures de cohérences pendant les fuseaux du sommeil, normalisées par la cohérence de la fenêtre temporelle de référence. Pour ce faire, nous avons appliqué des tests t de Student bilatéraux pour échantillons indépendants. Aucune différence significative entre les groupes expérimentaux n'a pu être mise en évidence après correction pour comparaisons multiples.





**Figure 50. Connectivité fonctionnelle sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil selon la modalité d'acquisition initiale.** Chaque connexion représente la partie imaginaire de la cohérence significativement supérieure à la fenêtre temporelle de référence, après correction pour comparaisons multiples. Les mesures de connectivité fonctionnelle ont été réalisées pour chaque paires d'électrodes, sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil.

### 6.3. Discussion

Dans cette étude, nous avons 1) examiné si le regroupement et l'expression temporelle des fuseaux du sommeil est un mécanisme commun, non spécifique à une modalité, et 2) évalué la contribution des fuseaux du sommeil dans la consolidation et le transfert des habiletés motrices, selon la modalité de pratique. Nos résultats ont confirmé que les participants ont acquis la séquence motrice par PP, IM et OA, avec davantage de gains de performance après PP. Nos résultats montrent également que le sommeil, et plus particulièrement le temps de stade 2 du sommeil, est impliqué dans les processus de consolidation de la séquence motrice après PP et IM et dans les capacités de transfert de la séquence motrice après une pratique par OA. Cela suggère des effets potentiels du sommeil sur la consolidation et la généralisation des habiletés motrices, spécifiques à la modalité de pratique. En outre, nous avons constaté que les fuseaux groupés, apparaissant en train pendant le stade 2 du sommeil, semblent être davantage impliqués dans les processus de consolidation du sommeil, par rapport aux fuseaux isolés, conduisant à une meilleure rétention de l'apprentissage après PP et IM, et à un meilleur transfert des performances après OA. Nos résultats ont révélé que, quelle que soit la modalité de pratique, les fuseaux ont tendance à se regrouper en trains selon une périodicité de 50 secondes ( $\sim 0.02$  Hz), et pendant lesquels les fuseaux apparaissent toutes les 3-4 secondes ( $\sim 0.2-0.3$  Hz). A cela s'ajoute un couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes commun aux différentes modalités de pratique. Par conséquent, nos résultats suggèrent l'existence d'une organisation temporelle des fuseaux du sommeil et d'un couplage avec les oscillations lentes indépendants de la modalité d'acquisition initiale. Au contraire, les analyses de connectivité

fonctionnelle sont en faveur de l'implication de réseaux neuronaux corticaux spécifiques à la modalité d'apprentissage lors de l'apparition des fuseaux du sommeil.

Conformément à la littérature scientifique, la répétition de la séquence motrice par PP, IM et OA a induit une augmentation des performances sur la tâche motrice (Avanzino et al., 2015; Bird et al., 2005; Boutin et al., 2010; Gentili et al., 2006, 2010; Heyes & Foster, 2002; Ladda et al., 2021; Osman et al., 2005). Les participants du groupe PP ont exprimé des gains de performance plus amples que les participants du groupe d'IM (Avanzino et al., 2015; Gentili et al., 2006, 2010; Land et al., 2016). Cependant, il est à noter que nos participants étaient pour la plupart des novices en imagerie motrice. Une grande variabilité inter-individuelle dans les capacités d'imagerie pourrait expliquer en partie les différences d'amplitude des gains de performance entre les groupes PP et IM (Figure 42). Il a notamment été rapporté que l'amplitude des gains de performance des experts en imagerie motrice est supérieure aux novices (Robin et al., 2007). Traditionnellement, il est également supposé que la PP entraîne des gains plus importants que l'OA (Badets et al., 2018; Boutin et al., 2010; Deakin & Proteau, 2000). Bien que d'une manière non significative, cette tendance est apparue dans nos résultats. Dans des études précédentes, il a été montré que l'ajout de quelques répétitions physiques associées à un apprentissage par OA permet d'atteindre des performances similaires à une pratique physique pure (Boutin et al., 2010; Deakin & Proteau, 2000). Ici, pour les participants du groupe OA, nous pouvons supposer que les informations motrices inhérentes à l'exécution physique de la séquence lors du pré-test ont pu partiellement impacter l'encodage de la représentation de la séquence, et ainsi induire l'absence de différences dans l'amplitude des gains de performance pour les groupes PP et OA. Toutefois, il est à noter que des résultats similaires auraient dû être observés pour le groupe IM si cet effet était simplement lié à la pratique additionnelle de la séquence pendant les phases de test.

Concernant la consolidation des apprentissages liée au sommeil, nos résultats corroborent les hypothèses actuelles en montrant une diminution significative des temps de réponse après la sieste (Doyon, Korman, et al., 2009; Fogel et al., 2017; Korman et al., 2007; Nishida & Walker, 2007; Walker et al., 2002). A l'échelle du groupe, aucune différence significative des changements de performance après le sommeil n'a été constatée entre les modalités de pratique. Il convient de noter que le groupe PP présente plutôt en moyenne une stabilisation des performances que des gains véritables à l'issue du sommeil. Ces résultats peuvent sembler divergents par rapport aux études précédentes suggérant des

gains de performance produit par le sommeil (Nishida & Walker, 2007; Walker et al., 2002). Cependant, comme précédemment discuté par d'autres auteurs (Boutin et al., 2022; Nettersheim et al., 2015; Pan & Rickard, 2015), l'absence de gains à l'échelle du groupe peut être expliquée par le calcul d'un indice de performance sur un seul bloc pour chaque phase de test. De cette manière, nous avons réduit les phases de pratique additionnelles inhérentes aux phases de test, connues pour exacerber les gains de performance (Pan & Rickard, 2015). En outre, de précédentes études ont également rapporté une augmentation précoce (aussi appelée « early boost ») des performances sur une tâche motrice après une courte période de repos de 5 à 30 minutes après la pratique de la PP (Albouy et al., 2006; Brawn et al., 2010; Hotermans et al., 2006; Nettersheim et al., 2015; Schmitz et al., 2009) et de l'IM (Debarnot, Clerget, et al., 2011), qui se dissipe au cours de la journée (Albouy et al., 2006; Hotermans et al., 2008; Nettersheim et al., 2015). L'analyse complémentaire (voir Figure S 1) a confirmé la présence de cette augmentation précoce pour le groupe PP. Ce phénomène pourrait alors expliquer en partie l'absence de gains de performance liés au sommeil après PP à l'échelle du groupe dans notre étude.

Ainsi, pour mieux examiner les effets du sommeil sur la consolidation de la séquence motrice, nous avons évalué la relation entre l'amplitude des changements de performance après la sieste et les caractéristiques du sommeil pour les groupes PP, IM et OA. Nous avons observé une relation positive entre le temps de stade 2 du sommeil et les changements de performance des participants des groupes PP et IM. Ce résultat est en accord avec les études suggérant le rôle crucial du stade 2 du sommeil lent dans les processus de consolidation des apprentissages moteurs après PP (Boutin & Doyon, 2020; Fogel et al., 2017; Nishida & Walker, 2007; Walker et al., 2002). À notre connaissance, nous avons montré pour la première fois une relation positive entre le temps de stade 2 du sommeil lent et la consolidation de la séquence motrice après une pratique par IM, bien que ce rôle ait précédemment été suggéré (Debarnot, Castellani, et al., 2011; Debarnot et al., 2021). De plus, nous avons également trouvé une relation positive entre le nombre de fuseaux du sommeil du stade 2 et l'amplitude des changements de performance après une pratique physique et par imagerie motrice, soulignant le rôle des fuseaux du sommeil dans les processus de consolidation des apprentissages moteurs, même en l'absence de pratique physique de la séquence motrice. En revanche, nos résultats n'ont révélé aucune relation entre le stade 2 du sommeil ou l'activité des fuseaux avec l'amplitude des changements de performance sur la séquence pratiquée par OA. De prime abord, ces résultats sont difficiles à concilier avec l'étude de Van

Der Werf et al. (2009) qui ont montré qu'une fenêtre de sommeil précoce est cruciale pour l'émergence de gains de performance ultérieurs après une pratique par OA. Cependant, les bénéfices du sommeil sur les performances n'ont été observés qu'au niveau du groupe, et l'absence de suivi polysomnographique a restreint toute analyse de l'architecture du sommeil ou de l'activité des fuseaux du sommeil sur les processus de consolidation des apprentissages. Nos résultats sont davantage en accord avec l'étude de Trempe et al. (2011) suggérant qu'une pratique par OA peut déclencher des processus de consolidation différents de ceux engendrés par la PP. Par conséquent, nous supposons que le sommeil affecte différemment la représentation d'une séquence motrice en fonction de la pratique initiale. Cette hypothèse est également étayée par les capacités de transfert à l'échelle du groupe. Nous avons pu montrer une capacité de transfert après le sommeil plus importante après IM et OA par rapport au groupe PP, en accord avec de précédentes études (Boutin et al., 2010, 2011; Gruetzmacher et al., 2011; Land et al., 2016; Wohldmann et al., 2008). Il est désormais bien accepté dans la littérature que la pratique physique de longues séquences motrices engagerait principalement un encodage selon des coordonnées visuo-spatiales (représentation indépendante de l'effecteur) (Boutin et al., 2010; Doyon et al., 2018; Kovacs, Mühlbauer, et al., 2009). En revanche, les séquences motrices plus courtes seraient principalement encodées selon des coordonnées motrices (représentation dépendante de l'effecteur) (Doyon et al., 2018; Kovacs et al., 2010; Kovacs, Han, et al., 2009). Dans notre étude, la pratique physique d'une courte séquence motrice à 5 éléments peut ainsi avoir conduit au développement d'une représentation dépendante de l'effecteur, comme le reflète les capacités de transfert altérée par rapport aux modalités de pratique. Cependant, le test de transfert inter-manuel utilisé dans notre étude n'a évalué que la composante visuo-spatiale et non la composante motrice de la séquence motrice (voir Boutin et al. (2010) et Cohen et al. (2005)). Le degré de dépendance à l'effecteur de la représentation reste alors spéculatif. La plus grande capacité de transfert inter-manuel des groupes IM et OA, par rapport au groupe PP, suggère que les deux conditions de pratique non physique peuvent avoir conduit à une représentation visuo-spatiale plus abstraite de la séquence motrice, facilitant son transfert à l'effecteur controlatéral (voir aussi Boutin et al. (2010) et Land et al. (2016)).

Ces résultats comportementaux sont en accord avec les études de neuroimagerie montrant des activations cérébrales indépendante de l'effecteur au sein d'un réseau fronto-pariétal prédominant pendant l'IM et l'OA d'un mouvement, par rapport à son exécution

physique (Caspers et al., 2010; Hardwick et al., 2018; Héту et al., 2013; Mizuguchi et al., 2014). Dans une récente méta-analyse de neuroimagerie, Hardwick et al. (2018) ont comparé le schéma des activations cérébrales pendant l'exécution physique, l'imagerie motrice et l'observation de l'action. Ils ont identifié un réseau cortical activé de manière conjointe entre ces trois modalités, mais également des activations spécifiques. Il a par exemple été montré des différences en termes de connectivité entre l'exécution physique et l'imagerie motrice d'une tâche motrice séquentielle (Kim et al., 2018). Le recrutement spécifique de certaines régions cérébrales et des réseaux spécifiques à la modalité d'acquisition peut être un facteur à l'origine de stratégies d'encodages distinctes et de résultats comportementaux différents lors de phases d'acquisition et de rétention-transfert. En outre, ces différences de réseaux impliqués lors de l'acquisition semble se répercuter sur les réseaux activés pendant la consolidation liée au sommeil. Les analyses de connectivité montrent une organisation différente des réseaux d'électrodes synchronisées sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil lors de leur apparition. Ces analyses à l'échelle des électrodes ne nous permettent pas de faire des inférences précises sur les zones corticales synchronisées. Cependant, l'utilisation de la partie imaginaire de la cohérence pour évaluer la connectivité fonctionnelle nous permet de réduire l'effet de la conduction volumique, ne reflétant ainsi que de réelles interactions cérébrales (Nolte et al., 2004). En utilisant un paradigme de réactivation de la mémoire, Laventure et al. (2018) ont rapporté une augmentation de la cohérence sur la bande de fréquences sigma (11 – 17 Hz) dans les régions centro-pariétales lors de l'apparition des fuseaux du sommeil pendant une stimulation olfactive, avec des échanges d'informations antéro-postérieurs et inter-hémisphériques. Ce réseau semble donc être impliqué lors de la réactivation de la mémoire en lien avec la tâche motrice séquentielle apprise préalablement. En accord avec ces précédents résultats, nos analyses montrent qu'après PP, des interactions corticales semblent s'opérer au niveau des électrodes frontales, fronto-centrales droites et pariétales gauches, avec des échanges d'informations antéro-postérieurs et inter-hémisphériques pendant l'apparition des fuseaux du sommeil. Après une pratique par IM, nous pouvons observer des interactions majoritairement fronto-occipitales et fronto-centrales droites. Après OA, le réseau semble davantage révéler des interactions fronto-occipitales. Ces différents réseaux peuvent suggérer des réactivations pendant les fuseaux du sommeil similaires aux zones corticales impliquées pendant les modalités d'acquisition respectives. Les études de neuroimagerie (voir Hardwick et al. (2018) pour une méta-analyse) montrent que l'exécution physique active

majoritairement les régions sensorimotrices. L'imagerie motrice repose sur des activations plus frontales que les deux autres modalités, et plus occipitales pour l'observation de l'action. Il apparaît nécessaire de réaliser les analyses de connectivité directement à l'échelle des sources d'activités corticales afin de confirmer la correspondance des zones corticales synchronisées pendant les fuseaux du sommeil et pendant la pratique. Néanmoins, nos résultats suggèrent que les réseaux impliqués pendant la réactivation de la mémoire au cours des fuseaux du sommeil dépendent de la modalité d'acquisition, et donc des mécanismes d'encodage initiaux. Il a notamment déjà été proposé que les fuseaux du sommeil favorisent la consolidation de la mémoire par une interaction spatiale des régions cortico-sous-corticales spécifiques à la tâche motrice (Boutin et al., 2018; Boutin & Doyon, 2020; Laventure et al., 2018). Nous pouvons également émettre l'hypothèse que le rôle des fuseaux du sommeil au regard de la consolidation de la séquence pratiquée ou des capacités de transfert puisse dépendre de la spécificité des réseaux réactivés pendant la période de sommeil suivant l'apprentissage.

Nous avons par la suite étudié l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil selon la modalité d'apprentissage, et sa contribution potentielle à la consolidation des apprentissages moteurs et aux capacités de transfert d'apprentissage. Comme cela a été montré précédemment pour un apprentissage par PP (Antony et al., 2018; Boutin et al., 2022; Fernandez & Lüthi, 2020; Lecci et al., 2017), nos analyses confirment que les fuseaux ont tendance à se regrouper sur une échelle de temps d'environ 50 secondes ( $\sim 0.02$  Hz) pendant le stade 2 du sommeil, avec une occurrence rythmique des fuseaux dans les trains qui suit une autre échelle de temps d'environ 3-4 secondes ( $\sim 0.2-0.3$  Hz), indépendamment de la modalité de pratique. Cette absence de différence dans l'organisation temporelle, malgré des résultats comportementaux différents, suggère l'existence d'un mécanisme inhérent à l'activité des fuseaux du sommeil ne dépendant pas des mécanismes d'encodage. Il est à noter qu'un rythme infra-lent de 0.02 Hz similaire existe pour d'autres variables physiologiques chez l'humain, la souris et le rat (rythme cardiaque, diamètre de la pupille, température cérébrale) (voir (Fernandez & Lüthi, 2020) pour une revue). Il est ainsi possible que ce rythme alternant des périodes riches et pauvres en fuseaux du sommeil provienne d'un régulateur commun avec le système nerveux autonome (Fernandez & Lüthi, 2020; Lecci et al., 2017). En outre, les fuseaux du sommeil sont associés à une baisse de vigilance à l'environnement (Lecci et al., 2017). Ce rythme infra-lent permettrait alors d'alterner les périodes de faible vigilance mais hautement favorable à la consolidation, avec des périodes

de plus forte vigilance (Boutin & Doyon, 2020; Lecci et al., 2017). Ainsi, il n'est pas étonnant que l'organisation temporelle ne dépendent pas de la modalité d'acquisition mais que celle-ci soit régulée par des mécanismes extérieurs aux processus d'encodage de la mémoire. Pendant la période favorable à la consolidation offerte par le rythme infra-lent, il apparait optimal de produire autant de fuseaux du sommeil que possible de manière à consolider efficacement la mémoire. Cependant, la période réfractaire de quelques secondes suivant l'apparition des fuseaux du sommeil pose une limite à l'occurrence subséquente d'un autre fuseau (Antony et al., 2018). Cette période réfractaire physiologique pourrait permettre d'éviter le chevauchement de circuits neuronaux lors de la réactivation des mémoires pendant les fuseaux du sommeil (Antony et al., 2019; Boutin & Doyon, 2020). Le rôle précis de chaque fuseau pris individuellement reste incertain, il est possible que certains diffèrent dans le type de mémoire consolidée, bien que présent dans un même train. La période réfractaire agirait alors comme une protection contre le chevauchement de ces mémoires, permettant leur retraitement efficace sans interférence afin de garantir leur bonne consolidation.

Afin d'évaluer le rôle de cette organisation temporelle, nous avons étudié la contribution des fuseaux du sommeil groupés et isolés dans la consolidation de la séquence pratiquée et dans les capacités de transfert. Les analyses de corrélation montrent des relations positives significatives entre les fuseaux groupés et la consolidation de la séquence pratiquée physiquement et par IM, et non par OA. Cependant, une relation positive significative a été trouvée entre les fuseaux groupés et les capacités de transfert inter-manuel après une pratique par OA uniquement. Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre les fuseaux isolés et l'amplitude de la consolidation et des capacités de transfert pour tous les groupes. Nous pouvons cependant noter une corrélation proche du seuil de significativité entre les fuseaux isolés et les capacités de transfert après OA. Il a été récemment montré que les fuseaux groupés sont davantage impliqués dans les processus de consolidation de la mémoire par rapport aux fuseaux isolés (Boutin et al., 2022). En accord avec ces résultats, nous ajoutons des éléments en faveur du rôle prédominant des fuseaux groupés dans les processus de consolidation et de transfert inter-manuel des apprentissages acquis par PP, IM et OA. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent un rôle des fuseaux du sommeil dépendant de la modalité d'acquisition initiale, malgré une organisation temporelle des fuseaux du sommeil indépendante de cette dernière.

Pour aller plus loin, nous avons évalué le couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes en fonction de la modalité d'acquisition, mais également en fonction du caractère groupé ou isolé des fuseaux du sommeil. Nous n'avons pas observé de différences majeures sur les phases préférées de couplage et sur son uniformité, à l'exception d'un couplage moins uniforme des fuseaux groupés après une pratique physique par rapport à l'observation de l'action. Le faible nombre de fuseaux du sommeil du stade 2 concomitants aux oscillations lentes pendant une sieste ne nous permettent pas ici d'émettre des hypothèses quant au rôle de ce couplage. Cependant, ce dernier semble suivre des variations selon le site corticale considéré (Cox et al., 2014; Solano et al., 2022a). Il est alors possible que des différences de couplage puissent s'opérer selon la modalité d'acquisition initiale mais sur des régions corticales spécifiques. De plus amples analyses précisant la variabilité du couplage des oscillations lentes et fuseaux du sommeil entre plusieurs électrodes et selon la modalité d'acquisition sont à envisager.

Il convient de noter que dans cette expérimentation nous n'avons pas mis en évidence de relations significatives entre l'amplitude des changements de performance liés au sommeil, les capacités de transfert inter-manuels et les mesures de densité globale et locale des fuseaux du sommeil, qui sont des métriques couramment utilisées dans la littérature (Barakat et al., 2011; Boutin et al., 2018, 2022; Kumral et al., 2022). Une possible explication pourrait provenir de la différence d'activité dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil entre une sieste et une nuit de sommeil. En effet, il existe des variations substantielles de la puissance spectrale des oscillations du sommeil (notamment dans la bande de fréquences du fuseau) en fonction du rythme circadien et de la mélatonine endogène (Dijk & Czeisler, 1995; Dijk et al., 1997), qui pourraient potentiellement expliquer l'absence de corrélations significatives entre les mesures de la densité du fuseau et les performances post-sieste dans notre étude. Un calcul de densité sur un temps de sommeil aussi court intervenant de manière subséquente à l'apprentissage pourrait donc ne pas être adéquat pour quantifier la relation directe entre les fuseaux du sommeil et la consolidation de la mémoire (Nishida & Walker, 2007).

En conclusion de ces premiers travaux, la pratique physique, l'imagerie motrice et l'observation de l'action sont des modalités d'acquisition efficaces pour apprendre une habileté motrice, avec le développement d'une représentation de la séquence pendant la pratique sujette à des modifications ultérieures pendant le sommeil. Nos résultats soulignent le rôle des fuseaux du sommeil spécifique à la modalité d'acquisition dans les



processus de consolidation et de transfert des apprentissages. Il est possible que ce rôle dépende de la spécificité des réseaux impliqués pendant la réactivation de la mémoire liée aux fuseaux du sommeil. Malgré une organisation temporelle des fuseaux du sommeil commune entre les groupes pendant la sieste, des résultats comportementaux différents ont été observés lors des tests de rétention et de transfert inter-manuel. Nous avons constaté qu'une sieste diurne offre une fenêtre de consolidation précoce qui favorise la rétention de la séquence motrice apprise après une pratique physique et par IM, tandis qu'elle semble favoriser une représentation de la séquence indépendante de l'effecteur, facilitant le transfert des apprentissages après OA. Dans l'ensemble, nos résultats montrent que la PP n'est pas un prérequis à l'enclenchement de processus de consolidation des apprentissages moteurs pendant le sommeil, et que le regroupement des fuseaux du sommeil en trains est potentiellement un mécanisme inhérent au traitement de la mémoire pendant le sommeil permettant une consolidation ou un transfert efficace de ces apprentissages (selon la modalité de pratique).

# Chapitre 7

## Expérimentation 2 : effet du sommeil après restriction sensorimotrice

La seconde expérimentation de ce travail de thèse a pour objectif d'évaluer l'activité des fuseaux du sommeil, et des interactions cérébrales associées, après une restriction sensorimotrice transitoire. En combinant des mesures comportementales et d'électroencéphalographie (EEG) pendant deux nuits de sommeil, nous avons cherché à déterminer si les mécanismes de consolidation pendant le sommeil sont affectés par la dépression synaptique locale engendrée par l'immobilisation temporaire du membre supérieur. De cette manière, cela nous permet d'évaluer la relation causale entre l'efficacité synaptique et l'activité des fuseaux du sommeil. Dans cette section, nous détaillerons la méthodologie spécifique à cette expérimentation et les résultats observés afin de les discuter.

Nous pouvons émettre l'hypothèse d'une modification de l'efficacité synaptique au niveau du cortex sensori-moteur après restriction sensorimotrice, soulignée par une diminution locale de l'activité des oscillations lentes (Huber et al., 2006). L'organisation temporelle des fuseaux du sommeil ne devrait pas en être affectée si elle ne dépend pas de la plasticité induite en journée. Il est cependant possible que des mécanismes relatifs à l'activité des fuseaux du sommeil, telle que les interactions cortico-corticales et le couplage avec les oscillations, soient affectés. L'immobilisation transitoire du membre supérieur pourrait alors perturber les mécanismes de consolidation de la mémoire pendant le sommeil et induire des résultats comportementaux différents, notamment une réduction des gains de performance liés au sommeil.

## **7.1. Méthode**

### **7.1.1. Participants**

Nous avons recruté 30 participants sains (16 femmes, âge moyen :  $25.4 \pm 4$  ans) par des annonces locales. Aucun participant n'a été exclu des analyses ultérieures. Ils ont été répartis de manière aléatoire et égale entre un groupe contrôle (CTRL ; 7 femmes, âge moyen :  $25.9 \pm 4$  ans), et un groupe immobilisé (IMMO ; 9 femmes, âge moyen :  $25.0 \pm 4$  ans). Tous les participants répondaient aux critères d'inclusion suivants : âgés de 18 à 35 ans, droitiers (évalué par le questionnaire « Edinburgh Handedness Inventory » (Oldfield, 1971), Annexes p. 199), sans traitement médicamenteux, sans antécédents de troubles du sommeil (évalué par le questionnaire « Pittsburgh Sleep Quality Index » (Buysse et al., 1989), Annexes p. 205-208), de troubles neurologiques, d'épilepsie ou de traumatisme crânien avec perte de conscience, et sans blessures récentes des membres supérieurs. Le protocole expérimental a été approuvé par le Comité de Protection des Personnes Sud-Ouest et Outre-Mer III (ID-RCB : 2020-A01465-34). Tous les participants ont donné leur consentement éclairé écrit avant l'inclusion. Il a été demandé aux participants de maintenir un cycle régulier de sommeil et d'éveil, et de s'abstenir de toute boisson contenant de la caféine ou de l'alcool 24h avant l'expérimentation. Ce projet a reçu l'aide d'une bourse de recherche délivrée par le Société Française de Physiothérapie (SFP) dans le but d'offrir une compensation financière aux participants pour leur participation à cette étude.

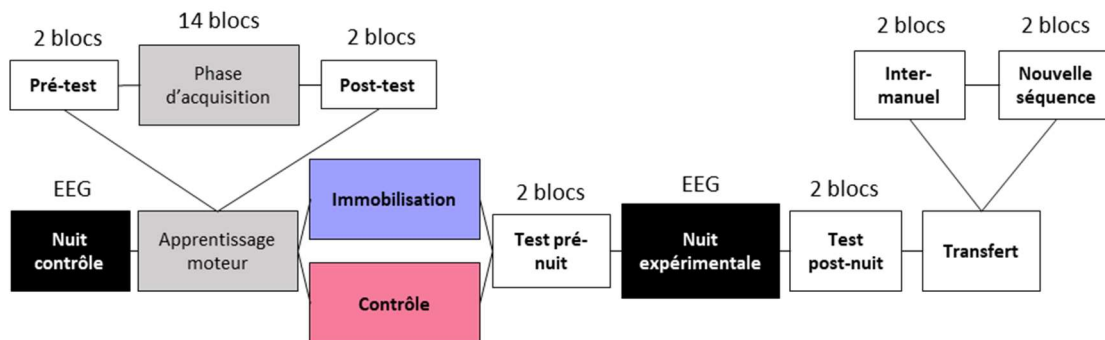
### **7.1.2. Protocole expérimental**

Chaque participant a effectué deux visites au Centre du Sommeil et de la Vigilance de l'Hôpital Hôtel-Dieu (Figure 51). La première visite comprenait l'enregistrement d'une nuit de familiarisation, en demandant aux participants de dormir avec le matériel EEG durant l'ensemble de la nuit. Le lendemain matin, le matériel était retiré et les participants réalisaient une phase d'apprentissage moteur sur une tâche motrice séquentielle. La tâche motrice consistait à réaliser le plus rapidement et le plus précisément possible une séquence de mouvements de doigts à 8 éléments en appuyant sur les touches appropriées d'un clavier AZERTY français standard à l'aide de la main gauche non dominante. La séquence à réaliser (B-C-N-V-C-B-V-N, où C correspond à l'auriculaire et N à l'index) était explicitement donnée au participant avant le début de la phase d'apprentissage. La procédure de chaque bloc suivait le protocole décrit dans la section 5.1. Les blocs réalisés consistaient en la répétition de la séquence à 8 éléments le plus de fois possible et le plus précisément possible pendant

30 secondes. La phase d'apprentissage a débuté de manière fixe entre tous les participants à 7h30 afin de minimiser l'impact éventuel des facteurs circadiens et homéostatiques sur les performances individuelles (Edwards et al., 2007). Cette phase d'apprentissage était constituée d'un pré-test, d'une acquisition, et d'un post-test. Avant l'entraînement, les participants ont effectué une brève phase de familiarisation au cours de laquelle il leur a été demandé de réaliser lentement la séquence jusqu'à ce qu'ils la reproduisent correctement trois fois de suite. Cette familiarisation avait pour but d'assurer une bonne compréhension des consignes et de leur permettre de mémoriser explicitement la séquence de mouvements. Au cours du pré-test, tous les participants ont réalisé physiquement deux blocs de la séquence motrice à 8 éléments avec la main gauche (non dominante). La phase d'acquisition suivante a consisté en l'exécution physique de 14 blocs. Contrairement à la première expérimentation, une seule modalité a donc été utilisée, la pratique physique. Environ cinq minutes après la fin de la phase d'acquisition, tous les participants ont effectué une phase de post-test identique à celle du pré-test. Cette session a été brièvement précédée d'une phase de préparation physique (correspondant à trois répétitions de la séquence à un rythme confortable) afin de contrôler que la pratique de la bonne séquence a été effectuée. Après le post-test, la moitié des participants ont vu leur membre supérieur gauche immobilisé pendant la journée (13 heures). Ce protocole nous a permis d'évaluer deux groupes expérimentaux : un groupe CTRL (n = 15 ; sans immobilisation) et un groupe IMMO (n = 15, avec immobilisation). Le kit d'immobilisation comprenait une attelle orthopédique immobilisant le poignet et 4 doigts (marque DONJOY, modèle "Comfort Digit") et un gilet d'immobilisation (marque DONJOY, modèle Gilet GCITM) permettant de maintenir le bras en écharpe, coude fléchi et avant-bras contre l'abdomen. Afin de contrôler le maintien de l'immobilisation dans la journée, nous avons également placé un actimètre (marque GENEactiv Original) aux deux poignets de chaque participant.

La seconde visite s'est effectuée le soir même au Centre du Sommeil et de la Vigilance de l'Hôpital Hôtel-Dieu, 13 heures environ après la fin du post-test de la phase d'apprentissage. L'immobilisation a été alors retirée pour les participants du groupe IMMO. Dix minutes suivant le retrait de l'attelle pour le groupe IMMO, tous les participants ont été invités à effectuer à nouveau une phase de préparation physique (trois répétitions de la séquence à un rythme confortable) avant de réaliser la phase dite « *pré-nuit* » correspondant à deux blocs de test sur la séquence pratiquée. Le matériel EEG a ensuite été à nouveau installé pour la seconde nuit d'enregistrement, constituant la nuit expérimentale. Le

lendemain matin, après avoir retiré le matériel EEG, les participants ont réalisé une phase de préparation physique (trois répétitions de la séquence à un rythme confortable). Pour terminer, ils ont effectué une dernière phase de tests contenant deux blocs de test sur la séquence pratiquée (post-nuit), deux blocs de test de transfert inter-manuel selon des coordonnées visuo-spatiales et deux blocs de test de généralisation vers une nouvelle séquence. Ce dernier test consistait à réaliser avec la main gauche une séquence à 8 éléments, non pratiquée (V-C-N-V-N-B-C-B). Il était précédé d'une brève phase de familiarisation au cours de laquelle il a été demandé aux participants de réaliser lentement la nouvelle séquence à 8 éléments jusqu'à ce qu'ils la reproduisent correctement trois fois de suite.



**Figure 51. Protocole expérimental de la seconde étude.** Les participants ( $n = 30$ ) ont passé une première nuit de sommeil contrôle avant de pratiquer physiquement une séquence de mouvements à 8 éléments le matin. Après la phase d'apprentissage moteur, la moitié des participants s'est vue immobiliser le membre supérieur gauche pendant 13 heures. Le soir, après avoir été testés sur la séquence motrice, ils ont passé une seconde nuit au Centre du Sommeil. Le lendemain matin, ils ont été évalués sur la séquence motrice, sur un test de transfert inter-manuel et sur une nouvelle séquence. Les signaux EEG ont été enregistrés pendant les nuits contrôle et expérimentale. EEG : électroencéphalographie.

Pour chaque bloc de test, le temps de réponse a été mesuré comme l'intervalle de temps entre deux appuis consécutifs sur les touches du clavier. De plus, comme il a été demandé aux participants de recommencer depuis le début de la séquence s'ils commettaient une erreur pendant sa réalisation, les TR des erreurs (les pressions de touche erronées) ont été exclus des analyses. Sur l'ensemble des blocs de test, le groupe CTRL a réalisé en moyenne  $8.5 (\pm 2.9)$  séquences, et  $9.0 (\pm 3.2)$  pour le groupe IMMO. Comme explicité dans la section 5.1, nous avons porté les analyses comportementales uniquement sur la base des TR des séquences correctement exécutées (voir Bönstrup et al. (2019) ; Vahdat et al. (2017) pour une procédure similaire). Les TR individuels ont ensuite été

moyennés entre les blocs d'une même phase de test pour obtenir une estimation globale de la performance pour chaque phase. La consolidation de la séquence a été quantifiée par les changements de performance des blocs de test *post-nuit* et *pré-nuit*. Les capacités de transfert inter-manuel ont été quantifiées par les changements de performance entre les blocs de test *post-nuit* et de transfert inter-manuel. Enfin, les capacités de généralisation vers une nouvelle séquence ont été quantifiées par les changements de performance entre les blocs de test *post-nuit* et sur la nouvelle séquence.

### **7.1.3. Acquisition et analyses des données EEG-EMG**

L'acquisition de ces données suit le protocole décrit dans la section 5.2.3. Le pré-traitement des signaux EEG et EMG suit le protocole décrit dans le paragraphe *Pré-traitement du signal* de la section 5.3.2. Nous avons ensuite détecté automatiquement les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes suivant le protocole décrit dans la section 5.3.2. La détection a été effectuée en utilisant toutes les fenêtres temporelles stade 2 du sommeil lent, ne présentant pas d'artefact, au niveau pariétal et sensorimoteur (électrodes Pz et C4). Nous avons choisi ces sites de détection en accord avec la description d'une effet prédominant de la restriction sensorimotrice au niveau du cortex sensorimoteur du membre immobilisé (Huber et al., 2006). Les fuseaux ont ensuite été classés comme fuseaux groupés ou isolés selon les conditions décrites dans la section 5.3.2.

Une fois les signaux EEG traités et l'ensemble des événements détectés, nous avons comparé entre les groupes CTRL et IMMO les moyennes des performances sur la tâche motrice, des métriques relatives au sommeil et à l'activité des fuseaux du sommeil, ainsi que la relation entre ces derniers et les résultats comportementaux. En suivant les descriptions des analyses dans la section 5.3.2, nous avons ensuite porté plus spécifiquement notre attention sur l'étude des différences et similarités entre les groupes expérimentaux en termes d'organisation temporelle des fuseaux du sommeil par des analyses temps-fréquence, des réseaux corticaux impliqués par des analyses de connectivité fonctionnelle sur cette bande de fréquences, et des interactions avec les oscillations lentes par des analyses de couplage phase-amplitude. L'ensemble des analyses statistiques effectuées sont décrites dans la section 5.3.3.

## 7.2. Résultats

### 7.2.1. Questionnaires

Dans cette expérimentation, nous avons recruté exclusivement des participants droitiers. Afin de quantifier la latéralité de nos participants, ceux-ci ont été évalués par le « Edinburgh Handedness Inventory » (Oldfield, 1971). Nous avons effectué un test de Mann-Whitney de manière à comparer les index de latéralité entre chaque groupe expérimental. L'analyse n'a pas détecté de différence significative ( $W = 68, p = 0.057$ ) en termes d'index de latéralité (en %) entre les participants du groupe IMMO (Med = 100 ; EMA = 0) et du groupe CTRL (Med = 84 ; EMA = 16). Il semble cependant exister une tendance selon laquelle les participants du groupe IMMO présentent une latéralité plus marquée vers le membre supérieur droit que le groupe CTRL.

Nous avons également évalué par un test de Mann-Whitney si les deux groupes expérimentaux présentaient des différences en termes de qualité du sommeil sur le dernier mois, mesurée par le questionnaire « Pittsburgh Sleep Quality Index » (Buysse et al., 1989). Aucune différence significative n'a été révélée ( $W = 139.5, p = 0.27$ ) entre le groupe IMMO (Médiane = 8 ; EMA = 3) et le groupe CTRL (Médiane = 9 ; EMA = 2), suggérant une qualité de sommeil similaire entre les deux groupes expérimentaux.

### 7.2.2. Résultats comportementaux

La Figure 52 représente les temps de réponse moyens mesurés pour chaque bloc de test. Une ANOVA mixte à deux facteurs CONDITION (IMMO, CTRL) x BLOC (pré-test, post-test), avec les mesures répétées sur le facteur BLOC, a d'abord été effectuée afin de s'assurer que les deux groupes ne différaient pas en termes de performances initiales et à l'issue de la phase d'acquisition. L'analyse n'a détecté aucun effet significatif du facteur CONDITION ( $F(1, 28) = 0.93, p = 0.34$ ), ni d'interaction BLOC x CONDITION ( $F(1, 28) = 0.44, p = 0.51$ ), suggérant l'absence de différence de performances entre les groupes IMMO ( $TR_{\text{pré-test}} = 568$  ms,  $TR_{\text{post-test}} = 332$  ms) et CTRL ( $TR_{\text{pré-test}} = 644$  ms,  $TR_{\text{post-test}} = 376$  ms) avant la mise en place de l'immobilisation. Un effet significatif du facteur BLOC ( $F(1, 28) = 102, p < 0.001, \eta^2_p = .79$ ) montre une amélioration des performances pendant le post-test par rapport au pré-test.

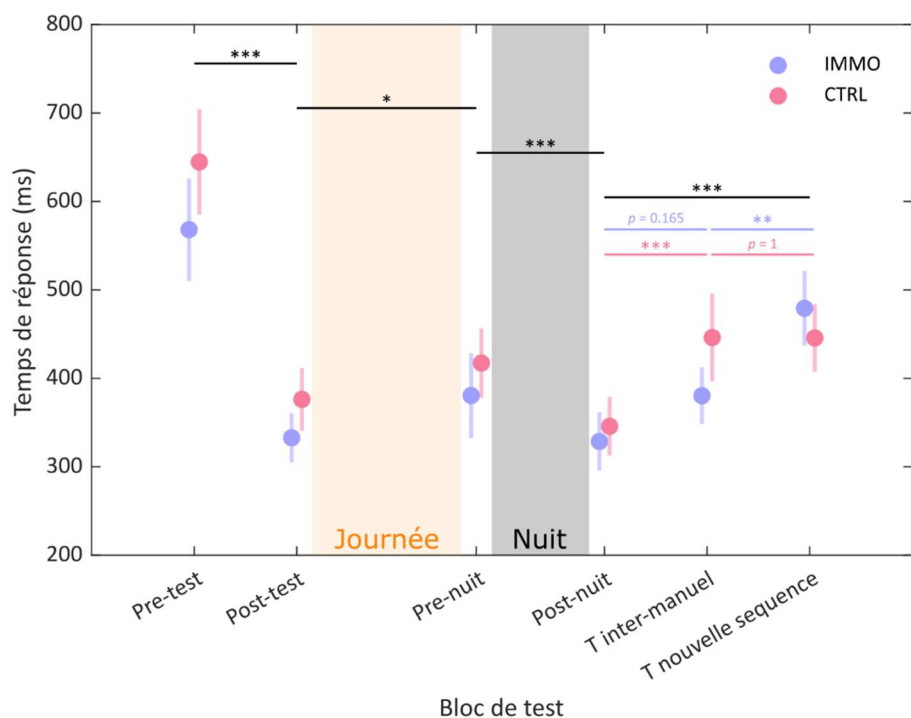
Afin de comparer l'évolution des performances au cours de la journée, nous avons effectué une ANOVA mixte à deux facteurs CONDITION (IMMO, CTRL) x BLOC (post-test, pré-nuit), avec mesures répétées sur le facteur BLOC. L'analyse a révélé un effet significatif du facteur BLOC ( $F(1, 28) = 7.30, p = 0.012, \eta^2_p = .21$ ), mais pas d'effet du facteur CONDITION ( $F(1,$

28) = 0.60,  $p = 0.44$ ), ni d'interaction CONDITION x BLOC ( $F(1, 28) = 0.04$ ,  $p = 0.84$ ), suggérant une détérioration des performances au cours de la journée, et ce pour les deux groupes (groupe CTRL :  $TR_{\text{post-test}} = 376$  ms,  $TR_{\text{pré-nuit}} = 417$  ms ; groupe IMMO :  $TR_{\text{post-test}} = 332$  ms,  $TR_{\text{pré-nuit}} = 381$  ms) malgré l'immobilisation du membre supérieur pour le groupe IMMO.

Pour comparer l'évolution des performances après la nuit expérimentale en fonction des conditions, nous avons effectué une ANOVA mixte à deux facteurs CONDITION (IMMO, CTRL) x BLOC (pré-nuit, post-nuit), avec mesures répétées sur le facteur BLOC. L'analyse a révélé un effet significatif du facteur BLOC ( $F(1, 28) = 29.4$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2_p = .51$ ), mais pas d'effet du facteur CONDITION ( $F(1, 28) = 0.25$ ,  $p = 0.62$ ), ni d'interaction CONDITION x BLOC ( $F(1, 28) = 0.74$ ,  $p = 0.40$ ). Ainsi, l'évolution des performances pendant la nuit entre le groupe CTRL ( $TR_{\text{pré-nuit}} = 417$  ms,  $TR_{\text{post-nuit}} = 346$  ms) et IMMO ( $TR_{\text{pré-nuit}} = 381$  ms,  $TR_{\text{post-nuit}} = 328$  ms) n'est pas significativement différente.

Pour comparer les capacités de transferts inter-manuel et sur une nouvelle séquence en fonction de la condition expérimentale, nous avons effectué une ANOVA mixte à deux facteurs CONDITION (IMMO, CTRL) x BLOC (post-nuit, transfert inter-manuel, transfert nouvelle séquence), avec mesures répétées sur le facteur BLOC. Il est à noter que deux sujets du groupe IMMO ont été retirés des analyses, un changement de protocole sur le bloc de test de la nouvelle séquence ayant eu lieu après la collecte de leurs données. L'analyse a révélé un effet significatif du facteur BLOC ( $F(2, 52) = 30.9$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2_p = .54$ ), sans effet du facteur CONDITION ( $F(1, 26) = 0.19$ ,  $p = 0.67$ ) mais avec une interaction CONDITION x BLOC significative ( $F(2, 52) = 4.64$ ,  $p = 0.014$ ,  $\eta^2_p = .15$ ). Concernant l'interaction CONDITION x BLOC, les comparaisons post-hoc de Holm ont révélé une absence de différence entre les blocs de post-nuit et de transfert inter-manuel pour le groupe IMMO ( $TR_{\text{post-nuit}} = 315$  ms,  $TR_{\text{T inter-manuel}} = 377$  ms,  $p = 0.17$ ), contrairement au groupe CTRL ( $TR_{\text{post-nuit}} = 346$  ms,  $TR_{\text{T inter-manuel}} = 446$  ms,  $p < 0.001$ ). Les deux groupes expérimentaux ont dégradé leur performance entre les blocs de post-nuit et de transfert vers la nouvelle séquence ( $TR_{\text{T nouvelle séquence}} = 479$  ms,  $p < 0.001$  et  $TR_{\text{T nouvelle séquence}} = 445$  ms,  $p < 0.001$  respectivement pour IMMO et CTRL). Enfin, le groupe IMMO présente une différence significative entre les performances du test de transfert inter-manuel et vers la nouvelle séquence ( $p = 0.002$ ) contrairement au groupe CTRL ( $p = 1$ ).





**Figure 52. Evolution des temps de réponse moyens au cours des blocs de test des groupes IMMO et CTRL.** Temps de réponse moyen pour chaque bloc de test en fonction de la condition d'immobilisation ou non, correspondant respectivement aux groupes IMMO (en bleu) et CTRL (en rose). Les cercles colorés représentent la moyenne du groupe, et la barre représente l'erreur standard de la moyenne (n = 15 pour chaque groupe et chaque bloc de test, à l'exception du bloc de test sur la nouvelle séquence avec n = 13 pour le groupe IMMO). \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ . T inter-manuel : Transfert inter-manuel ; T nouvelle séquence : Transfert vers la nouvelle séquence.

### 7.2.3. Architecture du sommeil

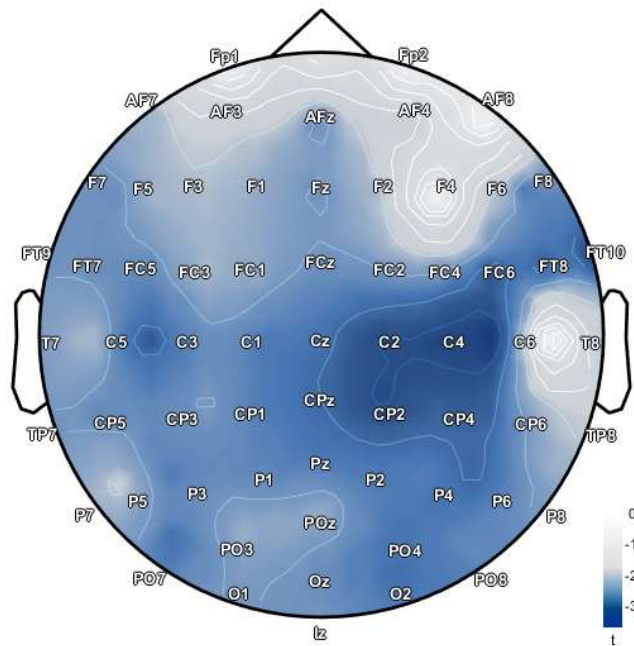
Pour tous les groupes, l'architecture du sommeil est respectivement résumée dans le Tableau 3. Afin d'évaluer les différences de moyenne entre les deux groupes IMMO et CTRL, nous avons réalisé des test t de Student pour échantillons indépendants séparément pour chaque variable. Les analyses n'ont révélé aucune différence significative sur le temps d'éveil, du stade 2 du sommeil, du stade 3, et du sommeil paradoxal. Cependant une différence significative a été trouvée par rapport au stade 1 du sommeil lent léger avec les participants du groupe IMMO (M = 32.5 min) présentant une durée dans ce stade plus réduite que les participants du groupe CTRL (M = 45.2 min).

**Tableau 3. Architecture du sommeil des groupes expérimentaux.** Durées moyennes et erreurs standards de la moyenne (en minutes) pendant la nuit expérimentale de chaque stade du sommeil pour les groupes IMMO (n = 15), et CTRL (n = 15). ET : Erreur Type.

	IMMO		CTRL		Test-T	
	Moyenne	ET	Moyenne	ET	t	p
EVEIL (min)	67.8	11.8	51.1	7.7	0.91	0.37
Stade 1 (min)	32.5	2.6	45.2	3.5	2.87	0.008
Stade 2 (min)	172	7.5	187	5.9	1.52	0.14
Stade 3 (min)	87.2	5.7	99.5	6.0	1.49	0.15
Sommeil paradoxal (min)	90.1	8.3	92.8	6.5	0.26	0.80

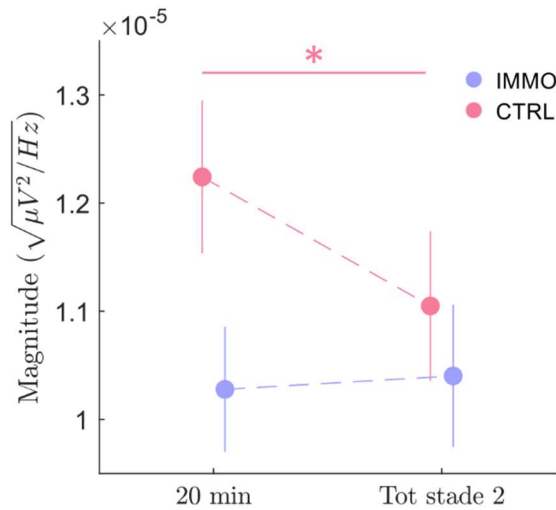
#### 7.2.4. Densité spectrale des oscillations lentes

Nous avons par la suite évalué si l'immobilisation transitoire du membre supérieur provoquait une diminution de la puissance spectrale des oscillations lentes pendant le sommeil subséquent. En accord avec les résultats de Huber et al. (2006), nous pouvons présumer d'une diminution locale au niveau du cortex sensorimoteur du membre immobilisé, par rapport au groupe contrôle, marquée au cours des 20 premières minutes de sommeil. Pour ce faire, nous avons tout d'abord calculé pour chaque participant et sur chaque électrode la puissance spectrale de la bande de fréquences des oscillations lentes (0.5 -1.25 Hz) pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil lent léger suivant la méthodologie décrite dans la section 5.3.2. Nous avons ensuite appliqué un test de permutation sur chaque électrode, puis nous avons corrigé pour comparaisons multiples en utilisant la procédure de Benjamini-Hochberg ( $N_{\text{test}} = 63$ ) (Benjamini & Hochberg, 1995). De cette manière, nous avons pu dresser la carte statistique topographique (Figure 53) de la différence de puissance spectrale entre les groupes IMMO et CTRL (des valeurs de t négatives représentent une puissance spectrale plus faible pour le groupe IMMO). Nous pouvons observer une diminution générale de la puissance spectrale des oscillations lentes pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil, davantage marquée au niveau des électrodes relatives au cortex sensorimoteur du membre immobilisé (C2, C4, CP2).



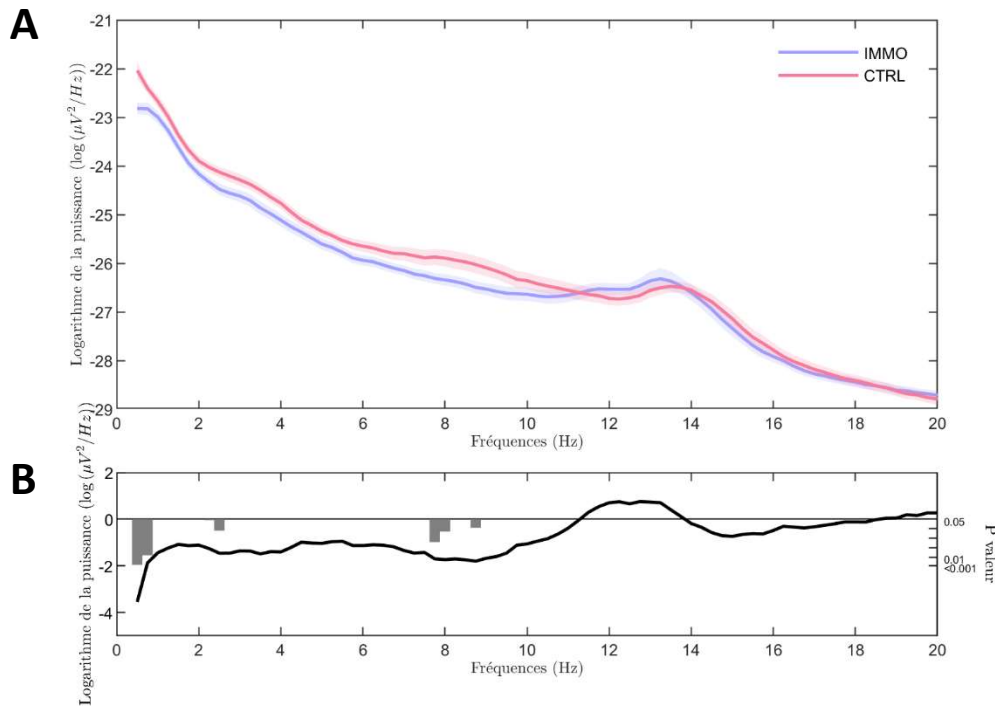
**Figure 53. Carte statistique topographique de la différence de puissance spectrale sur la bande de fréquences des oscillations lentes entre le groupe IMMO et CTRL.** Les couleurs représentent la valeur du test t au niveau de chaque électrode. Les valeurs de t négatives représentent une puissance spectrale plus faible pour le groupe IMMO ( $n = 15$ ) par rapport au groupe CTRL ( $n = 15$ ). Les zones blanches représentent l'absence de différence significative entre les groupes après correction pour comparaisons multiples ( $N_{\text{test}} = 63$ ).

Nous avons par la suite spécifié notre analyse uniquement sur l'électrode C4, cette dernière faisant partie (suite à la dernière analyse) des électrodes les plus représentatives de la dépression synaptique induite par l'immobilisation transitoire du membre supérieur. Afin de comparer l'évolution de la puissance spectrale durant la nuit, nous avons réitéré le calcul de la puissance spectrale mais sur la totalité des fenêtres temporelles de stade 2 du sommeil lent léger, dépourvues d'artefact (Figure 54). Nous avons réalisé une ANOVA mixte à deux facteurs CONDITION (IMMO, CTRL) x DUREE (20 min, totalité) avec les mesures répétées sur le facteur DUREE. Cette analyse a été réalisée sur la magnitude spectrale (la racine carrée de la puissance spectrale) de manière à satisfaire aux conditions des tests paramétriques. L'analyse n'a pas révélé d'effet significatif du facteur CONDITION ( $F(1, 28) = 2.13, p = 0.16$ ), ni de l'effet du facteur DUREE ( $F(1, 28) = 3.90, p = 0.058$ ). L'analyse a cependant mis en évidence la présence d'une interaction CONDITION x DUREE ( $F(1, 28) = 5.92, p = 0.022, \eta^2_p = .17$ ). Les comparaisons post-hoc montrent une magnitude spectrale plus élevée pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil par rapport à la totalité du temps passé dans ce stade pour le groupe CTRL ( $p = 0.025$ ). Aucune autre différence significative n'a pu être mise en évidence par ces analyses.



**Figure 54. Evolution de la magnitude spectrale des oscillations lentes pendant le stade 2 du sommeil lent léger.** Ce graphique illustre la magnitude spectrale moyenne sur la bande de fréquences des oscillations lentes pendant les 20 premières minutes et la totalité du temps de stade 2 du sommeil pour les groupes IMMO (n = 15, en bleu) et CTRL (n = 15, en rose) au niveau de l'électrode C4. Les cercles colorés représentent les moyennes et les barres verticales correspondent aux erreurs standards de la moyenne. \*  $p < 0.05$

Enfin, pour évaluer les différences de densités spectrales entre les deux groupes expérimentaux en fonction de la fréquence, nous avons calculé la puissance spectrale des ondes de fréquence allant de 0.5 à 20 Hz, par pallier de 0.25 Hz, sur les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil lent au niveau de l'électrode C4. Afin de visualiser les possibles différences de puissance en fonction de la fréquence, les analyses ont été réalisées sur le logarithme de la puissance spectrale. La Figure 55 représente la variation logarithmique de la puissance en fonction de la fréquence pour les groupes IMMO et CTRL. En dessous est représenté le ratio de cette différence et la valeur de  $p$  non corrigée associée aux tests de permutation pour chaque fréquence. Il à noter qu'aucune différence statistique entre les groupes n'est observée après correction pour comparaisons multiples au niveau des fréquences ( $N_{\text{test}} = 79$ ).



**Figure 55. Puissance spectrale en fonction de la fréquence pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil.** Ces graphiques illustrent (A) les variations de la puissance spectrale des ondes de fréquence de 0.5 à 20 Hz pour les groupes IMMO (n = 15, en bleu) et CTRL (n = 15, en rose) pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil et (B) le ratio de la différence des puissances spectrales entre les deux groupes expérimentaux. Des valeurs négatives de ce ratio reflètent une puissance spectrale plus faible pour le groupe IMMO. Les lignes colorées représentent les moyennes des groupes, et les zones claires autour représentent l'erreur standard de la moyenne. Les barres sombres représentent les valeurs de p associées aux tests de permutation de chaque fréquence.

### 7.2.5. Caractéristiques des fuseaux du sommeil

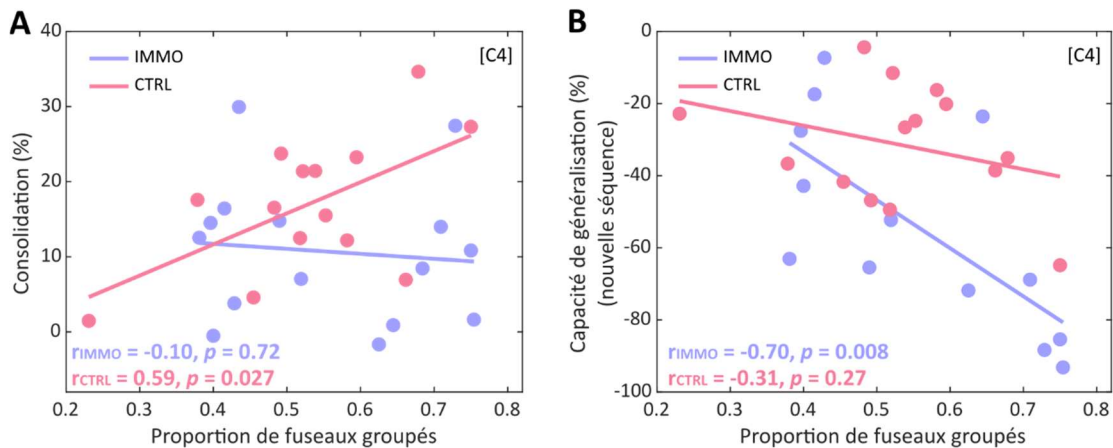
En accord avec l'hypothèse que la dépression synaptique induite par l'immobilisation transitoire du membre supérieur est prédominante pendant les 20 premières minutes de sommeil et au niveau du cortex sensorimoteur du membre immobilisé, nous avons porté nos analyses sur l'électrode C4 au cours de cette période temporelle. Le Tableau 4 détaille les moyennes des métriques relatives aux fuseaux du sommeil détectés sur l'électrode C4 et à leur caractère groupé ou non selon le groupe expérimental. Nous avons appliqué un test t de Student pour échantillons indépendants afin d'évaluer les possibles différences entre le groupe IMMO et CTRL. Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence par ces analyses. Il est à noter que la taille d'échantillon de chaque groupe est de 15 participants, à l'exception des analyses sur l'intervalle inter-trains, l'intervalle inter-fuseaux et le ratio qui ne comprennent que 14 participants pour le groupe CTRL. Un des participants ne présentait pas de fuseaux groupés pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil, les métriques citées n'ont alors pas pu être calculées et il a été exclu de ces analyses.

**Tableau 4. Caractéristiques des fuseaux du sommeil.** Les moyennes et les erreurs types sont rapportées pour le nombre total de fuseaux, de fuseaux groupés, de fuseaux isolés, pour le nombre de trains, pour l'intervalle inter-fuseaux, l'intervalle inter-trains, la densité globale (nombre de fuseaux par minute), la densité locale (nombre de fuseaux sur une fenêtre glissante de 60 secondes centrée sur les fuseaux) et le ratio (proportion de fuseaux groupés). Ces caractéristiques proviennent des fuseaux du sommeil du stade 2 du sommeil lent, détectés sur l'électrode C4 pendant les 20 premières minutes de sommeil pour le groupe de IMMO (n = 15), et CTRL (n = 15, et n = 14 pour intervalle inter-fuseaux, inter-trains et le ratio). FS : Fuseaux du Sommeil. ET : Erreur type.

	IMMO		CTRL		Test-T	
	Moyenne	ET	Moyenne	ET	t	p
Nombre total de FS	44.2	3.4	39.3	4.4	0.89	0.38
Fuseaux groupés	25.7	3.1	21.1	2.8	1.10	0.28
Fuseaux isolés	18.5	1.7	18.2	2.2	0.12	0.90
Nombre de trains	8.9	0.9	8.5	1.1	0.33	0.74
Intervalle inter-fuseaux	3.7	0.1	3.7	0.1	0.19	0.85
Intervalle inter-trains	55.4	4.5	53.3	4.8	0.32	0.75
Densité globale	2.2	0.2	2.0	0.2	0.89	0.38
Densité locale	5.0	0.3	4.5	0.4	1.08	0.29
Ratio	0.56	0.04	0.53	0.04	0.51	0.61

Afin d'évaluer le rôle des fuseaux du sommeil et plus spécifiquement des fuseaux groupés et isolés, nous avons réalisé des analyses de corrélations entre les gains de performance après la nuit (pourcentage de différence entre le test pré-nuit et post-nuit). Nous avons pu observer une relation positive significative entre le ratio en C4 (proportion de fuseaux groupés) des 20 premières minutes de sommeil et les gains de performance après le sommeil pour le groupe CTRL ( $r = 0.59, p = 0.027$ ), contrairement au groupe IMMO ( $r = -0.10, p = 0.72$ ) (Figure 56 A). Il est à noter que cette relation ne se retrouve pas en prenant le ratio sur la totalité du stade 2 du sommeil ( $r_{CTRL} = -0.22, p = 0.43$  ;  $r_{IMMO} = 0.03, p = 0.92$ ). Nous avons effectué une comparaison statistique des coefficients de corrélation entre les groupes concernant la relation entre le ratio des 20 premières minutes et les gains de performance après le sommeil. Bien que proche du seuil fixé par le risque de première espèce, l'hypothèse nulle ne peut être rejetée ( $Z = 1.86, p = 0.06$ ). Cependant, compte tenu des tailles d'effet des corrélations de Pearson (Cohen, 1992), nos résultats sont en faveur d'un effet plus important du ratio des 20 premières minutes de sommeil sur les gains de performance sur la séquence

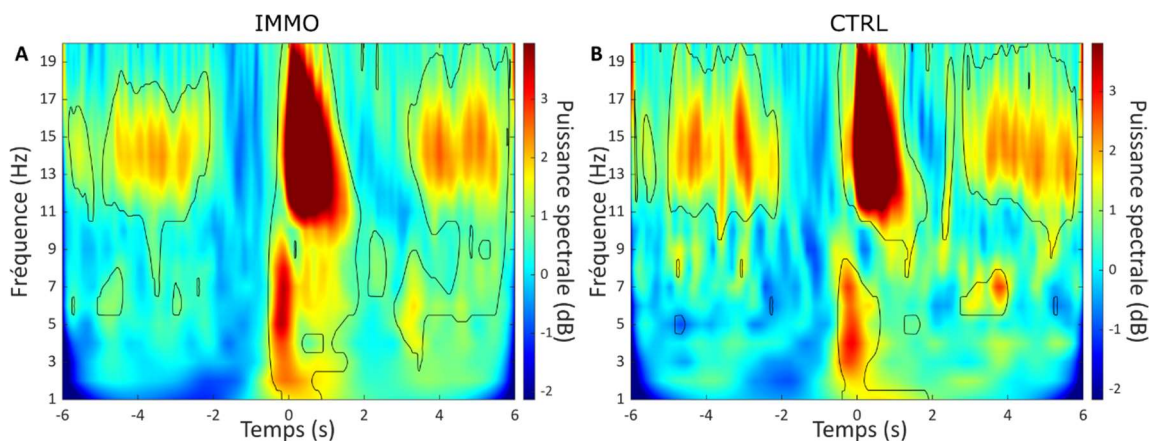
pratiquée pour le groupe CLTR par rapport au groupe IMMO. Ce résultat nous permet de supposer que l'immobilisation transitoire du membre supérieur a affecté un des processus relatifs aux fuseaux groupés, réduisant ou modifiant son effet dans les mécanismes de consolidation de la mémoire. Nous pouvons également noter une relation négative entre le ratio de fuseaux groupés en C4 et les capacités de généralisation vers une nouvelle séquence après la nuit pour le groupe IMMO ( $r = -0.70, p = 0.008$ ), contrairement au groupe CTRL ( $r = -0.31, p = 0.27$ ). Cette relation ne se retrouve pas en prenant le ratio sur la totalité du stade 2 du sommeil ( $r_{CTRL} = 0.05, p = 0.87$  ;  $r_{IMMO} = -0.32, p = 0.29$ ). De la même manière, nous n'avons pas trouvé de différence significative entre les coefficients de corrélation du ratio des 20 premières minutes et les capacités de généralisation ( $Z = 1.25, p = 0.21$ ). Compte tenu des tailles d'effet des corrélations de Pearson (Cohen, 1992), nos résultats sont en faveur d'un effet négatif plus important du ratio de fuseaux groupés des 20 premières minutes de sommeil sur les capacités de généralisation pour le groupe IMMO par rapport au groupe CTRL.



**Figure 56. Relation entre la proportion de fuseaux groupés et les performances sur la séquence et sur une nouvelle séquence après la nuit.** (A) Relation entre la proportion de fuseaux groupés et les gains de performance après la nuit sur la séquence pratiquée pour les groupes IMMO ( $n = 15$ ) et CTRL ( $n = 14$ ). (B) Relation entre la proportion de fuseaux groupés et les capacités de transfert après la nuit vers une nouvelle séquence non pratiquée, pour les groupes IMMO ( $n = 13$ ) et CTRL ( $n = 14$ ). Les données individuelles (cercles colorés) et les lignes de tendance sont fournies, ainsi que les  $r$  de Pearson et les valeurs de  $p$  associées.

### 7.2.6. Organisation temporelle

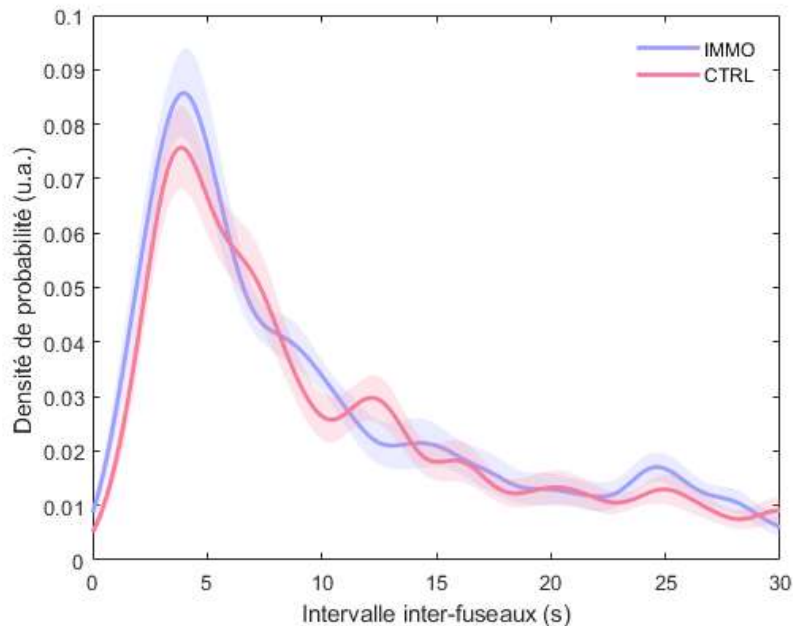
La Figure 57 représente les cartes temps-fréquence sur une fenêtre temporelle de 12 secondes centrée sur le début des fuseaux du sommeil détectés pendant les 20 premières minutes de sommeil sur C4, moyennées entre tous les participants pour les groupes IMMO et CTRL. Pour évaluer les variations de la puissance en fonction du temps, nous avons calculé un test t de Student bilatéral par rapport à une fenêtre temporelle de référence prédéfinie (-2 à -0.5 secondes avant le début des fuseaux) pour chaque fréquence et chaque groupe. Nous avons ensuite appliqué la procédure de Benjamini-Hochberg pour contrôler le taux de fausses découvertes (Benjamini & Hochberg, 1995) ( $N_{\text{test}} = 60020$ ). L'analyse TF illustre le regroupement et la nature rythmique des fuseaux du sommeil indépendamment de l'immobilisation transitoire du membre supérieur ou non. Nous pouvons observer une augmentation périodique significative de la puissance de la bande de fréquences des fuseaux du sommeil toutes les 3 à 4 secondes (~0.2 - 0.3 Hz) par rapport à la fenêtre temporelle de référence. Afin de confirmer l'absence de différence entre les groupes expérimentaux, nous avons effectué un test t de Student bilatéral pour échantillons indépendants. De la même manière, nous avons appliqué la procédure de Benjamini-Hochberg pour contrôler le taux de fausses découvertes (Benjamini & Hochberg, 1995) ( $N_{\text{test}} = 60020$ ). Aucune différence significative n'a été trouvée entre les groupes en termes de variation de la puissance spectrale sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil.



**Figure 57. Décomposition temps-fréquence centrée sur les fuseaux du sommeil des 20 premières minutes de stade 2 du sommeil des groupes IMMO et CTRL.** Cartes temps-fréquence moyennes centrées sur les fuseaux du sommeil détectés sur l'électrode C4, illustrant une rythmicité de 0.2-0.3 Hz de la puissance de la bande de fréquences des fuseaux du sommeil après l'immobilisation transitoire du membre supérieur (IMMO,  $n = 15$ ) et le groupe contrôle (CTRL,  $n = 15$ ). Les couleurs reflètent la puissance spectrale convertie en décibels par rapport à la fenêtre temporelle de base (-2 à -0.5 secondes avant l'apparition de chaque fuseau). Les lignes de contour indiquent les régions où la puissance est significativement plus élevée que la fenêtre temporelle de base pour chaque fréquence après correction pour comparaisons multiples par la méthode de Benjamini-Hochberg.



Pour illustrer la tendance des fuseaux du sommeil à apparaître de manière groupée, nous avons également représenté la densité de probabilité de l'intervalle inter-fuseaux (intervalle de temps entre deux fuseaux successifs) tous fuseaux confondus, pendant les 20 premières minutes de sommeil au niveau de C4 pour les groupes IMMO et CTRL (Figure 58). Nous pouvons observer que la majorité des fuseaux du sommeil sont espacés de 4 à 5 secondes environ pour les deux groupes expérimentaux.

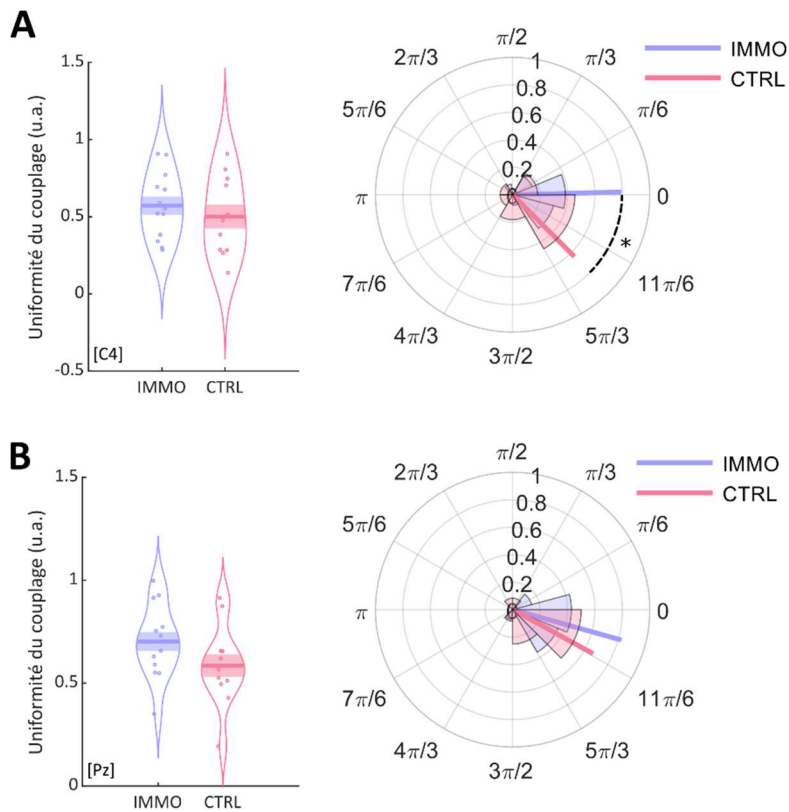


**Figure 58. Intervalles inter-fuseaux observés pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil.** Ce graphique illustre la courbe ajustée de la densité de probabilité de l'intervalle inter-fuseaux des 20 premières minutes de stade 2 du sommeil pour le groupe IMMO (bleu) et CTRL (rose). Les lignes sombres représentent la moyenne du groupe, et les zones claires l'erreur standard de la moyenne.

### 7.2.7. Couplage phase-amplitude

Pour évaluer si l'immobilisation transitoire du membre supérieur, et donc l'efficacité synaptique, influence le couplage entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil, nous avons effectué des analyses de couplage phase-amplitude. Ces analyses ont dans un premier temps été réalisées sur les événements concomitants détectés pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil lent, et au niveau des électrodes C4 et Pz de manière à évaluer si les effets observés sont locaux (Figure 59). Il est à noter que l'absence de fuseaux couplés à des oscillations lentes pendant cette période a amené à l'exclusion de certains participants. De manière à tester l'uniformité des phases moyennes préférées et à les comparer entre les groupes IMMO et CTRL, nous avons respectivement appliqué le test

de Rayleigh et le test de Watson-Williams. Sur l'ensemble des fuseaux du sommeil, les participants du groupe IMMO montrent un couplage non-uniforme en C4 ( $n = 13$ ,  $\theta = 0.02$  rad, Rayleigh  $Z = 8.17$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ) et en Pz ( $n = 14$ ,  $\theta = -0.27$  rad, Rayleigh  $Z = 9.49$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ), ainsi que les participants du groupe CTRL en C4 ( $n = 11$ ,  $\theta = -0.79$  rad, Rayleigh  $Z = 4.46$ ,  $p = 0.009$ ,  $p_{bonf} = 0.034$ ) et en Pz ( $n = 12$ ,  $\theta = -0.50$  rad, Rayleigh  $Z = 5.36$ ,  $p = 0.003$ ,  $p_{bonf} = 0.012$ ). Une différence significative de phases moyennes préférées a été obtenue en C4 ( $F(1,22) = 5.21$ ,  $p = 0.033$ ,  $p_{bonf} = 0.065$ ) avant correction pour comparaisons multiples, montrant une tendance au retard dans l'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil pour les participants du groupe IMMO par rapport à CTRL. Cette différence ne se retrouve pas en Pz ( $F(1,22) = 0.53$ ,  $p = 0.47$ ), suggérant un effet local de l'immobilisation transitoire sur le couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes. Nous avons par la suite appliqué un test t pour échantillons indépendants de manière à comparer l'uniformité du couplage entre les groupes IMMO et CTRL. Aucune différence significative en C4 ( $t(1,22) = 0.75$ ,  $p = 0.46$ ) et en Pz ( $t(1,24) = 1.65$ ,  $p = 0.11$ ) n'a été révélée entre le groupe IMMO ( $UC_{C4} = 0.57$ ,  $UC_{Pz} = 0.70$ ) et le groupe CTRL ( $UC_{C4} = 0.50$ ,  $UC_{Pz} = 0.59$ ).



**Figure 59. Couplage phase-amplitude entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil des 20 premières minutes de stade 2.** Les graphiques de distribution (colonne de gauche) représentent l'uniformité du couplage des fuseaux du sommeil couplés aux oscillations lentes de chaque participant (cercles colorés) des groupes IMMO (en bleu) et CTRL (en rose), détectés en C4 (A) et en Pz (B). Les lignes courbes illustrent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les graphiques polaires (colonne de droite) illustrent les phases moyennes préférées des oscillations lentes lors du pic de puissance des fuseaux du sommeil du groupe IMMO et CTRL. Les histogrammes représentent la distribution des phases moyennes préférées de chaque participant selon le groupe expérimental, la longueur des segments représente l'uniformité de cette distribution (0 représentant une distribution aléatoire). \* $p < 0.05$

Le faible nombre de fuseaux groupés ou isolés couplés aux oscillations lentes pendant les 20 premières minutes de sommeil ne nous permet pas de réaliser ces mêmes analyses selon cette caractéristique. Pour explorer la variation du couplage entre les fuseaux groupés et isolés selon l'immobilisation ou non du membre supérieur, nous avons réalisé ces analyses sur l'ensemble du stade 2 du sommeil lent léger (Figure 60).

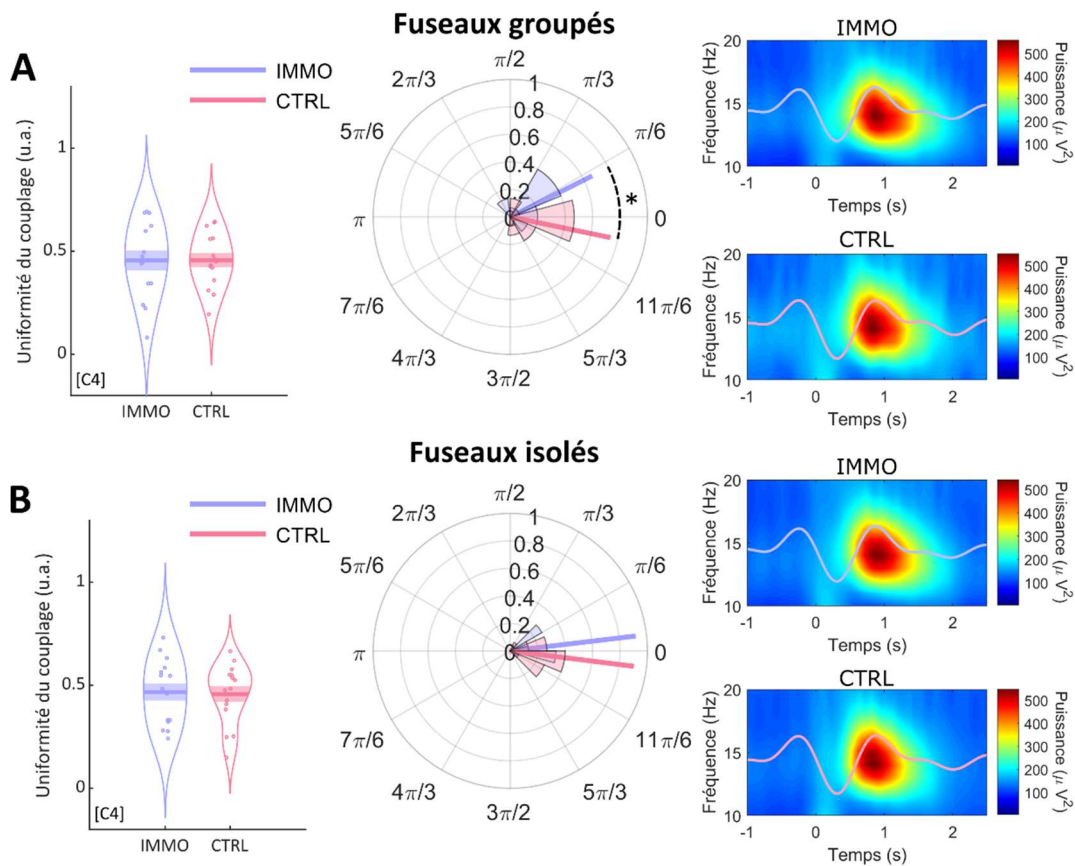
Sur l'ensemble des fuseaux du sommeil du stade 2, les participants du groupe IMMO montrent un couplage non-uniforme en C4 ( $n = 15$ ,  $\theta = 0.28$  rad, Rayleigh  $Z = 11.9$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ) et en Pz ( $n = 15$ ,  $\theta = 0.15$  rad, Rayleigh  $Z = 12.6$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ), ainsi que les participants du groupe CTRL en C4 ( $n = 15$ ,  $\theta = -0.11$  rad, Rayleigh  $Z = 11.8$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ) et en Pz ( $n = 15$ ,  $\theta = -0.06$  rad, Rayleigh  $Z = 9.44$ ,  $p < 0.001$ ,  $p_{bonf} < 0.001$ ). Une

différence significative de phases moyennes préférées a été obtenue en C4 ( $F(1,28) = 4.41, p = 0.044, p_{bonf} = 0.088$ ) avant correction pour comparaisons multiples, montrant une tendance au retard dans l'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil du stade 2 pour les participants du groupe IMMO par rapport à CTRL. Cette différence ne se retrouve pas en Pz ( $F(1,28) = 1.03, p = 0.32$ ), suggérant un effet local de l'immobilisation transitoire sur le couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes. Nous avons par la suite appliqué un test t pour échantillons indépendants de manière à comparer l'uniformité du couplage entre les groupes IMMO et CTRL. Aucune différence significative en C4 ( $t(1,28) = 0.02, p = 0.99$ ) et en Pz ( $t(1,28) = 0.56, p = 0.58$ ) n'a été révélée entre le groupe IMMO ( $UC_{C4} = 0.44, UC_{Pz} = 0.50$ ) et le groupe CTRL ( $UC_{C4} = 0.44, UC_{Pz} = 0.47$ ).

Sur les fuseaux groupés (Figure 60 A), les participants du groupe IMMO montrent un couplage non-uniforme en C4 ( $n = 15, \theta = 0.46$  rad, Rayleigh  $Z = 6.69, p < 0.001, p_{bonf} = 0.003$ ) et en Pz ( $n = 15, \theta = 0.11$  rad, Rayleigh  $Z = 9.81, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ), ainsi que les participants du groupe CTRL en C4 ( $n = 15, \theta = -0.20$  rad, Rayleigh  $Z = 8.33, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ) et en Pz ( $n = 15, \theta = -0.16$  rad, Rayleigh  $Z = 11.8, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ). Une différence significative de phases moyennes préférées a été obtenue en C4 ( $F(1,28) = 4.38, p = 0.046, p_{bonf} = 0.091$ ) avant correction pour comparaisons multiples, montrant une tendance au retard dans l'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil groupés pour les participants du groupe IMMO par rapport à CTRL. Cette différence ne se retrouve pas en Pz ( $F(1,28) = 1.53, p = 0.23$ ), suggérant un effet local de l'immobilisation transitoire sur le couplage entre les fuseaux du sommeil groupés et les oscillations lentes. Nous avons par la suite appliqué un test t pour échantillons indépendants de manière à comparer l'uniformité du couplage entre les groupes IMMO et CTRL. Aucune différence significative en C4 ( $t(1,28) = 0.02, p = 0.99$ ) et en Pz ( $t(1,28) = 1.42, p = 0.17$ ) n'a été révélée entre le groupe IMMO ( $UC_{C4} = 0.46, UC_{Pz} = 0.56$ ) et le groupe CTRL ( $UC_{C4} = 0.46, UC_{Pz} = 0.47$ ).

Sur les fuseaux isolés (Figure 60 B), les participants du groupe IMMO montrent un couplage non-uniforme en C4 ( $n = 15, \theta = 0.12$  rad, Rayleigh  $Z = 12.7, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ) et en Pz ( $n = 15, \theta = 0.12$  rad, Rayleigh  $Z = 11.9, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ), ainsi que les participants du groupe CTRL en C4 ( $n = 15, \theta = -0.12$  rad, Rayleigh  $Z = 12.4, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ) et en Pz ( $n = 15, \theta = -0.10$  rad, Rayleigh  $Z = 9.47, p < 0.001, p_{bonf} < 0.001$ ). Aucune différence significative de phases moyennes préférées entre le groupe IMMO et CTRL n'a été obtenue en C4 ( $F(1,28) = 2.31, p = 0.14$ ) et en Pz ( $F(1,28) = 0.98, p = 0.33$ ), suggérant l'absence de différence en termes de couplage des fuseaux isolés avec les oscillations lentes entre les

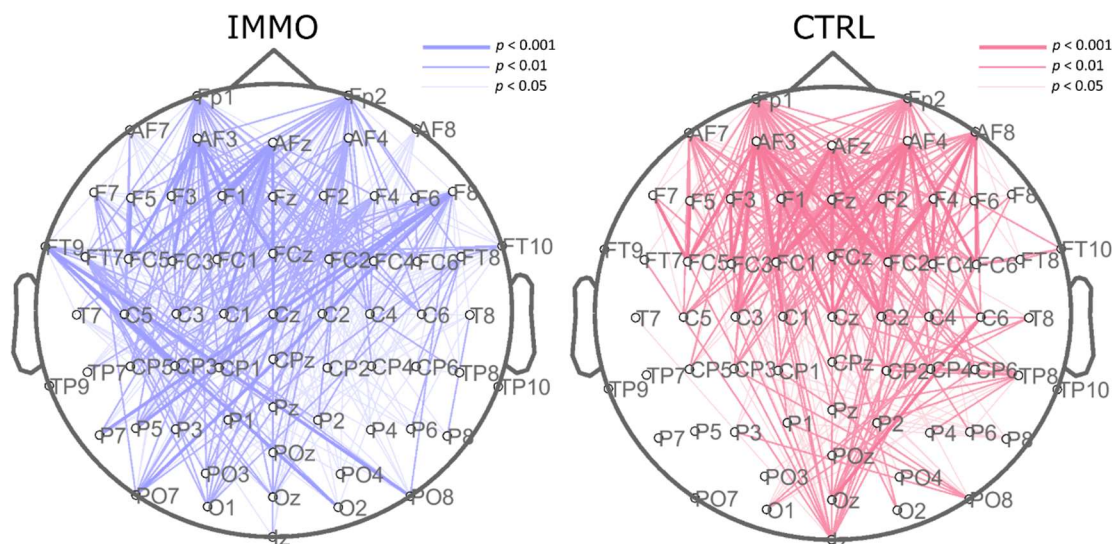
deux groupes expérimentaux. Nous avons par la suite appliqué un test t pour échantillons indépendants de manière à comparer l'uniformité du couplage entre les groupes IMMO et CTRL. Aucune différence significative en C4 ( $t(1,28) = 0.18, p = 0.86$ ) et en Pz ( $t(1,28) = 0.65, p = 0.52$ ) n'a été révélée entre le groupe IMMO ( $UC_{C4} = 0.46, UC_{Pz} = 0.52$ ) et le groupe CTRL ( $UC_{C4} = 0.46, UC_{Pz} = 0.48$ ).



**Figure 60. Couplage phase-amplitude entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil groupés et isolés.** Les graphiques de distribution (colonne de gauche) représentent l'uniformité du couplage des fuseaux du sommeil groupés (A) et isolés (B) couplés aux oscillations lentes de chaque participant (cercles colorés) des groupes IMMO (en bleu) et CTRL (en rose), détectés en C4 sur l'ensemble du stade 2 du sommeil. Les lignes courbes illustrent la distribution des données, les barres sombres représentent la moyenne de la distribution, et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les graphiques polaires (colonne du milieu) illustrent les phases moyennes préférées des oscillations lentes lors du pic de puissance des fuseaux du sommeil groupés et isolés du groupe IMMO et CTRL. Les histogrammes représentent la distribution des phases moyennes préférées de chaque participant selon le groupe expérimental, la longueur des segments représente l'uniformité de cette distribution (0 représentant une distribution aléatoire). Les cartes temps-fréquence (colonne de droite) représentent la puissance spectrale sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil groupés ou isolés couplés aux oscillations lentes. Les lignes colorées superposées représentent le signal EEG correspondant, filtré dans la bande de fréquences des oscillations lentes pour les groupes IMMO et CTRL. \* $p < 0.05$

### 7.2.8. Connectivité fonctionnelle

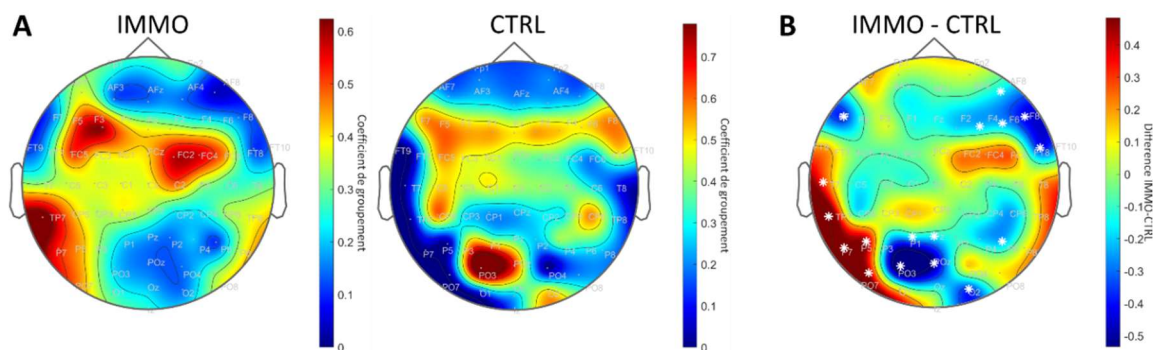
Afin d'évaluer les interactions spatiales entre différentes régions cérébrales lors de l'apparition des fuseaux du sommeil, nous avons calculé la partie imaginaire de la cohérence sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil entre chaque paire d'électrodes au cours d'une fenêtre temporelle de 2 secondes à partir de l'apparition de chaque fuseau du stade 2. Pour chaque groupe expérimental, cette mesure de la connectivité a ensuite été testée contre la partie imaginaire de la cohérence sur une fenêtre temporelle de référence (fixée de -2.5 à -0.5 secondes avant l'apparition des fuseaux du sommeil) par un test t de Student bilatéral pour échantillons appariés. Devant le nombre élevé de tests ( $N_{\text{test}} = 1953$  par groupe) et afin d'évaluer la significativité du test en s'affranchissant des conditions des tests paramétriques tout en corrigeant pour comparaisons multiples, nous avons opté pour une correction par un test de randomisation max-t (voir 5.3.3). La Figure 61 illustre les connectivités entre deux paires d'électrodes, lors de l'apparition des fuseaux du sommeil, significativement supérieures à celles de la fenêtre temporelle de référence après correction. Pour le groupe IMMO, les analyses semblent décrire la réactivation d'un réseau d'électrodes des régions frontales, centrales et pariétales, davantage marqué au niveau de l'hémisphère gauche pour cette dernière. Pour le groupe CTRL, ce réseau semble davantage latéralisé vers l'hémisphère droit. Nous avons également comparé entre les différents groupes expérimentaux les mesures de cohérences pendant les fuseaux du sommeil, normalisées par la cohérence de la fenêtre temporelle de référence. Pour ce faire, nous avons appliqué des tests t de Student bilatéraux pour échantillons indépendants. Aucune différence significative entre les groupes expérimentaux n'a pu être mise en évidence après correction pour comparaisons multiples par les tests de randomisation max-t.



**Figure 61. Connectivité fonctionnelle sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil du stade 2 selon le groupe expérimental.** Chaque connexion représente la partie imaginaire de la cohérence significativement supérieure à la fenêtre temporelle de référence, après correction pour comparaisons multiples. Les mesures de connectivité fonctionnelle ont été réalisées pour chaque paire d'électrodes, sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil, respectivement pour le groupe IMMO (n = 15, en bleu) et CTRL (n = 15, en rose). Les traits fins, moyens et larges représentent respectivement les valeurs de  $p$  ajustées après corrections pour comparaisons multiples inférieures à 0.05, 0.01 et 0.001.

Une différence dans l'organisation spatiale de ces réseaux selon la condition d'immobilisation ou non semble se dessiner mais il apparaît difficile de la caractériser devant toutes ces connexions. Afin d'explorer cette différence, nous nous sommes intéressés à la théorie des graphes et notamment au coefficient de groupement (voir section 5.3.2). Ce coefficient nous permet d'évaluer l'efficacité locale du réseau (Ismail & Karwowski, 2020). Nous pouvons alors poser l'hypothèse que cette efficacité est liée à l'efficacité synaptique locale des régions impliquées, cette dernière étant affectée au niveau du cortex sensorimoteur par la condition d'immobilisation du membre supérieur (Huber et al., 2006). Nous avons donc déterminé le coefficient de groupement de chaque électrode des réseaux ci-dessus (Figure 61), puis nous les avons projetés sur une topographie 2D de la position des électrodes (Figure 62 A). Nous avons par la suite soustrait les coefficients de groupement des électrodes du groupe IMMO de ceux des électrodes du groupe CTRL (Figure 62 B). Nous avons opté pour un test de permutation afin de tester statistiquement la différence des coefficients de groupement. Pour ce faire, en gardant le même nombre de connexions des réseaux précédemment déterminés, respectivement pour le groupe IMMO et CTRL, nous les avons permutées spatialement de manière à créer un réseau de connexions aléatoires. A partir de ces réseaux aléatoires, nous avons calculé les coefficients de groupement et les différences associées entre les deux groupes. Ceci nous a permis d'avoir pour chaque

électrode une différence de coefficients de groupement sous l'hypothèse nulle (entre deux réseaux aléatoirement formés). Nous avons appliqué la méthode de Monte-Carlo (1000 permutations) pour obtenir une distribution de l'hypothèse nulle pour chaque électrode. A partir de cette distribution, il a été possible de déterminer si les différences de coefficients de groupement observées initialement (Figure 62 B) étaient différentes de l'hypothèse nulle avec un risque d'erreur  $\alpha$  à 0.05. Comme ce test statistique a été réalisé pour chaque électrode ( $N_{\text{test}} = 63$ ), nous avons appliqué la correction de Bonferroni. Plusieurs électrodes montrent une différence de coefficients de groupement significative après correction. Sur la carte topographique de la différence des coefficients de groupement (Figure 62 B), nous pouvons observer une diminution de l'efficacité locale du réseau après immobilisation au niveau des électrodes frontales droites, pariétales droites et pariéto-occipitales gauches. A l'inverse, il semblerait que cette diminution soit compensée pour le groupe IMMO par une augmentation de l'efficacité locale du réseau au niveau temporo-pariétal gauche. Ces résultats suggèrent que la dépression synaptique induite par l'immobilisation transitoire du membre supérieur gauche provoque une diminution de l'efficacité locale des régions pariétales et sensorimotrices impliquées dans l'apprentissage moteur, et compensée par une augmentation de l'efficacité locale de certaines régions corticales de l'hémisphère gauche lors de l'apparition des fuseaux du sommeil du stade 2.



**Figure 62. Topographies des coefficients de groupement de chaque électrode.** (A) Ces graphiques illustrent les coefficients de groupement de chaque électrode correspondant aux réseaux d'électrodes impliqués lors de l'apparition des fuseaux du sommeil du stade 2 déterminés par les analyses de connectivité fonctionnelle pour les groupes IMMO et CTRL. (B) Différence entre le groupe IMMO et CTRL des coefficients de groupement de chaque électrode. Les astérisques blancs correspondent aux électrodes présentant une différence significative après comparaison par test de permutation et correction pour comparaisons multiples.



### 7.3. Discussion

Dans cette étude, nous avons évalué si la dépression synaptique locale engendrée par l'immobilisation transitoire du membre supérieur a affecté l'activité des fuseaux du sommeil et de certaines interactions cérébrales associés, et donc impacté la consolidation de l'apprentissage moteur. Nos résultats ne montrent pas de différence en termes d'évolution des performances de la tâche motrice pour les participants du groupe immobilisé et ceux du groupe contrôle, contrairement aux capacités de transferts inter-manuels. L'architecture du sommeil semble avoir été globalement conservée après l'immobilisation du membre supérieur. La dépression synaptique locale est reflétée par une diminution de la puissance spectrale des oscillations lentes pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil, en particulier au niveau du cortex sensorimoteur controlatéral au membre immobilisé. A l'échelle du groupe, cet effet ne se retrouve pas sur les caractéristiques des fuseaux du sommeil. Nous pouvons cependant observer une relation positive entre la proportion de fuseaux groupés des 20 premières minutes et les gains de performance à l'issue du sommeil sur la séquence pratiquée pour les participants du groupe contrôle. Cette relation ne se retrouve pas après l'immobilisation transitoire du membre supérieur, suggérant que la dépression synaptique a affecté un mécanisme essentiel à la consolidation des apprentissages moteurs, et possiblement lié au groupement des fuseaux du sommeil. A l'inverse, nous pouvons observer une relation négative entre les capacités de généralisation vers une nouvelle séquence et la proportion de fuseaux groupés. Malgré ces divergences dans les relations entre l'organisation temporelle et les résultats comportementaux, la double rythmicité des fuseaux du sommeil ne semble pas avoir été modifiée. Nous retrouvons une occurrence rythmique des fuseaux du sommeil toutes les 3 à 4 secondes au sein de trains de fuseaux se répétant toutes les 50 secondes, indépendamment de la condition d'immobilisation. L'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil couplés aux oscillations lentes semble cependant avoir été retardée localement au niveau de l'électrode C4 (sus-jacente cortex moteur controlatéral au membre immobilisé) après l'immobilisation par rapport au groupe contrôle. Plus spécifiquement, ce retard de phase se retrouve uniquement pour les fuseaux groupés, et non pour les fuseaux isolés. Il est alors envisageable que le couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes dépendent de modifications plastiques induites par l'immobilisation transitoire, et que l'absence de relation positive entre la proportion de fuseaux groupés et les gains de performance du groupe immobilisé soit la conséquence d'un couplage altéré entre les

fuseaux groupés et les oscillations lentes. Enfin, pour les deux groupes expérimentaux nous retrouvons un large réseau d'électrodes activées de manière synchrone dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil lors de leur apparition. Il semble toutefois que des différences dans l'organisation spatiale de ce réseau puissent s'observer après l'immobilisation transitoire. Des divergences en termes d'efficacité locale de ces réseaux ont pu être observées par les analyses de coefficient de groupement. Ces derniers résultats sont en faveur d'une relation causale entre l'efficacité synaptique et l'organisation des réseaux activés pendant l'apparition des fuseaux du sommeil et donc pendant la réactivation de la mémoire.

D'une manière étonnante, les performances sur la séquence motrice apprise ne montrent pas de différence en termes d'évolution au cours de la période d'éveil suivant la phase d'acquisition entre les participants du groupe immobilisé et ceux du groupe contrôle. Nous pouvons observer une diminution générale des temps de réponse après la période de 13 heures, pour les deux groupes expérimentaux. Il a précédemment été montré qu'un apprentissage matinal résultait en une dégradation des performances au cours de la journée, potentiellement due à une réduction du rapport signal/bruit de la trace mnésique d'intérêt par l'acquisition de nouvelles synapses non apparentées (Brawn et al., 2010). Ce résultat peut également être attribué au phénomène du « early boost », qui a pu majorer les performances mesurées lors du post-test administré 5 minutes après la fin de la phase d'acquisition, ces dernières revenant à un état de base quelques heures après (Hotermans et al., 2006). L'immobilisation transitoire du membre supérieur ne semble pas avoir aggravé la détérioration des performances pendant la journée. Ce résultat peut paraître étonnant à première vue, mais l'effet délétère de l'immobilisation a principalement été montré sur des tâches de rotation mentale (Meugnot et al., 2014; Toussaint & Meugnot, 2013) et d'adaptation visuo-motrice (Huber et al., 2006; Moisello et al., 2008), contrairement aux tâches motrices séquentielles (King et al., 2022). En outre, au niveau cortical l'effet de l'immobilisation semble davantage être lié à une plasticité cérébrale au niveau des régions sensorimotrices (Huber et al., 2006). Il a été montré que l'application de stimulation magnétique transcrânienne répétitive (rTMS) permettant d'inhiber l'activité corticale au niveau de M1 quelques heures après l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle n'affectait pas les performances (Hotermans et al., 2008). En revanche, son application 30 minutes après l'acquisition réduit le phénomène du « early boost ». Les auteurs ont alors pu suggérer qu'après l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle, M1 est cruciale dans les

processus de consolidation précoces mais pas dans les processus plus tardifs. De plus, la consolidation des tâches motrices séquentielles apprises explicitement ne semble pas dépendre majoritairement de l'éveil (King et al., 2017), limitant l'écart de performance à la fin de la période d'immobilisation avec le groupe contrôle. L'effet de l'immobilisation pourrait ainsi dépendre du type de tâche, et être présent pour celles reposant davantage sur les informations proprioceptives (King et al., 2022). Cela peut expliquer l'absence d'effet délétère de l'immobilisation transitoire du membre supérieur sur les performances de la tâche motrice séquentielle à la fin de la journée dans notre expérimentation, bien qu'ayant néanmoins potentiellement affectée les régions sensorimotrices.

De la même manière que par l'application de rTMS inhibitrice (Hotermans et al., 2008), la perturbation du cortex sensorimoteur par l'immobilisation transitoire n'a pas affecté l'évolution des performances au cours de la nuit au niveau du groupe. Nous pouvons alors supposer que si des mécanismes liés à la consolidation de la mémoire pendant le sommeil ont été perturbés par la dépression synaptique, des mécanismes compensatoires ont pu être impliqués, induisant à l'échelle du groupe des résultats comportementaux sur la séquence motrice apprise similaires après la nuit. Nous pouvons cependant noter une meilleure capacité de transfert inter-manuel pour les participants du groupe immobilisé par rapport au groupe contrôle. Ce résultat est en accord avec de précédentes observations proposant que l'immobilisation du membre non-dominant ne détériore pas les performances du membre dominant (King et al., 2022; Meugnot et al., 2014), et dans des cas d'immobilisation prolongée, provoque une augmentation des performances du membre opposé (Bruno et al., 2020). Cette hypothèse est corroborée d'un point de vue neurophysiologique. L'immobilisation transitoire d'un membre, et potentiellement la surutilisation secondaire du membre opposé, réduit l'inhibition inter-hémisphérique produit par l'hémisphère du membre immobilisé (Avanzino et al., 2011). La réduction de cette inhibition induit en conséquence une augmentation de l'excitabilité de l'hémisphère du membre non-immobilisé. Ainsi, dans notre expérimentation, les 13 heures d'immobilisation associées à une nuit de sommeil et aux processus de consolidation conjoints, ont pu favoriser les performances lors du test de transfert inter-manuel du groupe immobilisé.

Bien que les effets de l'immobilisation sur les performances de la tâche motrice séquentielle soient peu manifestes, nous en retrouvons sur certaines caractéristiques du sommeil. En accord avec les résultats de Huber et al. (2006), nous pouvons observer une diminution de la puissance spectrale dans la bande de fréquences des oscillations lentes des

participants du groupe immobilisé par rapport au groupe contrôle, particulièrement marquée au niveau des électrodes sus-jacentes au cortex sensorimoteur du membre immobilisé. La différence entre les deux groupes semble être davantage présente pendant les 20 premières minutes de sommeil, et se réduire au cours de la nuit. Cet effet est symétrique par rapport aux paradigmes de stimulation d'un effecteur ou simplement d'apprentissage, provoquant une augmentation de la puissance spectrale des oscillations lentes localement au niveau du cortex sensorimoteur de l'effecteur (Huber et al., 2004; Kattler et al., 1994). Les auteurs ont alors pu suggérer que l'activité des ondes lentes pendant la nuit subséquente reflète la plasticité synaptique induite par l'expérience sensorimotrice au cours de la journée, et constitue donc un marqueur sensible de l'efficacité synaptique. Dans notre étude, la diminution de l'activité des ondes lentes implique que l'immobilisation transitoire du membre supérieur a induit localement une dépression synaptique et a donc réduit l'efficacité synaptique du cortex sensorimoteur du membre immobilisé. La diminution générale de l'activité des oscillations lentes au cours de la nuit du groupe contrôle, et par conséquent la réduction de l'écart de puissance entre le groupe immobilisé et contrôle, suppose une décroissance naturelle de l'efficacité synaptique au cours de la nuit (Huber et al., 2006), comme le propose par exemple l'hypothèse de l'homéostasie synaptique (Tononi & Cirelli, 2014). D'une manière étonnante et contrairement à de précédentes études, nous n'avons pas retrouvé de diminution de la puissance spectrale dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil après l'immobilisation (Huber et al., 2006), ni en termes de densité (Debarnot et al., 2021). Il est cependant à noter que le paradigme utilisé ici a consisté en l'apprentissage d'une séquence motrice. L'étude de Debarnot et al. (2021) évalue les capacités de rotation mentale après l'immobilisation transitoire, mais ne comporte pas de phase d'apprentissage moteur avant l'immobilisation. Il est alors possible que l'apprentissage d'une tâche motrice séquentielle ait compensé le déficit en termes de densité de fuseaux du sommeil qui aurait initialement dû être causé par l'immobilisation. Néanmoins, nous pouvons observer une tendance à la diminution de la puissance spectrale de la bande de fréquences des fuseaux rapides (~12.5-16 Hz) après l'immobilisation. Dans notre étude, l'absence de différence significative pourrait provenir de l'utilisation d'un plan expérimental « emboité » (groupes indépendants), ces dernières études ayant privilégié une comparaison intra-groupe (plan expérimental « croisé » ; groupes appariés) offrant une moindre variabilité entre les mesures répétées. D'une manière intéressante et similaire aux résultats reportés par Huber et al. (2006), une tendance au phénomène inverse sur la bande

de fréquences des fuseaux lents semble émerger. Nous pouvons poser l'hypothèse que la réduction locale de l'efficacité synaptique a pu interférer avec la boucle thalamo-corticale à l'origine de la production des fuseaux du sommeil, induisant une diminution de la fréquence intrinsèque de ces fuseaux. La diminution de la puissance spectrale des fuseaux rapides s'accompagnerait alors d'une augmentation parallèle des fuseaux lents. De plus amples analyses sur le comportement de ces deux types de fuseaux après l'immobilisation transitoire, ou plus généralement en fonction de l'efficacité synaptique locale, sont nécessaires pour explorer cette hypothèse.

En accord avec les récentes théories relatives au rôle central des fuseaux groupés dans les processus de consolidation de la mémoire pendant le sommeil (Antony et al., 2019; Boutin et al., 2022; Boutin & Doyon, 2020), nous retrouvons une relation positive entre la proportion de fuseaux groupés des 20 premières minutes de sommeil et les gains de performance après le sommeil sur la séquence pratiquée par le groupe contrôle. Cette relation ne se retrouve pas sur la proportion de fuseaux groupés de la totalité du stade 2 du sommeil lent. Il est alors possible que les fuseaux du sommeil réactivent sélectivement certaines traces mnésiques dans un ordre temporellement (pré)défini. Cet ordre pourrait dépendre du degré de plasticité synaptique induit pendant la journée, à savoir que les zones présentant une efficacité synaptique plus élevée seront potentiellement traitées prioritairement pendant le sommeil. Cette hypothèse est soutenue par l'activité des oscillations lentes, augmentant localement en début de nuit au niveau des régions remodelées par des apprentissages récents et revenant rapidement à un état de base (Huber et al., 2004, 2006). Le groupe immobilisé ne présente pas cette même relation entre la proportion de fuseaux groupés et les gains de performance après la nuit. Ainsi, la dépression synaptique induite par l'immobilisation transitoire du membre supérieur semble avoir impacté la réactivation répétée de la trace mnésique au cours des trains de fuseaux. Néanmoins, le groupe immobilisé présente une amélioration des performances après la nuit à l'échelle du groupe. Il est possible que des mécanismes compensatoires, avec notamment la réactivation d'une trace mnésique impliquant d'autres régions cérébrales, aient pu avoir lieu. Bien que le rôle des fuseaux groupés du cortex sensorimoteur semble avoir été affecté par la dépression synaptique, aucune différence en termes d'organisation temporelle et des rythmes associés n'a pu être mise en évidence par nos analyses. L'organisation temporelle en train de fuseaux semble être un mécanisme inhérent aux fuseaux du sommeil, régulé d'une manière indépendante de l'apprentissage et coordonné avec des paramètres

dépendants du système nerveux autonome (Boutin et al., 2022; Boutin & Doyon, 2020; Fernandez & Lüthi, 2020; Lecci et al., 2017). En accord avec cette hypothèse et nos résultats, l'alternance de périodes riches et pauvres en fuseaux du sommeil ne semble pas dépendre pas de l'efficacité synaptique des régions cérébrales et donc de la plasticité induite pendant la journée.

Le couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes pendant le stade 2 du sommeil semble avoir été affecté localement au niveau du cortex sensorimoteur, sur les 20 premières minutes de sommeil mais également sur la totalité de la nuit. Ce résultat suggère que la dépression synaptique induite par l'immobilisation transitoire a retardé l'apparition du pic de puissance des fuseaux du sommeil. D'une manière intéressante, ce retard ne se retrouve que pour les fuseaux groupés et non pour les fuseaux isolés, et sur l'ensemble de la nuit. Les modifications structurelles corticales de la restriction sensorimotrice, supposées transitoire en début de nuit (Huber et al., 2006), ne semblent donc pas être à l'origine de ce retard dans le couplage. Une possible explication serait qu'un autre mécanisme lié au circuit de production des fuseaux groupés a été affecté. Bien que l'origine de ce déphasage soit incertaine, la spécificité de cet effet sur les fuseaux groupés nous permet de souligner la potentielle existence de mécanismes neurobiologiques sous-tendant et modulant la génération des fuseaux groupés et isolés, appuyant l'hypothèse de leur différence fonctionnelle. Il a notamment été montré que les fuseaux groupés et isolés reposaient sur des interactions spatiales similaires avec l'hippocampe, le putamen et des régions motrices corticales mais conduisant à des effets différents (Boutin et al., 2022). Les fuseaux groupés auraient un rôle prédominant par rapport aux fuseaux isolés dans les processus de consolidation de la mémoire. En outre, les fuseaux se produisant pendant la phase de dépolarisation de l'oscillation lente sont considérés comme particulièrement efficaces pour induire des modifications synaptiques plastiques dans les réseaux corticaux aboutissant au stockage à long terme de la mémoire (Chauvette et al., 2012; Latchoumane et al., 2017). Par conséquent, nous pouvons émettre l'hypothèse que le rôle (l'efficacité) des fuseaux groupés détectés au niveau du cortex sensorimoteur a été affecté par le déphasage avec les oscillations lentes. Quant aux fuseaux isolés, la relation négative entre la connectivité hippocampo-corticale pendant leur apparition et les gains de performance (Boutin et al., 2022) appuie l'hypothèse proposant que ces fuseaux favoriseraient l'oubli de la trace mnésique (Dehnavi et al., 2019; Hoedlmoser et al., 2015; Saletin et al., 2011). D'après Robertson (2018), l'oubli et l'instabilité de la trace mnésique favorisent les capacités de

généralisation. Dans notre étude, la proportion de fuseaux groupés du groupe immobilisé est reliée négativement aux capacités de généralisation vers une nouvelle séquence. Ainsi, plus le nombre de fuseaux isolés est élevé par rapport au nombre de fuseaux groupés, plus les participants présentent une capacité de généralisation élevée. Le couplage des fuseaux isolés n'a pas été affecté localement par la restriction sensorimotrice, contrairement aux fuseaux groupés. Il est possible qu'une perte d'efficacité des fuseaux groupés, due à un déphasage avec les oscillations lentes a entraîné l'absence de consolidation de la trace mnésique au niveau du cortex sensorimoteur et a amené à sa fragilisation par les fuseaux isolés, ce qui a eu pour corollaire de favoriser son transfert (Robertson, 2018).

Nous avons vu que la dépression synaptique a influencé la réactivation de la trace mnésique pendant le sommeil, ainsi que le couplage entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes. Ajouté à cela, les réseaux d'électrodes synchronisées sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil pendant leur apparition montrent une organisation spatiale différente selon le groupe expérimental. Il apparaît que la dépression synaptique a affecté l'efficacité locale de ce réseau au niveau des électrodes sus-jacentes aux cortex pariétal et frontal. Au contraire, celle-ci semble avoir augmenté au niveau des électrodes temporo-pariétales gauches, suggérant la présence d'un mécanisme compensatoire. Il est alors possible que l'augmentation générale des performances après le sommeil observée pour le groupe immobilisé, malgré l'absence de relation entre les fuseaux du sommeil et ces mêmes performances comportementales, soit rendue possible par une réactivation de la trace mnésique au niveau d'autres régions cérébrales. Des analyses complémentaires entre des variables relatives à ces réseaux et les performances sur la séquence et les capacités de généralisation sont prévues pour explorer le rôle des interactions cortico-corticales lors de l'apparition des fuseaux du sommeil sur les mécanismes de consolidation de la mémoire.

En conclusion, la restriction sensorimotrice induite par l'immobilisation transitoire du membre supérieur a perturbé plusieurs éléments liés aux processus de consolidation de la mémoire. Les faibles différences observées au niveau comportemental à l'échelle du groupe suggèrent que ces perturbations ont affecté de manière subtile, éventuellement réduite par l'intermédiaire de mécanismes compensatoires, les performances sur la séquence motrice. Cependant, nous retrouvons bien les marqueurs de la dépression synaptique par la diminution de l'activité des oscillations lentes, particulièrement marquée au niveau du cortex sensorimoteur du membre immobilisé pendant les 20 premières minutes de sommeil. Cet effet sur les oscillations lentes peut être mis en parallèle avec leur déphasage avec les

fuseaux groupés pour le groupe immobilisé. La spécificité de ce déphasage selon le caractère groupé ou isolé des fuseaux nous permet d'appuyer l'hypothèse d'un rôle distinct entre ces deux types de fuseaux : les premiers davantage liés à la consolidation de la trace mnésique, et les seconds potentiellement impliqués dans les processus liés à l'oubli et à la fragilisation de la trace mnésique. Enfin, la comparaison des réseaux d'électrodes synchronisées dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil montre la présence d'interaction cortico-corticales, dépendantes de l'efficacité synaptique des régions corticales, et donc de la plasticité synaptique. Ainsi, les réseaux neuronaux activés lors de la réactivation de la trace mnésique pendant le sommeil semblent être sensibles à la plasticité induite pendant la journée et par conséquent spécifiques à la trace mnésique acquise. Il apparaît intéressant de dissocier les fuseaux groupés des fuseaux isolés dans les futures analyses de manière à confirmer ou préciser leurs distinctions et leurs rôles dans les processus de consolidation ou de généralisation de la trace mnésique.





# Chapitre 8

## Discussion générale

Nous avons réalisé deux expérimentations dans ce travail de thèse. La première nous a permis d'évaluer les effets de la modalité d'acquisition d'une habileté motrice sur l'activité des fuseaux du sommeil lors de la consolidation de cet apprentissage au cours d'une sieste. La seconde a consisté à examiner les effets de la plasticité cérébrale, liée à la perturbation de l'efficacité synaptique locale suite à une restriction sensorimotrice, sur l'activité des fuseaux du sommeil. Nous avons porté notre attention sur trois mécanismes supposés participer aux processus de consolidation de la mémoire pendant le sommeil : l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil ; leur couplage avec les oscillations lentes ; leurs interactions spatiales entre plusieurs régions cérébrales. Dans ce chapitre de thèse, nous allons mettre en relation les résultats des deux expérimentations de manière à discuter le rôle de ces trois mécanismes afin de contribuer aux modèles de consolidation de la mémoire pendant le sommeil.

### **8.1. Organisation temporelle des fuseaux du sommeil**

Il a récemment été proposé que l'apparition des fuseaux du sommeil pendant le stade 2 du sommeil n'était pas sporadique (Antony et al., 2019; Boutin & Doyon, 2020; Fernandez & Lüthi, 2020). Les fuseaux se manifestent en « trains » au sein de fenêtres temporelles périodiques suivant une rythmicité de 0.02 Hz. Ces trains sont composés de deux ou plusieurs fuseaux du sommeil se succédant suivant une rythmicité de 0.2 à 0.3 Hz. Ainsi, en partant de ce modèle des fuseaux du sommeil, nous les avons dissociés en deux catégories, les fuseaux groupés et isolés, de manière à apporter des éléments sur leur contribution dans les mécanismes de consolidation de la mémoire. Dans la première expérimentation, les analyses des cartes temps-fréquence et des variables relatives à l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil montrent l'absence de différence entre les modalités d'acquisition (pratique physique, imagerie motrice et observation de l'action). La double rythmicité des fuseaux du sommeil a été conservée pendant la sieste malgré des processus d'acquisition distincts et des résultats comportementaux différents. Dans la seconde expérimentation, un résultat similaire émerge. La dépression synaptique induite par l'immobilisation transitoire

du membre supérieur n'a pas affecté l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil. Toutefois, le rôle des fuseaux groupés et leur couplage avec les oscillations lentes semblent être sensibles à l'efficacité synaptique locale, contrairement aux fuseaux isolés.

D'une manière intéressante, l'alternance de périodes riches et pauvres en fuseaux du sommeil se retrouve dans le sommeil de plusieurs espèces différentes (Fernandez & Lüthi, 2020; Lecci et al., 2017). Les fuseaux du sommeil offrent une certaine protection contre l'éveil lors de perturbations externes (Dang-Vu et al., 2011). En outre, d'autres variables physiologiques telles que le rythme cardiaque et le diamètre de la pupille suivent une rythmicité similaire de 0.02 Hz (Fernandez & Lüthi, 2020; Lecci et al., 2017). Cette rythmicité de 0.02 Hz reflète ainsi également l'activité du système nerveux autonome, qui pourrait moduler la réceptivité et l'excitabilité pendant le sommeil. L'alternance entre une période de vigilance accrue à l'environnement et une période de faible vigilance serait favorable à la consolidation de la mémoire, évitant un éveil inopportun pendant la réactivation de la mémoire. De récents résultats mettent en lumière le rôle du locus coeruleus dans la production de l'oscillation infra-lente et des trains de fuseaux (Osorio-Forero et al., 2021). Par la modulation optogénétique de l'activité du locus coeruleus, ils ont pu montrer que l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil est une conséquence des variations noradrénergiques thalamiques induites par le locus coeruleus. Les résultats de nos deux expérimentations sont en accord avec l'hypothèse de l'existence d'un régulateur de l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil indépendant de l'apprentissage. Nous avons mis en évidence la présence de mécanismes communs dans l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil au cours d'une sieste et d'une nuit, et ce indépendamment de la modalité d'acquisition ou de la plasticité induite en journée. La présence de cette dernière ne semble alors pas dépendre de facteurs extrinsèques liés à l'apprentissage et à l'activité diurne. Elle serait davantage le témoin d'un mécanisme inhérent à l'activité des fuseaux du sommeil. De la même manière, au sein des trains de fuseaux nous retrouvons un rythme d'apparition des fuseaux du sommeil de 0.2 - 0.3 Hz, invariant entre nos conditions expérimentales. La borne inférieure de cet intervalle inter-fuseaux de 3 à 4 secondes est la conséquence d'une période réfractaire succédant à l'apparition des fuseaux, potentiellement nécessaires à la ségrégation des réactivations des différentes traces mnésiques, évitant leur chevauchement et les interférences subséquentes (Antony et al., 2018, 2019). Le courant cationique entrant ( $I_h$ ) induit par l'hyperpolarisation des cellules thalamo-corticales présente un rôle central dans leur activité rythmique et donc dans la

production des fuseaux du sommeil (Bal & McCormick, 1996; Lüthi & McCormick, 1998). La présence de ce courant est supposée produire l'atténuation du fuseau et prévient la formation d'autres oscillations thalamo-corticales, engendrant l'apparition de cette période réfractaire.

Il a également été montré que le nombre de fuseaux du sommeil dans les trains est corrélé positivement aux performances à l'issue du sommeil (Boutin et al., 2022). En outre, il semblerait que l'amplitude et la durée des fuseaux du sommeil augmentent avec la longueur des trains (Champetier et al., 2022; Solano et al., 2022b). Un effet de ces caractéristiques sur la consolidation de la mémoire a souvent été rapporté (Kumral et al., 2022). Nous pouvons en déduire qu'une augmentation de la longueur des trains de fuseaux est favorable à la consolidation de la mémoire, que ce soit par une augmentation des caractéristiques intrinsèques des fuseaux du sommeil (amplitude, durée), ou par la réactivation répétée *per se* de la trace mnésique au cours des trains de fuseaux. A l'extrême, il apparaît alors que pour une consolidation optimale de la mémoire, un nombre élevé de fuseaux du sommeil doit être produit dans la fenêtre temporelle offerte par l'oscillation infra-lente. L'intervalle inter-fuseaux correspondant doit donc être le plus réduit possible tout en respectant la période réfractaire, engendrant une stabilité de l'intervalle proche de cette période réfractaire au sein d'un même train. Nous pouvons en effet observer dans nos deux études une variabilité très réduite de l'intervalle inter-fuseaux. D'une manière intéressante, la présence de l'organisation temporelle semble se conserver avec l'âge, mais la proportion de fuseaux groupés rapides décline progressivement (Champetier et al., 2022). Le mécanisme de production de la rythmicité de 0.02 Hz est maintenu entre des participants jeunes et âgés mais le nombre de fuseaux produit dans les fenêtres temporelles favorables et la consolidation subséquente sont réduits.

Tous ces résultats sont en faveur du caractère nécessaire de la production de fuseaux du sommeil groupés suivant la rythmicité de 0.02 Hz pour une consolidation efficace de la mémoire. Pourtant, nous pouvons tout de même observer l'apparition sporadique de fuseaux du sommeil au travers des fuseaux isolés. Il est très probable que ces fuseaux soient tout de même impliqués dans les processus de maturation de la mémoire mais leur rôle reste incertain. De récents résultats suggèrent leur implication dans les processus liés à l'oubli (Boutin et al., 2022; Dehnavi et al., 2019; Hoedlmoser et al., 2015; Saletin et al., 2011). De la même manière que les oscillations puissent favoriser la plasticité synaptique ou au contraire élaguer le nombre de synapses, il est possible que les fuseaux du sommeil isolés

présentent un rôle contraire aux fuseaux groupés. La présence d'une relation positive entre la proportion de fuseaux isolés et les capacités de généralisation vers une nouvelle séquence est en faveur de cette dernière hypothèse. Robertson (2018) a explicité un modèle selon lequel l'instabilité d'une trace mnésique favorise sa généralisation. Dans notre étude, il est possible que la dépression synaptique ait altéré la consolidation de la trace mnésique par les fuseaux groupés, laissant place à sa fragilisation par les fuseaux isolés et, par conséquent, à sa généralisation.

## **8.2. Couplage avec les oscillations lentes**

La distinction entre les fuseaux groupés et isolés est appuyée par les analyses de couplage avec les oscillations lentes. Nous avons pu montrer que seuls ces premiers présentent un déphasage dans leur couplage avec les oscillations lentes, induit par l'immobilisation du membre supérieur. Les oscillations lentes sont supposées coordonner l'apparition des fuseaux du sommeil et offrir une fenêtre temporelle propice à la plasticité synaptique (Chauvette et al., 2012; Fernandez & Lüthi, 2020; Helfrich et al., 2018; Latchoumane et al., 2017). Il a notamment été montré que la proportion de fuseaux groupés couplés aux oscillations lentes augmentait localement au niveau du cortex sensorimoteur de l'effecteur ayant pratiqué (Solano et al., 2022b). Dans notre étude, il est possible que la perte d'efficacité des fuseaux groupés dans la consolidation de la trace mnésique soit la conséquence d'une altération de leur coordination avec les oscillations lentes. Afin d'appuyer cette hypothèse, des analyses supplémentaires sont prévues de manière à explorer la relation entre le couplage des oscillations lentes et des fuseaux groupés avec les gains de performance après le sommeil.

Nous pouvons mettre en parallèle la différence de phases observée entre les fuseaux rapides et lents (Mölle et al., 2011) qui a permis aux auteurs de suggérer des mécanismes de production distincts. Ainsi, le déphasage spécifique aux fuseaux groupés suppose une possible différence dans les mécanismes de production avec les fuseaux isolés et appui l'hypothèse d'une implication différente dans le processus de consolidation de la mémoire. L'origine du déphasage des fuseaux du sommeil groupés reste cependant encore incertain. Il est possible que l'altération de l'efficacité synaptique locale au niveau cortical ait perturbé le couplage des fuseaux groupés avec les oscillations lentes. Cependant dans notre étude, la présence de ce déphasage sur l'ensemble de la nuit n'est pas en faveur de cette dernière hypothèse, les modifications synaptiques corticales induites par la restriction sensorimotrice

de courte durée étant *a priori* restreintes aux premières dizaines de minutes de sommeil (Huber et al., 2006). De précédentes études ont rapporté un déphasage dans le couplage des fuseaux du sommeil de participants âgés par rapport à des participants jeunes associé un déficit de consolidation de la mémoire (Helfrich et al., 2018). Le déphasage a été relié à une altération structurelle de la matière grise du cortex préfrontal médial. En outre, l'intégrité structurelle du faisceau thalamo-cortical influence la densité de fuseaux du sommeil, suggérant également une dépendance de leur mécanisme de production aux variations structurelles de la substance blanche (Vien et al., 2019). Il a été montré que l'apprentissage et l'expérience sensorimotrice vécue en journée pouvait rapidement induire des modifications de la substance blanche (Sampaio-Baptista & Johansen-Berg, 2017). En se basant sur l'hypothèse que la restriction sensorimotrice induit également des modifications structurelles transitoires de la substance blanche (Langer et al., 2012), alors ces dernières pourraient être la cause du déphasage spécifique aux fuseaux groupés. Ainsi, il est possible qu'un élément autre que l'altération de l'efficacité synaptique locale ait enclenché ce déphasage favorisant potentiellement l'efficacité des fuseaux isolés vers la généralisation de l'apprentissage, au détriment de sa consolidation par les fuseaux groupés.

### **8.3. Réactivations régionales**

Le modèle de la consolidation systémique propose que des réactivations conjointes synchronisées de différentes régions cérébrales au niveau cortical et sous-cortical permettent de transférer la trace mnésique de la mémoire à court terme vers la mémoire à long terme (Diekelmann & Born, 2010). La réactivation de la mémoire pendant le sommeil est supposée être réalisée par le biais des fuseaux du sommeil (Boutin & Doyon, 2020; Doyon et al., 2018; Klinzing et al., 2019). En corollaire, la consolidation de la mémoire passe par l'activation synchronisée de plusieurs régions cérébrales sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil. Il a notamment été montré une augmentation de la connectivité fonctionnelle cortico-corticale des fuseaux du sommeil lors de la réactivation de la mémoire par stimulus olfactif (Lavature et al., 2018). En outre, la synchronisation des activations cortico-sous-corticales, en particulier avec le putamen et l'hippocampe, a été reliée avec les gains de performance après le sommeil (Boutin et al., 2018). Ces éléments ont amené à l'hypothèse d'une réactivation de circuits neuronaux pendant le sommeil similaires à ceux activés pendant l'acquisition de la trace mnésique (Boutin & Doyon, 2020). Par la première expérimentation, nous pouvons apporter des éléments en faveur de cette hypothèse. Nous

avons pu observer des activations synchronisées sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil, à l'échelle des électrodes, spatialement distinctes selon la modalité d'acquisition. Bien que nous n'ayons pas pu révéler de relations entre l'organisation de ces réseaux neuronaux synchronisés et les changements de performance à l'issue du sommeil, cela conforte l'idée d'une réactivation de régions cérébrales spécifiques à la trace mnésique acquise. En outre, les résultats de la seconde expérimentation montrent une différence de réseaux impliqués lors de l'apparition des fuseaux du sommeil après restriction sensorimotrice par rapport au groupe contrôle. Nous pouvons ainsi établir une relation causale entre la plasticité synaptique induite pendant la journée et les réactivations corticales lors des fuseaux du sommeil. En conséquence, les régions cérébrales réactivées par les fuseaux du sommeil ne semblent pas être immuables mais dépendraient de l'apprentissage et de la plasticité induite précédant la période de sommeil. Il est également possible que ces différences de réactivations soient à l'origine d'une différence de rôle ou d'efficacité des fuseaux du sommeil dans les processus de consolidation de la mémoire, et donc des résultats comportementaux subséquents. Nous pouvons imaginer que le transfert de la trace mnésique vers des régions cérébrales favorisant une représentation visuo-spatiale, indépendante de l'effecteur, puisse par exemple potentialiser les capacités de généralisation. Ainsi, si le rôle des fuseaux du sommeil dépend des régions cérébrales réactivées, et que les fuseaux groupés et isolés sont impliqués différemment dans les processus de consolidation de la mémoire, alors nous pouvons faire l'hypothèse de connectivités fonctionnelles distinctes entre ces deux types de fuseaux. Des analyses de connectivité complémentaires selon le caractère groupé ou isolé des fuseaux du sommeil sont prévues sur les données de la seconde expérimentation. A notre connaissance, seule une récente étude a analysé les réseaux neuronaux impliqués pendant la réactivation lors des fuseaux groupés et isolés (Boutin et al., 2022). Les auteurs ont pu observer des réactivations de régions cérébrales liées à l'apprentissage de la tâche motrice pendant les fuseaux groupés et isolés, telles que l'hippocampe, le putamen, et certaines régions motrices corticales. De plus, ils ont rapporté une relation positive avec les gains de performance après une nuit de sommeil et le niveau d'activation de certaines de ces régions cérébrales lors des fuseaux groupés, par rapport aux fuseaux isolés. Ainsi à l'inverse, une forte réactivation synchronisée des régions motrices corticales avec l'hippocampe et le putamen pendant les fuseaux isolés a engendré une baisse des performances. Ces résultats suggèrent que par une réactivation de circuits neuronaux impliqués dans l'apprentissage de la tâche motrice,

les fuseaux groupés et isolés ont ciblé la même trace mnésique mais que des réactivations inefficaces et non récurrentes de la mémoire lors des fuseaux isolés ont réduit sa consolidation.

#### **8.4. Consolidation et généralisation par les fuseaux du sommeil**

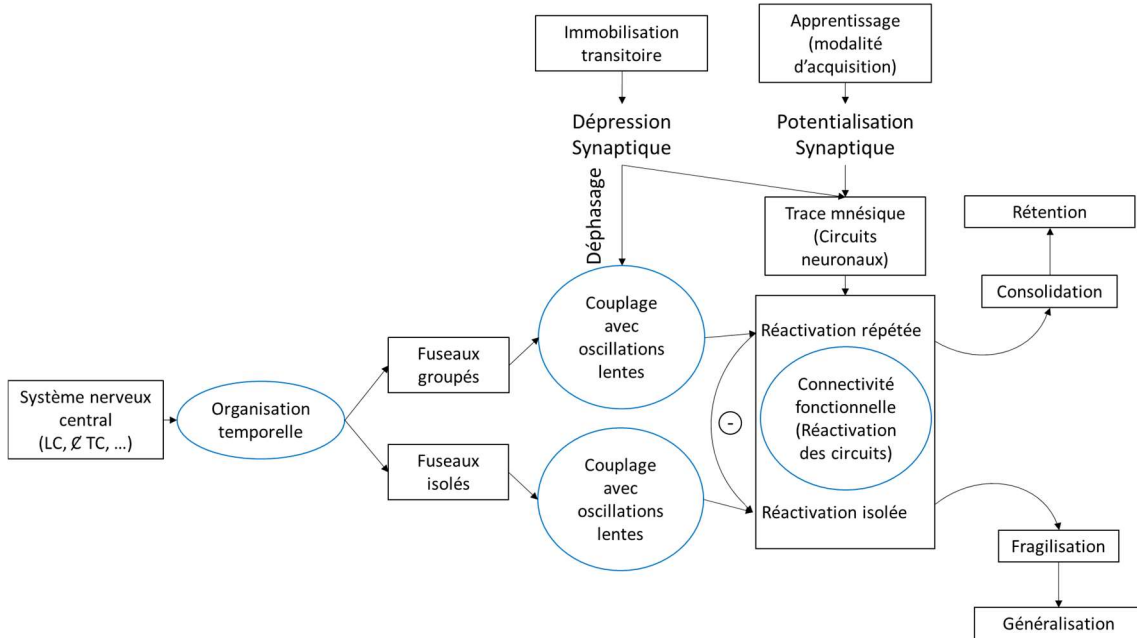
La littérature est en faveur du rôle crucial des fuseaux du sommeil dans les processus de consolidation de la mémoire pendant le sommeil (Boutin & Doyon, 2020; Fernandez & Lüthi, 2020; Klinzing et al., 2019; Schönauer & Pöhlchen, 2018). Le modèle existant suggère que la réactivation de la mémoire pendant les fuseaux du sommeil permet de transférer les souvenirs de la mémoire à court terme vers la mémoire à long terme (Klinzing et al., 2019). Des résultats récents ont établi que les fuseaux du sommeil sont liés spécifiquement à la mémoire acquise pendant la journée (Antony et al., 2018; Cairney et al., 2018; Schönauer, 2018). La cause de la spécialisation des fuseaux du sommeil est encore inconnue, mais il a été proposé que les fuseaux participeraient à la consolidation d'une trace mnésique récemment acquise via la réactivation de circuits neuronaux liés à l'apprentissage et à l'interaction des régions corticales et sous-corticales impliquées au sein de ce réseau (Boutin et al., 2018; Boutin & Doyon, 2020). Les oscillations lentes participent également aux processus de consolidation liés aux fuseaux du sommeil en tant que coordinatrices des différentes structures cérébrales, mais aussi en octroyant aux neurones des conditions favorables à la plasticité synaptique (Latchoumane et al., 2017; Niethard et al., 2018). Ainsi, le couplage précis des fuseaux du sommeil pendant la phase de dépolarisation des oscillations lentes est favorable à la consolidation de la mémoire. D'une manière intéressante, les fuseaux du sommeil apparaissent de manière successive dans des périodes temporelles restreintes, scindant le sommeil lent (et plus particulièrement le sommeil lent léger – stade 2) en périodes riches et pauvres en fuseaux (Boutin et al., 2022; Champetier et al., 2022; Lecci et al., 2017). Il est à noter que cette alternance se retrouve au sein de plusieurs espèces (Fernandez & Lüthi, 2020). La réduction de la réceptivité à l'environnement pendant les fuseaux du sommeil, probablement afin d'éviter les interférences pendant la réactivation de la mémoire, peut être une explication à l'origine de la mise en place de cette organisation temporelle. Il est d'intérêt de rappeler que le sommeil est un moment vulnérable pour de nombreuses espèces. Un compromis permettant d'alterner entre des périodes favorables à la consolidation mais de faible vigilance avec des périodes pauvres en fuseaux mais de plus forte vigilance apparaît alors adéquate. Toutefois, nous pouvons également observer des



fuseaux isolés pendant ces périodes de plus fortes vigilances. Leur rôle est encore incertain, mais une implication distincte dans les processus de maturation de la mémoire a été proposée par rapport aux fuseaux groupés (Boutin et al., 2022). La réactivation sporadique de la mémoire pendant les périodes de plus forte vigilance pourrait permettre de fragiliser la mémoire en question, dans le but de généraliser l'apprentissage ou de le réduire.

Nos deux expérimentations permettent d'apporter des éléments supplémentaires aux modèles de consolidation de la mémoire par les fuseaux du sommeil, notamment sur la distinction entre les fuseaux groupés et isolés, et sur leur relation avec la plasticité synaptique induite pendant la journée, qu'elle soit la conséquence d'une potentialisation ou d'une dépression à long terme (Figure 63). Dans un premier temps, les analyses de connectivité ont révélé la réactivation de réseaux corticaux (via des réseaux d'électrodes) au cours des fuseaux du sommeil différents selon la modalité d'apprentissage, mais également après la dépression synaptique locale induite par l'immobilisation du membre supérieur. Ainsi, la spécificité des régions corticales réactivées par les fuseaux du sommeil résulterait de l'apprentissage préalable. Plus généralement, cela dépendrait de l'expérience sensorimotrice et de la localisation de la plasticité induite pendant la journée (Huber et al., 2004; Solano et al., 2022b). De la même manière que les régions cérébrales activées pendant la production de la séquence motrice reflètent les représentations développées, nous pouvons supposer que les réseaux neuronaux activés pendant les fuseaux du sommeil participent à la consolidation d'une trace mnésique spécifique. De cette manière, l'organisation spatiale des fuseaux du sommeil serait dépendante de l'expérience sensorimotrice et de la plasticité induite pendant la journée dans les réseaux neuronaux correspondants. Alors que les fuseaux groupés renforceraient ces réseaux neuronaux par des réactivations répétées, il a été suggéré que les fuseaux isolés pourraient activer des mécanismes qui sous-tendent l'élimination ou la diminution de l'accessibilité de la trace mnésique (Boutin & Doyon, 2020). L'effet distinct de la dépression synaptique sur le couplage des fuseaux groupés et sur celui des fuseaux isolés avec les oscillations lentes souligne l'existence d'une ségrégation dans leur fonction, et éventuellement une modulation des mécanismes neurophysiologiques sous-tendant l'apparition groupée ou isolée des fuseaux du sommeil. Cependant, ces deux types de fuseaux impliquent des régions cérébrales en lien avec l'apprentissage moteur (Boutin et al., 2022), suggérant une correspondance entre les traces mnésiques ciblées. La proportion de fuseaux groupés et de fuseaux isolés pourrait

alors être le pivot du devenir de la mémoire, entre sa consolidation par les fuseaux groupés ou sa déstabilisation par les fuseaux isolés, menant par corollaire à sa généralisation (Robertson, 2018).



**Figure 63. Consolidation ou généralisation d'un apprentissage par les fuseaux du sommeil.** Le modèle proposé illustre le rôle des fuseaux du sommeil et de trois mécanismes liés à leur activité dans le processus déterminant la consolidation ou la généralisation d'une trace mnésique. L'organisation temporelle est un mécanisme dépendant de variations noradrénergiques thalamiques induites par le locus coeruleus, engendrant deux types de fuseaux : les groupés et les isolés. Les rythmes liés à cette organisation temporelle ne semblent pas dépendre de la plasticité synaptique induite pendant la journée. Les deux types de fuseaux apparaissent occasionnellement couplés aux oscillations lentes mais seul le couplage des fuseaux groupés au niveau du cortex sensorimoteur a été affecté par la dépression synaptique locale. Cet effet spécifique suggère une potentielle distinction dans les mécanismes de production des fuseaux groupés et isolés, et par conséquent une différence fonctionnelle. L'apprentissage et l'immobilisation transitoire induisent une plasticité cérébrale, liée à une modification des circuits neuronaux. Ces circuits vont être réactivés pendant le sommeil d'une manière spécifique à la trace mnésique acquise en journée, soit de manière répétée par les fuseaux groupés, soit de manière isolée. Nous proposons que la réactivation répétée consolide les circuits neuronaux spécifiques à la tâche motrice pratiquée, permettant sa rétention à long terme. A l'inverse, sa réactivation isolée provoque une instabilité de la trace mnésique, favorable à sa généralisation. Pour que cette généralisation soit efficace et que la trace mnésique soit fragilisée, il apparaît nécessaire de réduire l'efficacité de la réactivation répétée induite par les fuseaux groupés. Dans notre seconde expérimentation, cette réduction a potentiellement été produite par le déphasage des fuseaux groupés avec les oscillations lentes, ce dernier mécanisme ayant été décrit comme favorisant l'efficacité des fuseaux du sommeil. Nous pouvons ainsi suggérer que la trace mnésique devient particulièrement spécifique à la tâche apprise après sa consolidation, et par corollaire inhibe sa capacité à se généraliser. LC : Locus Coeruleus ; TC : Cellules Thalamo-corticales.

## 8.5. Perspective et limites

Le travail de thèse présenté permet d'apporter des éléments supplémentaires à la compréhension des mécanismes de consolidation de la mémoire pendant le sommeil. Il est cependant nécessaire de mettre en avant les différentes limites rencontrées.

Lors de la première expérimentation, l'évaluation des performances motrices s'est réalisée au travers d'un seul bloc de pratique. Ce choix a été effectué afin de limiter l'ajout de pratique physique inhérente aux blocs de test. Il était nécessaire dans notre étude de limiter l'exécution physique de la séquence pour éviter une pratique supplémentaire pendant les phases de test, en particulier pour les groupes de pratique non physique d'imagerie motrice et d'observation de l'action. Cependant, ce protocole implique un nombre de mesure des temps de réponse réduit et donc une plus grande variabilité de la performance par rapport à des protocoles plus courants utilisant deux blocs ou plus pendant les phases de test (Boutin et al., 2018; Laventure et al., 2018).

Les protocoles des deux études ont été réalisés pour prévenir, ou du moins réduire, l'effet de la fatigue, en proposant des périodes de repos de 30 secondes entre les blocs de pratique et en retardant les post-tests de 5 minutes après la fin des phases d'acquisition. Certaines études ont révélé qu'une pratique physique ou mentale prolongée peut induire une fatigue, engendrant un impact négatif sur les performances motrices et l'apprentissage (Branscheidt et al., 2019; Jacquet et al., 2021). Cependant, nous n'avons pas évalué directement la fatigue physique et mentale dans ce travail de thèse. Il serait intéressant de contrôler leur potentielle contribution aux résultats comportementaux observés et aux mécanismes de consolidation de la mémoire, en particulier lorsque l'on oppose des conditions d'apprentissage physique et non physique. Il serait par exemple possible d'utiliser le questionnaire NASA-TLX (Hart, 2006) afin d'avoir une mesure quantitative de la fatigue.

Malgré ces limites, ce travail de thèse trouve son intérêt dans plusieurs domaines, notamment dans le milieu sportif et clinique. L'étude des fuseaux du sommeil et plus généralement des mécanismes de consolidation de la mémoire s'inscrit dans le développement de paradigme visant à potentialiser les apprentissages et la performance sportive. Il a notamment été montré qu'il est possible de favoriser l'efficacité des fuseaux du sommeil au moyen de stimulation cérébrale non invasive pendant le sommeil. Lustenberger et al. (2016) ont pu potentialiser l'effet des fuseaux du sommeil en appliquant une stimulation transcrânienne à courant alternatif (tACS) lors de leur apparition. Cette modulation externe de leur activité a entraîné une consolidation accrue de la mémoire et

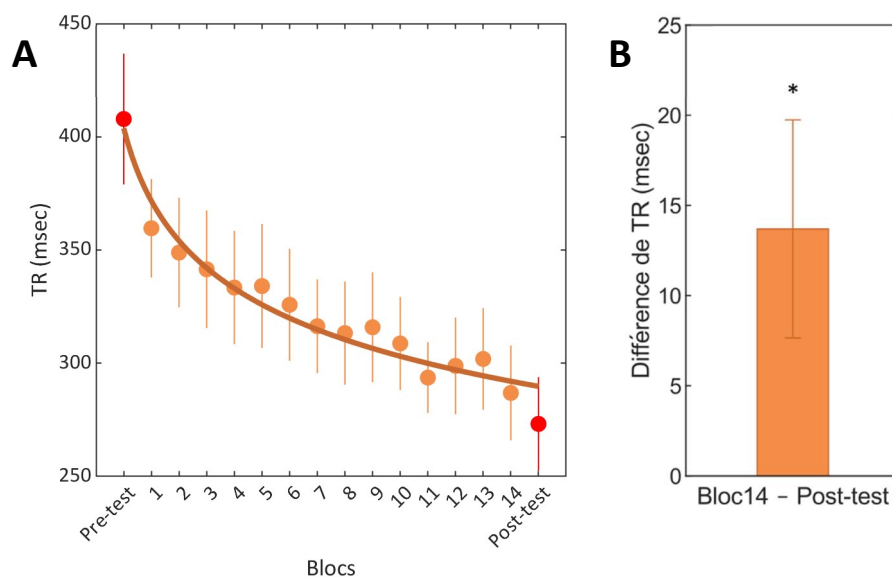
des performances associées. A la lumière de nos interprétations et au vu du potentiel rôle distinct des fuseaux groupés et isolés, il apparaît intéressant d'appliquer la tACS lors de la réactivation de la mémoire au moment de l'apparition des fuseaux groupés. On pourrait alors supposer qu'en appliquant la stimulation transcrânienne spécifiquement lors des fuseaux groupés, il serait possible de favoriser davantage la consolidation, alors que son application lors des fuseaux isolés permettrait de favoriser l'oubli, et indirectement la généralisation de l'apprentissage.

En outre, nos résultats offrent une contribution potentielle pour la recherche sur des populations cliniques (Alzheimer, troubles du spectre autistique, schizophrénie) présentant des anomalies des fuseaux du sommeil (Ferrarelli et al., 2007; Merikanto et al., 2019; Weng et al., 2020), éventuellement jointes avec une altération de la rythmicité des fuseaux. En effet, les fuseaux du sommeil jouent un rôle majeur dans le traitement de la mémoire. L'étude de leurs caractéristiques et de leur modulation dans des conditions normales apporte des éléments additionnels pour une bonne compréhension de leur contribution en milieu pathologique. Nous avons également pu évaluer différentes modalités d'apprentissage ainsi que l'effet de l'immobilisation d'un membre, bien que restreinte temporellement. Etant donné la nature non physique de la pratique par imagerie motrice et par observation de l'action, et les processus associés de consolidation et de transfert pendant le sommeil, nos résultats peuvent encourager le développement de protocoles d'entraînement ou de réhabilitation nécessitant une exécution physique réduite. Ces protocoles peuvent favoriser la récupération et l'acquisition de nouvelles habiletés motrices pour des populations de patients atteints de déficits moteurs suite à une lésion physique, cérébrale ou encore suite à une conséquence de l'immobilisation d'un membre.

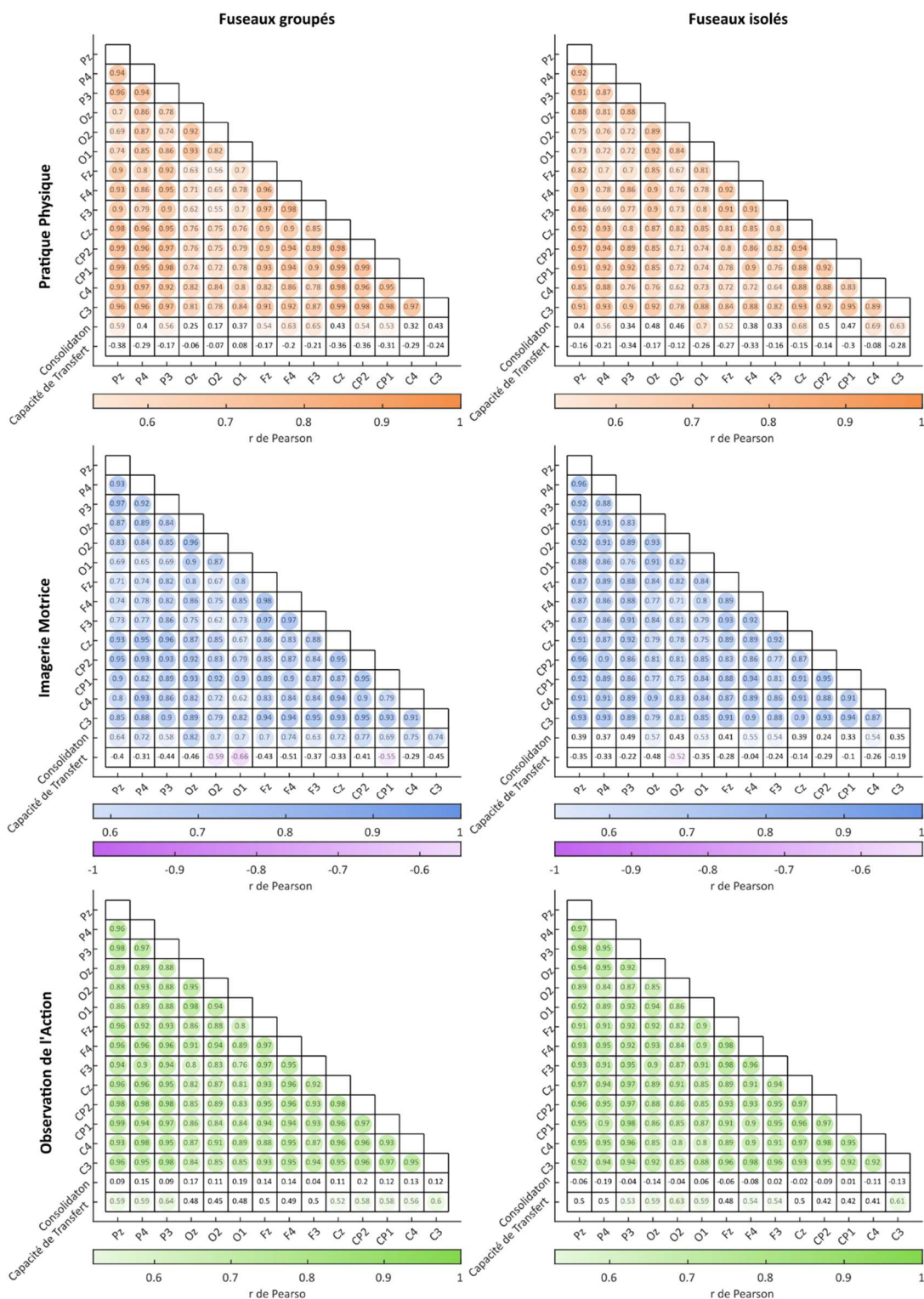
En conclusion, ces travaux trouvent leur intérêt dans le débat théorique majeur sur le rôle de l'activité des fuseaux du sommeil dans les processus de consolidation de la mémoire. Les résultats présentés nous permettent d'ouvrir de nouveaux questionnements, en particulier sur l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil. En effet, l'origine et la distinction des fuseaux groupés et isolés restent incertaines. Il est possible que les fuseaux isolés soient fonctionnellement différents des fuseaux groupés, ou simplement la conséquence d'un artefact de réactivation de la trace mnésique dans une période temporelle non propice à sa consolidation. Des caractéristiques inhérentes aux fuseaux du sommeil sont encore à explorer selon leur caractère groupé ou isolé, par exemple sur leur

organisation spatiale. En outre, nos analyses de corrélations ne nous permettent pas d'affirmer le rôle causal des fuseaux isolés sur la généralisation des apprentissages. Ce dernier point pourrait par exemple être évalué en utilisant un paradigme de stimulation transcrânienne similaire à Lustenberger et al. (2016) spécifiquement sur les fuseaux isolés, couplé à une mesure des capacités de généralisation d'une tâche motrice. Les fuseaux du sommeil ont été le sujet de nombreuses études. Au fur et à mesure, leur modalité d'action, les interactions cérébrales associées, ou encore leur dissociation en fuseaux lents et rapides ont été mis en lumière. Aujourd'hui, il reste encore de nombreux éléments relatifs à leur activité à explorer, et notamment en lien avec cette récente découverte sur leur organisation temporelle.

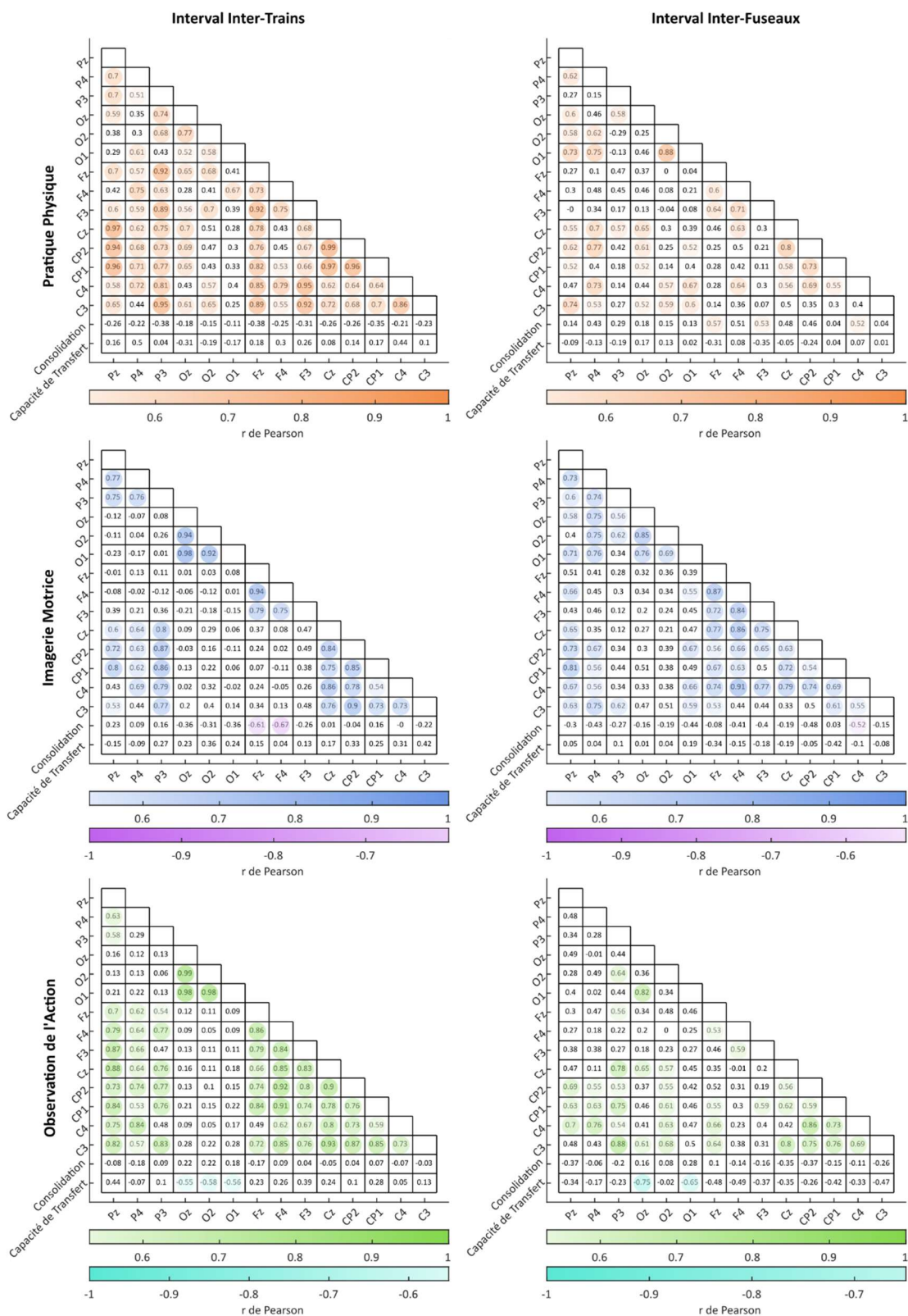
## Informations supplémentaires



**Figure S 1. Evolution des performances du groupe de pratique physique pendant la phase d'acquisition. (A)** Temps de réponse (TR) moyen pendant les blocs de pré-test (cercle rouge), d'acquisition (cercles orange) et de post-test (cercles rouges). La ligne épaisse représente la courbe moyenne ajustée des données selon une loi de puissance. Les barres d'erreur représentent les erreurs standard de la moyenne. **(B)** Différence moyenne des TR entre le dernier bloc d'entraînement (bloc 14) et le post-test. Les barres d'erreur reflètent les erreurs standard de la moyenne. \*  $p < 0.05$ .

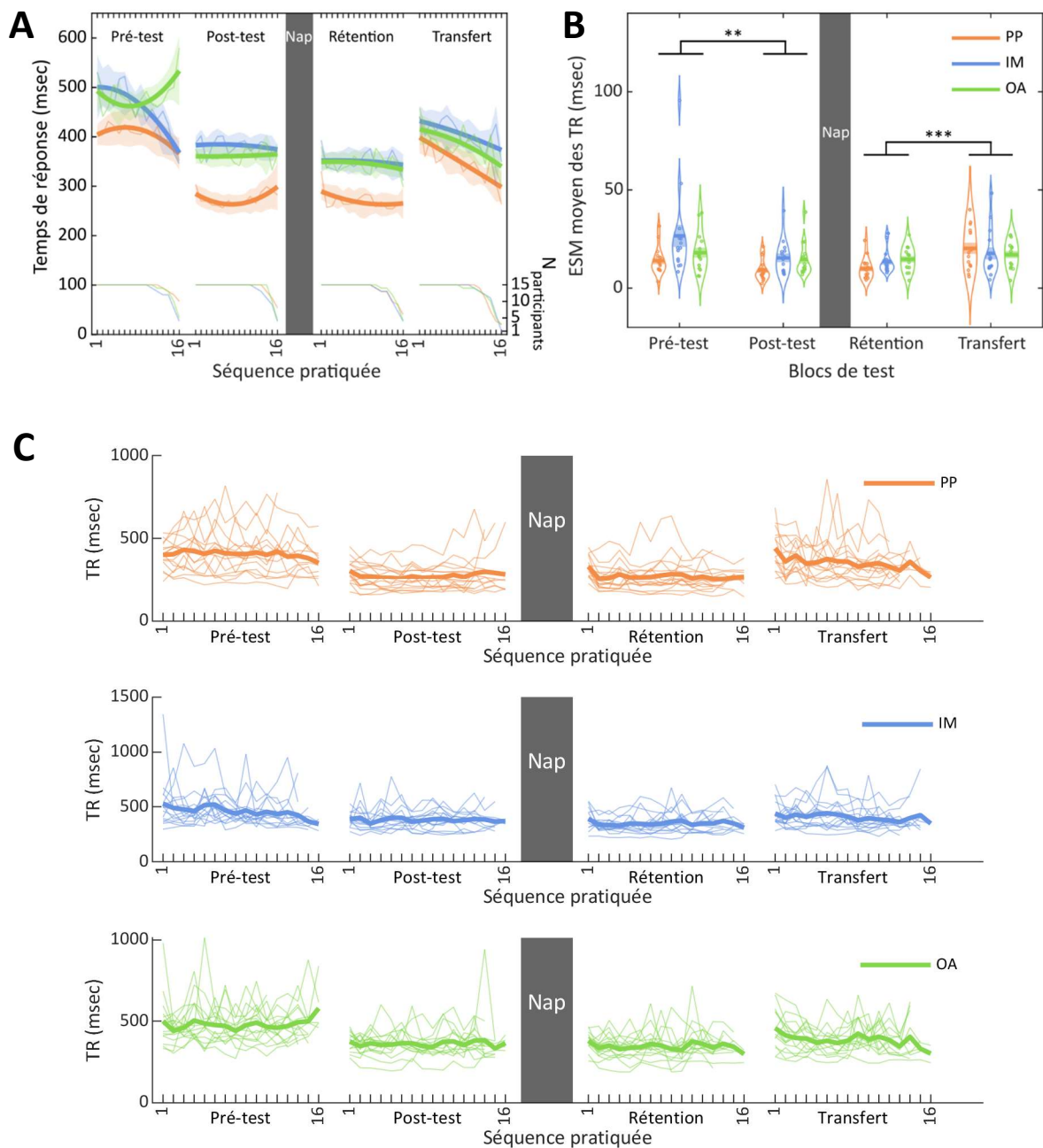


**Figure S 2. Relation entre les fuseaux groupés et isolés avec la consolidation et le transfert des compétences.** Relation entre le nombre de fuseaux groupés (colonne de gauche) et de fuseaux isolés (colonne de droite) détectés sur les électrodes principales avec la consolidation et les capacités de transfert inter-manuel après pratique physique (orange, première ligne), imagerie motrice (bleu, deuxième ligne) et observation de l'action (vert, troisième ligne). Les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ) sont indiqués pour chaque corrélation. Les cercles colorés mettent en évidence les valeurs de  $p$  significatives ( $p < 0.05$ ).

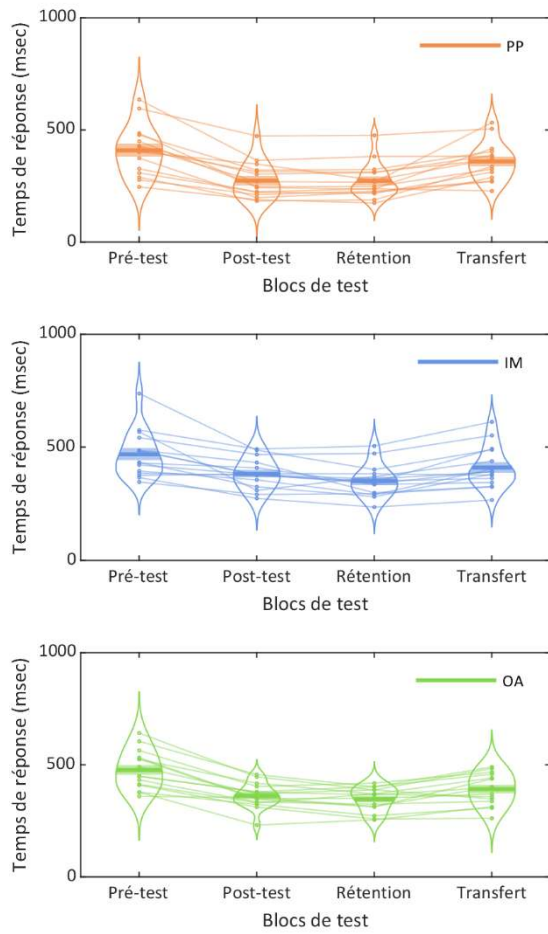


**Figure S 3. Relation spatiale de la double rythmicité des fuseaux du sommeil.** Relation entre l'intervalle inter-trains (colonne de gauche) et l'intervalle inter-fuseaux (colonne de droite) détectés sur les principales électrodes ainsi qu'avec la consolidation les capacités de transfert inter-manuel après pratique physique (orange, première ligne), imagerie motrice (bleu, deuxième ligne) et observation de l'action (vert, troisième ligne). Les coefficients de corrélation de Pearson (r) sont indiqués pour chaque corrélation. Les cercles colorés mettent en évidence les valeurs de  $p$  significatives ( $p < 0.05$ ).





**Figure 5.4. Résultats comportementaux individuels.** (A) Temps de réponse pour chaque séquence pratiquée au cours des blocs de test, moyenné entre les participants. Les lignes fines et épaisses représentent respectivement la moyenne brute et la courbe ajustée pour chaque groupe (PP en orange, IM en bleu, et OA en vert), la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les courbes inférieures indiquent le nombre de participants ayant exécuté correctement les séquences (avec un maximum de 16 séquences par bloc). (B) Erreurs standard moyennes des temps de réponse pendant les blocs de test. Les lignes courbes indiquent la distribution des données, les barres foncées représentent la moyenne de la distribution et la zone claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les données individuelles sont représentées par des cercles colorés (N = 15 dans chaque groupe). (C). Évolution individuelle des temps de réponse pour chaque séquence pratiquée au cours des blocs de test pour les groupes PP, IM et OA. Les lignes fines représentent les données individuelles. La ligne épaisse représente la moyenne du groupe. TR : Temps de réponse ; ESM : Erreur standard de la moyenne. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .



**Figure S 5. Évolution individuelle des temps de réponse entre les blocs de test.** Temps de réponse moyen pour chaque bloc de test des groupes PP (graphique supérieur), IM (graphique central) et OA (graphique inférieur). Les lignes courbes indiquent la distribution des données, les barres foncées représentent la moyenne de la distribution et la zone plus claire entourant la moyenne représente l'erreur standard de la moyenne. Les données individuelles sont représentées par des cercles colorés et reliés entre eux par des lignes fines à travers les blocs de test (N = 15 dans chaque groupe).

## Table des figures

<b>Figure 1.</b> Types de tâches motrices et composantes des apprentissages moteurs. ....	16
<b>Figure 2.</b> Evolution de l'organisation en sous-séquences au cours d'une pratique physique.....	21
<b>Figure 3.</b> Apprentissage dépendant et indépendant de la séquence.. ..	22
<b>Figure 4.</b> Illustration d'un test de transfert inter-manuel dans un système de coordonnées visuo-spatiales et motrices.....	23
<b>Figure 5.</b> Régions du cerveau contribuant à l'acquisition d'une habileté motrice... ..	26
<b>Figure 6.</b> Illustration de la modulation de l'activité de certaines structures cérébrales au cours de la pratique d'une tâche motrice séquentielle. ....	29
<b>Figure 7.</b> Régions cérébrales activées pendant l'imagerie motrice. ....	34
<b>Figure 8.</b> Concordance des réseaux impliqués dans l'imagerie motrice et l'exécution physique d'une action.....	35
<b>Figure 9.</b> Analyse de contraste entre les régions cérébrales activées pendant l'imagerie motrice et l'exécution physique d'un mouvement. ....	37
<b>Figure 10.</b> Variation de l'activité cérébrale selon le type d'imagerie.....	38
<b>Figure 11.</b> Evolution de l'organisation hiérarchique de la séquence après une pratique physique et par imagerie motrice .....	41
<b>Figure 12.</b> Réseau de l'observation de l'action.....	45
<b>Figure 13.</b> Concordance des réseaux impliqués dans l'observation de l'action et l'exécution physique.....	46
<b>Figure 14.</b> Analyse de contraste entre les régions cérébrales activées pendant l'observation de l'action et l'exécution physique d'un mouvement.....	47
<b>Figure 15.</b> Transfert inter-manuel de l'organisation hiérarchique de la séquence selon la modalité d'apprentissage.....	49
<b>Figure 16.</b> Effet bénéfique du sommeil sur les performances d'une tâche motrice séquentielle.....	57

<b>Figure 17.</b> Hypnogramme d'un individu type.....	58
<b>Figure 18.</b> La consolidation systémique.....	64
<b>Figure 19.</b> L'hypothèse de l'homéostasie synaptique. ....	65
<b>Figure 20.</b> Corrélats neuronaux de la consolidation de la mémoire dépendante du sommeil et du temps.. ....	67
<b>Figure 21.</b> Topographie de la puissance spectrale des fuseaux du sommeil lents et rapides.....	69
<b>Figure 22.</b> Ondes cérébrales caractéristiques du sommeil lent impliquées dans la consolidation de la mémoire.....	70
<b>Figure 23.</b> Variation de l'activité des ondes delta après un apprentissage moteur.	72
<b>Figure 24.</b> Variation de l'activité des ondes cérébrales après restriction sensorimotrice.....	73
<b>Figure 25.</b> Régulation des oscillations pendant le sommeil.. ....	75
<b>Figure 26.</b> Un modèle de la consolidation systémique active .....	76
<b>Figure 27.</b> Connectivité fonctionnelle dans la bande de fréquences des fuseaux du sommeil.....	79
<b>Figure 28.</b> Variation infra-lente de l'activité des fuseaux du sommeil.....	81
<b>Figure 29.</b> Organisation temporelle des fuseaux du sommeil.....	83
<b>Figure 30.</b> Illustration de la configuration expérimentale.....	93
<b>Figure 31.</b> Exemple de signaux EEG bruts provenant de plusieurs électrodes.....	94
<b>Figure 32.</b> Propagation du courant électrique au sein des différents tissus crâniens.. ..	95
<b>Figure 33.</b> Illustration de la décomposition d'un signal en plusieurs ondes.....	96
<b>Figure 34.</b> Noms et emplacements topographiques bidimensionnels des électrodes EEG. ....	97
<b>Figure 35.</b> Illustration du passage d'un signal temporel vers le domaine fréquentiel. ....	100

<b>Figure 36.</b> Exemple de détection de deux trains de fuseaux du sommeil sur le participant 1 de la seconde étude.....	101
<b>Figure 37.</b> Illustration de la théorie des graphes et du coefficient de groupement. .....	104
<b>Figure 38.</b> Récapitulatif des étapes permettant de passer d'une mesure de la connectivité aux analyses du réseau par la théorie des graphes. ....	106
<b>Figure 39.</b> Analyse de couplage phase – amplitude.. ....	108
<b>Figure 40.</b> Illustration d'une distribution normale et d'une distribution créée à partir de la randomisation des données.....	110
<b>Figure 41.</b> Protocole expérimental de la première expérimentation.....	117
<b>Figure 42.</b> Capacité d'imagerie motrice du groupe IM.....	121
<b>Figure 43.</b> Evolution du temps de réponse moyen au cours des blocs de test.....	123
<b>Figure 44.</b> Evolution des performances entre chaque phase de test.....	124
<b>Figure 45.</b> Relation entre les fuseaux du sommeil, la consolidation et le transfert des apprentissages.. ....	128
<b>Figure 46.</b> Rôle de l'organisation temporelle des fuseaux du sommeil sur la consolidation et les capacités de transfert des apprentissages après pratique physique, imagerie motrice et observation de l'action. ....	130
<b>Figure 47.</b> Décomposition temps-fréquence centrée sur les fuseaux du sommeil du stade 2 du sommeil après apprentissage par pratique physique, imagerie motrice et observation de l'action.....	131
<b>Figure 48.</b> Couplage phase-amplitude entre les fuseaux du sommeil et les oscillations lentes selon la modalité d'acquisition.....	133
<b>Figure 49.</b> Couplage phase-amplitude entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil groupés ou isolés selon la modalité d'acquisition. ....	134
<b>Figure 50.</b> Connectivité fonctionnelle sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil selon la modalité d'acquisition initiale. ....	136
<b>Figure 51.</b> Protocole expérimental de la seconde étude.....	148
<b>Figure 52.</b> Evolution des temps de réponse moyens au cours des blocs de test des groupes IMMO et CTRL.. ....	152

<b>Figure 53.</b> Carte statistique topographique de la différence de puissance spectrale sur la bande de fréquences des oscillations lentes entre le groupe IMMO et CTRL. ....	154
<b>Figure 54.</b> Evolution de la magnitude spectrale des oscillations lentes pendant le stade 2 du sommeil lent léger.....	155
<b>Figure 55.</b> Puissance spectrale en fonction de la fréquence pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil. ....	156
<b>Figure 56.</b> Relation entre la proportion de fuseaux groupés et les performances sur la séquence et sur une nouvelle séquence après la nuit.....	158
<b>Figure 57.</b> Décomposition temps-fréquence centrée sur les fuseaux du sommeil des 20 premières minutes de stade 2 du sommeil des groupes IMMO et CTRL. ....	159
<b>Figure 58.</b> Intervalles inter-fuseaux observés pendant les 20 premières minutes de stade 2 du sommeil. ....	160
<b>Figure 59.</b> Couplage phase-amplitude entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil des 20 premières minutes de stade 2. ....	162
<b>Figure 60.</b> Couplage phase-amplitude entre les oscillations lentes et les fuseaux du sommeil groupés et isolés. ....	164
<b>Figure 61.</b> Connectivité fonctionnelle sur la bande de fréquences des fuseaux du sommeil du stade 2 selon le groupe expérimental.....	166
<b>Figure 62.</b> Topographies des coefficients de groupement de chaque électrode ..	167
<b>Figure 63.</b> Consolidation ou généralisation d'un apprentissage par les fuseaux du sommeil.....	185
<b>Figure S 1.</b> Evolution des performances du groupe de pratique physique pendant la phase d'acquisition.....	189
<b>Figure S 2.</b> Relation entre les fuseaux groupés et isolés avec la consolidation et le transfert des compétences.. ....	190
<b>Figure S 3.</b> Relation spatiale de la double rythmicité des fuseaux du sommeil....	191
<b>Figure S 4.</b> Résultats comportementaux individuels. ....	192
<b>Figure S 5.</b> Évolution individuelle des temps de réponse entre les blocs de test .	193

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.</b> Architecture du sommeil des groupes expérimentaux.....	125
<b>Tableau 2.</b> Caractéristiques des fuseaux du sommeil. ....	125
<b>Tableau 3.</b> Architecture du sommeil des groupes expérimentaux.....	153
<b>Tableau 4.</b> Caractéristiques des fuseaux du sommeil. ....	157

# Annexes

## Edinburgh Handedness Inventory

**INSTRUCTIONS:** Pour chacune des activités ci-dessous, inscrire :

- deux croix si vous exécutez cette activité *exclusivement* avec la main (le pied) droit (gauche)
- une croix si vous exécutez cette activité *préférentiellement* avec la main (le pied) droit (gauche)
- une croix dans chaque colonne si vous exécutez cette activité *indifféremment* avec la main (le pied) droit (gauche)

Activité/Objet	Gauche	Droit
Écriture		
Dessin		
Lancer		
Ciseaux		
Brosse a dents		
Couteau (sans fourchette)		
Cuillère		
Balai (main au dessus)		
Allumer une allumette		
Ouvrir une boîte		
Espace réservé:		
TOTAL		
Cumulative total [Gauche + Droit]		
Différence [Droit - Gauche]		
Index $(((\text{différence})/(\text{Cumulative total})) * 100)$		

Vous a-t-on forcé à utiliser la main droite quand vous étiez jeune ? \_\_\_\_\_

Latéralité dans la famille :

Père ..... Frère .....

Mère ..... Sœur .....



## Habitude de sieste

1. Faites-vous souvent la sieste ?

- Chaque jour
- Une ou deux fois par semaine
- Une ou deux fois par mois
- Jamais

2. Quand vous faites une sieste, quelle est sa durée habituelle ?

- Moins de 10 minutes
- 10-20 minutes
- 20-30 minutes
- 30-60 minutes
- Plus de 60 minutes
- Pas de réponse

3. Combien de temps mettez-vous pour vous endormir quand vous faites la sieste ?

- Moins de 5 minutes
- 5 - 20 minutes
- 20 - 60 minutes
- Plus de 60 minutes

4. Vous êtes-vous déjà endormi non intentionnellement durant la journée ?

- Oui
- Non

### Pour les questions 5 et 6, cocher tout ce qui est correct pour vous:

5. Vous faites la sieste car:

- Il est trop dur de rester éveillé en journée (par exemple, à cause de problèmes médicaux ou de somnolence excessive durant la journée)?
- Vous anticipez que vous aurez à vous coucher tard la nuit suivante?
- Vous aimez tout simplement faire la sieste?
- Vous n'avez pas assez dormi la nuit précédente?
- Vous ne dormez pas assez la nuit à cause de l'école ou du travail?
- Pas de réponse
- Autre  
Expliquez \_\_\_\_\_

6. Quand vous vous réveillez après une sieste, comment vous sentez-vous:

- Irritable
- Somnolent
- Relaxé
- Alerté et Reposé

## MIQ-3f

### Instructions

Ce questionnaire envisage deux façons de se représenter *mentalement* les mouvements. Elles sont utilisées par certaines personnes plus que d'autres et sont plus applicables à certains types de mouvements qu'à d'autres. La première est d'essayer de former une image visuelle ou une image du mouvement dans votre esprit. La seconde consiste à sentir la représentation d'un mouvement sans réellement l'effectuer. Dans ce questionnaire, il vous est demandé de réaliser l'une et l'autre de ces tâches mentalement pour une variété de mouvements et ensuite d'apprécier combien vous trouvez ces tâches faciles ou difficiles. Les estimations que vous donnez ne sont pas conçues pour évaluer la bonne ou la mauvaise qualité de la façon dont vous exécutez ces tâches mentales. Elles visent à mettre en évidence la capacité que les sujets manifestent pour se représenter ces tâches dans des mouvements différents. Il n'y a pas de bonnes ou de mauvaises estimations ou d'estimations meilleures que d'autres.

Chacun des énoncés suivants décrit une action ou un mouvement particulier. Lisez chaque énoncé attentivement et exécutez ce mouvement tel qu'il est décrit. Exécutez ce mouvement une seule fois. Revenez à la position de départ du mouvement comme si vous alliez exécuter l'action une deuxième fois. Ensuite en fonction de ce qu'il vous est demandé de faire : (1) soit former une image mentale visuelle aussi claire et vive que possible du mouvement que vous venez d'exécuter selon une perspective interne (i.e., selon une perspective à la 1<sup>ère</sup> personne, comme si vous étiez à l'intérieur de votre propre corps et vous voyiez les actions avec vos yeux), (2) soit former une image mentale visuelle aussi claire et vive que possible du mouvement que vous venez d'exécuter selon une perspective externe (i.e., selon une perspective à la 3<sup>ème</sup> personne, comme si vous vous regardiez vous même sur un DVD), ou soit (3) essayer de vous sentir en train de réaliser le mouvement exécuté sans réellement le faire.

Après avoir accompli la tâche mentale exigée, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous avez été capable de l'effectuer. Faites votre estimation à partir des échelles suivantes. Soyez aussi précis que possible et prenez le temps qui vous est nécessaire pour arriver à l'estimation adéquate de chaque mouvement. Vous choisirez la même estimation pour chaque mouvement « visualisé » ou « senti » et il n'est pas nécessaire d'utiliser la totalité de la longueur de l'échelle.

## ECHELLES D'EVALUATION

### Echelle d'Imagerie Visuelle

1	2	3	4	5	6	7
Très difficile à visualiser	Difficile à visualiser	Assez difficile à visualiser	Neutre (ni facile ni difficile)	Assez facile à visualiser	Facile à visualiser	Très facile à visualiser

### Echelle d'Imagerie Kinesthésique

1	2	3	4	5	6	7
Très difficile à sentir	Difficile à sentir	Assez difficile à sentir	Neutre (ni facile ni difficile)	Assez facile à sentir	Facile à sentir	Très facile à sentir

1. **Position de départ** : Debout, pieds joints, bras le long du corps.

**Action** : Montez votre genou aussi haut que possible afin de vous tenir sur une jambe. Le genou de la jambe levée doit être maintenu fléchi. Maintenant abaissez votre jambe jusqu'à ce que vous vous retrouviez en position pieds joints. Exécutez ces actions **lentement**.

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **sentir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter sans le faire réellement. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

2. **Position de départ** : Debout, pieds légèrement écartés, bras le long du corps.

**Action** : Fléchissez complètement les jambes et sautez verticalement aussi haut que possible avec les deux bras étendus au dessus de votre tête. Réceptionnez vous pieds légèrement écartés en abaissant latéralement les bras le long du corps

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective interne**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

3. **Position de départ** : Élevez latéralement (sur le côté) le bras de votre main non-dominante afin qu'il soit parallèle au sol, la paume vers le bas.

**Action** : Déplacez votre bras parallèlement au sol jusqu'à ce qu'il soit directement devant vous. Gardez votre bras tendu pendant le mouvement et faites le mouvement **lentement**.

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective externe**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale et l'angle à partir duquel l'image était observée (voir la page annexe donnant la liste totale des différents angles).

Score : \_\_\_\_\_

4. **Position de départ** : Debout, pieds légèrement écartés, bras complètement étendus au-dessus de la tête.

**Action** : **Lentement**, fléchissez le haut du corps vers l'avant au niveau de la taille et essayez de toucher vos orteils avec le bout de vos doigts (ou si possible, touchez le sol avec le bout de vos doigts ou vos mains). Maintenant revenez à la position de départ en vous redressant avec les bras tendus au-dessus de votre tête.

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **sentir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter sans le faire réellement. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

5. **Position de départ** : Debout, pieds joints, bras le long du corps.

**Action :** Montez votre genou aussi haut que possible afin de vous tenir sur une jambe. Le genou de la jambe levée doit être maintenu fléchi. Maintenant abaissez votre jambe jusqu'à ce que vous vous retrouviez en position pieds joints. Exécutez ces actions **lentement**.

**Tâche Mentale :** Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective interne**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

6. **Position de départ :** Debout, pieds légèrement écartés, bras le long du corps.

**Action :** Fléchissez complètement les jambes et sautez verticalement aussi haut que possible avec les deux bras étendus au dessus de votre tête. Réceptionnez vous pieds légèrement écartés en abaissant latéralement les bras le long du corps

**Tâche Mentale :** Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective externe**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale et l'angle à partir duquel l'image était observée (voir la page annexe donnant la liste totale des différents angles).

Score : \_\_\_\_\_

7. **Position de départ :** Élevez latéralement (sur le côté) le bras de votre main non-dominante afin qu'il soit parallèle au sol, la paume vers le bas.

**Action :** Déplacez votre bras parallèlement au sol jusqu'à ce qu'il soit directement devant vous. Gardez votre bras tendu pendant le mouvement et faites le mouvement **lentement**.

**Tâche Mentale :** Prenez la position de départ. Essayez de vous **sentir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter sans le faire réellement. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

8. **Position de départ :** Debout, pieds légèrement écartés, bras complètement étendus au-dessus de la tête.

**Action : Lentement,** fléchissez le haut du corps vers l'avant au niveau de la taille et essayez de toucher vos orteils avec le bout de vos doigts (ou si possible, touchez le sol avec le bout de vos doigts ou vos mains). Maintenant revenez à la position de départ en vous redressant avec les bras tendus au-dessus de votre tête.

**Tâche Mentale :** Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective interne**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

9. **Position de départ :** Debout, pieds joints, bras le long du corps.

**Action :** Montez votre genou aussi haut que possible afin de vous tenir sur une jambe. Le genou de la jambe levée doit être maintenu fléchi. Maintenant abaissez votre jambe jusqu'à ce que vous vous retrouviez en position pieds joints. Exécutez ces actions **lentement**.

**Tâche Mentale :** Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective externe**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale

et l'angle à partir duquel l'image était observée (voir la page annexe donnant la liste totale des différents angles).

Score : \_\_\_\_\_

10. **Position de départ** : Debout, pieds légèrement écartés, bras le long du corps.

**Action** : Fléchissez complètement les jambes et sautez verticalement aussi haut que possible avec les deux bras étendus au dessus de votre tête. Réceptionnez vous pieds légèrement écartés en abaissant latéralement les bras le long du corps

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **sentir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter sans le faire réellement. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

11. **Position de départ** : Élevez latéralement (sur le côté) le bras de votre main non-dominante afin qu'il soit parallèle au sol, la paume vers le bas.

**Action** : Déplacez votre bras parallèlement au sol jusqu'à ce qu'il soit directement devant vous. Gardez votre bras tendu pendant le mouvement et faites le mouvement **lentement**.

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective interne**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale.

Score : \_\_\_\_\_

12. **Position de départ** : Debout, pieds légèrement écartés, bras complètement étendus au-dessus de la tête.

**Action** : **Lentement**, fléchissez le haut du corps vers l'avant au niveau de la taille et essayez de toucher vos orteils avec le bout de vos doigts (ou si possible, touchez le sol avec le bout de vos doigts ou vos mains). Maintenant revenez à la position de départ en vous redressant avec les bras tendus au-dessus de votre tête.

**Tâche Mentale** : Prenez la position de départ. Essayez de vous **voir** en train de faire le mouvement que vous venez d'exécuter selon une **perspective externe**. Maintenant, estimez la facilité ou la difficulté avec laquelle vous étiez capable de faire cette tâche mentale et l'angle à partir duquel l'image était observée (voir la page annexe donnant la liste totale des différents angles).

Score : \_\_\_\_\_

## **Index de Qualité du Sommeil de Pittsburgh**

INSTRUCTIONS : Les questions suivantes concernent vos habitudes de sommeil durant le mois écoulé uniquement. Vos réponses devraient rendre compte de la majorité des jours et des nuits de mois écoulé.

Répondez à toutes les questions SVP.

1. Durant le mois écoulé, quand avez-vous été vous coucher généralement ?

Heure habituelle du coucher : \_\_\_\_\_

2. Durant le mois écoulé, combien de temps (en minutes) vous a-t-il généralement fallu pour vous endormir ?

Nombre de minutes : \_\_\_\_\_

3. Durant le mois écoulé, quand vous êtes-vous généralement levé(e) le matin ?

Heure habituelle du lever : \_\_\_\_\_

4. Durant le mois écoulé, combien de temps de sommeil réel avez-vous dormi par nuit en moyenne ? (Peut-être différent du temps passé au lit)

Nombre d'heures de sommeil par nuit : \_\_\_\_\_

INSTRUCTIONS : Pour chacune des questions suivantes, cochez la meilleure réponse. Répondez à toutes les questions SVP.

5. Durant le mois écoulé, combien de fois avez-vous eu des difficultés à dormir parce que vous...

a) Ne pouvez-vous endormir en moins de 30 minutes

Pas durant le mois écoulé

Moins d'une fois par semaine

Une ou deux fois par semaine

Trois fois par semaine ou plus

b) Vous réveillez au milieu de la nuit ou tôt le matin

Pas durant le mois écoulé

Moins d'une fois par semaine

Une ou deux fois par semaine

Trois fois par semaine ou plus

c) Vous levez pour aller aux toilettes

Pas durant le mois écoulé

Moins d'une fois par semaine

Une ou deux fois par semaine

Trois fois par semaine ou plus

d) Ne pouvez respirer confortablement

Pas durant le mois écoulé

Moins d'une fois par semaine

Une ou deux fois par semaine

Trois fois par semaine ou plus

e) Toussez ou ronflez bruyamment

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

f) Avez eu trop froid

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

g) Avez eu trop chaud

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

h) Avez fait un mauvais rêve

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

i) Avez eu mal

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

j) Autres raisons. Veuillez expliquer SVP :

Combien de fois avez-vous eu des difficultés à dormir à cause de cela pendant le mois écoulé ?

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

6. Durant le mois écoulé, comment qualifieriez-vous votre sommeil ?

- Très bon
- Assez bon
- Assez mauvais
- Très mauvais

7. Durant le mois écoulé, combien de fois avez-vous pris des médicaments pour dormir ?  
(Médicaments en vente libre ou sur prescription médicale)

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine

- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

8. Durant le mois écoulé, combien de fois avez-vous eu des difficultés à rester éveillé(e) pendant que vous conduisiez, mangiez un repas, ou étiez engagé(e) dans une activité sociale ?

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

9. Durant le mois écoulé, était-ce un problème pour vous d'avoir à montrer de l'enthousiasme à faire les choses que vous aviez à faire ?

- Aucun problème
- Seulement un léger problème
- Un réel problème
- Un gros problème

10. Dormez-vous seul(e) ou avec une autre personne ?

- Pas de partenaire dans la chambre ou dans une autre chambre
- Partenaire dans une chambre
- Partenaire dans la même chambre, mais pas dans le même lit
- Partenaire dans le même lit

11. Si vous avez un(e) partenaire (dans le même lit ou dans la même chambre), combien de fois durant le mois écoulé penseraient ils que vous avez...

a) ronflé bruyamment

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

b) Fait de longues pauses anormales entre deux respirations

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

c) eu des spasmes (jambes, bras) pendant votre sommeil

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus

d) eu des épisodes de désorientation ou de confusion pendant votre sommeil ?

- Pas durant le mois écoulé
- Moins d'une fois par semaine
- Une ou deux fois par semaine
- Trois fois par semaine ou plus



e) autre activité en dormant ; veuillez décrire SVP

Pas durant le mois écoulé

Moins d'une fois par semaine

Une ou deux fois par semaine

Trois fois par semaine ou plus

## Bibliographie

- Abraham, W. C., & Robins, A. (2005). Memory retention – the synaptic stability versus plasticity dilemma. *Trends in Neurosciences*, 28(2), 73-78. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.12.003>
- Achermann, P., & Borbély, A. A. (1998). Coherence analysis of the human sleep electroencephalogram. *Neuroscience*, 85(4), 1195-1208. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(97\)00692-1](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(97)00692-1)
- Aizenstein, H. J., Stenger, V. A., Cochran, J., Clark, K., Johnson, M., Nebes, R. D., & Carter, C. S. (2004). Regional Brain Activation during Concurrent Implicit and Explicit Sequence Learning. *Cerebral Cortex*, 14(2), 199-208. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhg119>
- Albouy, G., Fogel, S., Pottiez, H., Nguyen, V. A., Ray, L., Lungu, O., Carrier, J., Robertson, E., & Doyon, J. (2013). Daytime sleep enhances consolidation of the spatial but not motoric representation of motor sequence memory. *PLoS One*, 8(1), e52805. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052805>
- Albouy, G., King, B. R., Maquet, P., & Doyon, J. (2013). Hippocampus and striatum : Dynamics and interaction during acquisition and sleep-related motor sequence memory consolidation: Hippocampus and Striatum and Procedural Memory Consolidation. *Hippocampus*, 23(11), 985-1004. <https://doi.org/10.1002/hipo.22183>
- Albouy, G., Ruby, P., Phillips, C., Luxen, A., Peigneux, P., & Maquet, P. (2006). Implicit oculomotor sequence learning in humans : Time course of offline processing. *Brain Research*, 1090(1), 163-171. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.03.076>
- Albouy, G., Sterpenich, V., Balteau, E., Vandewalle, G., Desseilles, M., Dang-Vu, T., Darsaud, A., Ruby, P., Luppi, P.-H., Degueldre, C., Peigneux, P., Luxen, A., & Maquet, P. (2008). Both the hippocampus and striatum are involved in consolidation of motor sequence memory. *Neuron*, 58(2), 261-272. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.02.008>
- Allami, N., Paulignan, Y., Brovelli, A., & Boussaoud, D. (2008). Visuo-motor learning with combination of different rates of motor imagery and physical practice. *Experimental Brain Research*, 184(1), 105-113. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1086-x>
- Allen, C. B., Celikel, T., & Feldman, D. E. (2003). Long-term depression induced by sensory deprivation during cortical map plasticity in vivo. *Nature Neuroscience*, 6(3), Article 3. <https://doi.org/10.1038/nn1012>
- Amemiya, K., Ishizu, T., Ayabe, T., & Kojima, S. (2010). Effects of motor imagery on intermanual transfer : A near-infrared spectroscopy and behavioural study. *Brain Research*, 1343, 93-103. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.04.048>
- Andrade, K. C., Spormaker, V. I., Dresler, M., Wehrle, R., Holsboer, F., Sämann, P. G., & Czeisler, M. (2011). Sleep spindles and hippocampal functional connectivity in human NREM sleep. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 31(28), 10331-10339. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5660-10.2011>

- Andrillon, T., Nir, Y., Staba, R. J., Ferrarelli, F., Cirelli, C., Tononi, G., & Fried, I. (2011). Sleep Spindles in Humans : Insights from Intracranial EEG and Unit Recordings. *Journal of Neuroscience*, *31*(49), 17821-17834. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2604-11.2011>
- Antony, J. W., Piloto, L., Wang, M., Pacheco, P., Norman, K. A., & Paller, K. A. (2018). Sleep Spindle Refractoriness Segregates Periods of Memory Reactivation. *Current Biology: CB*, *28*(11), 1736-1743.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.020>
- Antony, J. W., Schönauer, M., Staresina, B. P., & Cairney, S. A. (2019). Sleep Spindles and Memory Reprocessing. *Trends in Neurosciences*, *42*(1), 1-3. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2018.09.012>
- Ashby, F. G., & Crossley, M. J. (2012). Automaticity and multiple memory systems. *WIREs Cognitive Science*, *3*(3), 363-376. <https://doi.org/10.1002/wcs.1172>
- Avanzino, L., Bassolino, M., Pozzo, T., & Bove, M. (2011). Use-Dependent Hemispheric Balance. *Journal of Neuroscience*, *31*(9), 3423-3428. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4893-10.2011>
- Avanzino, L., Giannini, A., Tacchino, A., Pelosin, E., Ruggeri, P., & Bove, M. (2009). Motor imagery influences the execution of repetitive finger opposition movements. *Neuroscience Letters*, *466*(1), 11-15. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.09.036>
- Avanzino, L., Gueugneau, N., Bisio, A., Ruggeri, P., Papaxanthis, C., & Bove, M. (2015). Motor cortical plasticity induced by motor learning through mental practice. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00105>
- Avanzino, L., Pelosin, E., Abbruzzese, G., Bassolino, M., Pozzo, T., & Bove, M. (2014). Shaping motor cortex plasticity through proprioception. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *24*(10), 2807-2814. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht139>
- Badets, A., & Blandin, Y. (2010). Feedback Schedules for Motor-Skill Learning : The Similarities and Differences between Physical and Observational Practice. *Journal of Motor Behavior*, *42*(4), 257-268. <https://doi.org/10.1080/00222895.2010.497512>
- Badets, A., Blandin, Y., Bouquet, C., & Shea, C. (2006). The intention superiority effect in motor skill learning. *Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition*, *32*, 491-505. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.32.3.491>
- Badets, A., Boutin, A., & Michelet, T. (2018). A safety mechanism for observational learning. *Psychonomic Bulletin & Review*, *25*(2), 643-650. <https://doi.org/10.3758/s13423-017-1355-z>
- Bal, T., & McCormick, D. A. (1996). What stops synchronized thalamocortical oscillations? *Neuron*, *17*(2), 297-308. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80161-0](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80161-0)
- Bapi, R. S., Miyapuram, K. P., Graydon, F. X., & Doya, K. (2006). fMRI investigation of cortical and subcortical networks in the learning of abstract and effector-specific representations of motor sequences. *NeuroImage*, *32*(2), 714-727. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.04.205>

- Barakat, M., Doyon, J., Debas, K., Vandewalle, G., Morin, A., Poirier, G., Martin, N., Lafortune, M., Karni, A., Ungerleider, L. G., Benali, H., & Carrier, J. (2011). Fast and slow spindle involvement in the consolidation of a new motor sequence. *Behavioural Brain Research*, *217*(1), 117-121. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.10.019>
- Beisteiner, R., Höllinger, P., Lindinger, G., Lang, W., & Berthoz, A. (1995). Mental representations of movements. Brain potentials associated with imagination of hand movements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *96*(2), 183-193. [https://doi.org/10.1016/0168-5597\(94\)00226-5](https://doi.org/10.1016/0168-5597(94)00226-5)
- Bek, J., Gowen, E., Vogt, S., Crawford, T. J., & Poliakoff, E. (2019). Combined action observation and motor imagery influences hand movement amplitude in Parkinson's disease. *Parkinsonism & Related Disorders*, *61*, 126-131. <https://doi.org/10.1016/j.parkreldis.2018.11.001>
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate : A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, *57*(1), 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Bergmann, T. O., & Born, J. (2018). Phase-Amplitude Coupling : A General Mechanism for Memory Processing and Synaptic Plasticity? *Neuron*, *97*(1), 10-13. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.12.023>
- Berry, K. J., Johnston, J. E., & Mielke Jr, P. W. (2011). Permutation methods. *WIREs Computational Statistics*, *3*(6), 527-542. <https://doi.org/10.1002/wics.177>
- Bird, G., & Heyes, C. (2005). Effector-dependent learning by observation of a finger movement sequence. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *31*(2), 262-275. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.31.2.262>
- Bird, G., Osman, M., Saggerson, A., & Heyes, C. (2005). Sequence learning by action, observation and action observation. *British Journal of Psychology*, *96*(3), 371-388. <https://doi.org/10.1348/000712605X47440>
- Blandin, Y., Lhuisset, L., & Proteau, L. (1999). Cognitive Processes Underlying Observational Learning of Motor Skills. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *52*(4), 957-979. <https://doi.org/10.1080/713755856>
- Bonassi, G., Biggio, M., Bisio, A., Ruggeri, P., Bove, M., & Avanzino, L. (2017). Provision of somatosensory inputs during motor imagery enhances learning-induced plasticity in human motor cortex. *Scientific Reports*, *7*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09597-0>
- Bönstrup, M., Iturrate, I., Hebart, M. N., Censor, N., & Cohen, L. G. (2020). Mechanisms of offline motor learning at a microscale of seconds in large-scale crowdsourced data. *Npj Science of Learning*, *5*(1), 7. <https://doi.org/10.1038/s41539-020-0066-9>
- Bönstrup, M., Iturrate, I., Thompson, R., Cruciani, G., Censor, N., & Cohen, L. G. (2019). A Rapid Form of Offline Consolidation in Skill Learning. *Current Biology*, *29*(8), 1346-1351.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.049>

- Boutin, A., Badets, A., Salesse, R., Fries, U., Panzer, S., & Blandin, Y. (2011). Practice makes transfer of motor skills imperfect. *Psychological research*, 76, 611-625. <https://doi.org/10.1007/s00426-011-0355-2>
- Boutin, A., Blandin, Y., Massen, C., Heuer, H., & Badets, A. (2014). Conscious awareness of action potentiates sensorimotor learning. *Cognition*, 133(1), 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.05.012>
- Boutin, A., & Doyon, J. (2020). A sleep spindle framework for motor memory consolidation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 375(1799), 20190232. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0232>
- Boutin, A., Fries, U., Panzer, S., Shea, C. H., & Blandin, Y. (2010). Role of action observation and action in sequence learning and coding. *Acta Psychologica*, 135(2), 240-251. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2010.07.005>
- Boutin, A., Gabitov, E., Pinsard, B., Boré, A., Carrier, J., & Doyon, J. (2022). Clustering and temporal organization of sleep spindles underlie motor memory consolidation. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.11.29.518200>
- Boutin, A., Pinsard, B., Boré, A., Carrier, J., Fogel, S. M., & Doyon, J. (2018). Transient synchronization of hippocampo-striato-thalamo-cortical networks during sleep spindle oscillations induces motor memory consolidation. *NeuroImage*, 169, 419-430. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.12.066>
- Bove, M., Tacchino, A., Pelosin, E., Moisello, C., Abbruzzese, G., & Ghilardi, M. F. (2009). Spontaneous movement tempo is influenced by observation of rhythmical actions. *Brain Research Bulletin*, 80(3), 122-127. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2009.04.008>
- Branscheidt, M., Kassavetis, P., Anaya, M., Rogers, D., Huang, H. D., Lindquist, M. A., & Celnik, P. (2019). Fatigue induces long-lasting detrimental changes in motor-skill learning. *eLife*, 8, e40578. <https://doi.org/10.7554/eLife.40578>
- Brawn, T. P., Fenn, K. M., Nusbaum, H. C., & Margoliash, D. (2010). Consolidating the Effects of Waking and Sleep on Motor-Sequence Learning. *The Journal of Neuroscience*, 30(42), 13977-13982. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3295-10.2010>
- Brown, M. B., & Forsythe, A. B. (1974). Robust Tests for the Equality of Variances. *Journal of the American Statistical Association*, 69(346), 364-367. <https://doi.org/10.1080/01621459.1974.10482955>
- Bruno, V., Ronga, I., Fossataro, C., Galigani, M., Sacco, K., & Garbarini, F. (2020). Long-term limb immobilization modulates inhibition-related electrophysiological brain activity. *NeuroImage*, 218, 116911. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116911>
- Buccino, G. (2014). Action observation treatment: A novel tool in neurorehabilitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 369(1644), 20130185. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0185>
- Bullmore, E., & Sporns, O. (2009). Complex brain networks: Graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(3), Article 3. <https://doi.org/10.1038/nrn2575>

- Buysse, D. J., Reynolds, C. F., Monk, T. H., Berman, S. R., & Kupfer, D. J. (1989). The Pittsburgh sleep quality index : A new instrument for psychiatric practice and research. *Psychiatry Research*, 28(2), 193-213. [https://doi.org/10.1016/0165-1781\(89\)90047-4](https://doi.org/10.1016/0165-1781(89)90047-4)
- Buzsáki, G., Anastassiou, C. A., & Koch, C. (2012). The origin of extracellular fields and currents—EEG, ECoG, LFP and spikes. *Nature reviews. Neuroscience*, 13(6), 407-420. <https://doi.org/10.1038/nrn3241>
- Cairney, S. A., Guttesen, A. Á. V., El Marj, N., & Staresina, B. P. (2018). Memory Consolidation Is Linked to Spindle-Mediated Information Processing during Sleep. *Current Biology: CB*, 28(6), 948-954.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.087>
- Caligiore, D., Mustile, M., Spalletta, G., & Baldassarre, G. (2017). Action observation and motor imagery for rehabilitation in Parkinson's disease : A systematic review and an integrative hypothesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 72, 210-222. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.11.005>
- Caspers, S., Zilles, K., Laird, A. R., & Eickhoff, S. B. (2010). ALE meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *NeuroImage*, 50(3), 1148-1167. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.112>
- Celnik, P., Webster, B., Glasser, D. M., & Cohen, L. G. (2008). Effects of Action Observation on Physical Training After Stroke. *Stroke*, 39(6), 1814-1820. <https://doi.org/10.1161/STROKEAHA.107.508184>
- Champetier, P., André, C., Weber, F. D., Rehel, S., Ourry, V., Laniepce, A., Lutz, A., Bertran, F., Cabé, N., Pitel, A.-L., Poissnel, G., de la Sayette, V., Vivien, D., Chételat, G., Rauchs, G., & on behalf of the Medit-Ageing Research Group. (2022). Age-related changes in fast spindle clustering during non-rapid eye movement sleep and their relevance for memory consolidation. *Sleep*, zsc282. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsc282>
- Chauvette, S., Seigneur, J., & Timofeev, I. (2012). Sleep oscillations in the thalamocortical system induce long-term neuronal plasticity. *Neuron*, 75(6), 1105-1113. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.034>
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., & Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement : Similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *The European Journal of Neuroscience*, 11(5), 1839-1842. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.1999.00598.x>
- Cohen, D. A., Pascual-Leone, A., Press, D. Z., & Robertson, E. M. (2005). Off-line learning of motor skill memory : A double dissociation of goal and movement. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50), 18237-18241. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506072102>
- Cohen, J. (1992). A power primer. *Psychological Bulletin*, 112(1), 155-159. <https://doi.org/10.1037//0033-2909.112.1.155>
- Cohen, M. X. (2014). *Analyzing Neural Time Series Data : Theory and Practice*. MIT Press.

- Contreras, D., Destexhe, A., Sejnowski, T. J., & Steriade, M. (1996). Control of spatiotemporal coherence of a thalamic oscillation by corticothalamic feedback. *Science (New York, N.Y.)*, *274*(5288), 771-774. <https://doi.org/10.1126/science.274.5288.771>
- Contreras, D., & Steriade, M. (1995). Cellular basis of EEG slow rhythms : A study of dynamic corticothalamic relationships. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *15*(1 Pt 2), 604-622. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-01-00604.1995>
- Cousins, J. N., El-Deredy, W., Parkes, L. M., Hennies, N., & Lewis, P. A. (2016). Cued Reactivation of Motor Learning during Sleep Leads to Overnight Changes in Functional Brain Activity and Connectivity. *PLoS Biology*, *14*(5), e1002451. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002451>
- Cox, R., Schapiro, A. C., Manoach, D. S., & Stickgold, R. (2017). Individual Differences in Frequency and Topography of Slow and Fast Sleep Spindles. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*, 433. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00433>
- Cox, R., van Driel, J., de Boer, M., & Talamini, L. M. (2014). Slow oscillations during sleep coordinate interregional communication in cortical networks. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *34*(50), 16890-16901. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1953-14.2014>
- Cross, E. S., Hamilton, A. F. de C., & Grafton, S. T. (2006). Building a motor simulation de novo : Observation of dance by dancers. *NeuroImage*, *31*(3), 1257-1267. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.01.033>
- Cross, E. S., Kraemer, D. J. M., Hamilton, A. F. de C., Kelley, W. M., & Grafton, S. T. (2009). Sensitivity of the action observation network to physical and observational learning. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *19*(2), 315-326. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn083>
- Dang-Vu, T. T., Bonjean, M., Schabus, M., Boly, M., Darsaud, A., Desseilles, M., Degueldre, C., Balteau, E., Phillips, C., Luxen, A., Sejnowski, T. J., & Maquet, P. (2011). Interplay between spontaneous and induced brain activity during human non-rapid eye movement sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(37), 15438-15443. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112503108>
- Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity subserving motor skill learning. *Neuron*, *72*(3), 443-454. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008>
- Deakin, J. M., & Proteau, L. (2000). The Role of Scheduling in Learning Through Observation. *Journal of Motor Behavior*, *32*(3), 268-276. <https://doi.org/10.1080/00222890009601377>
- Debarnot, U., Castellani, E., & Guillot, A. (2012). Selective delayed gains following motor imagery of complex movements. *Archives Italiennes de Biologie*, *150*(4), Article 4. <https://doi.org/10.4449/aib.v150i4.1394>
- Debarnot, U., Castellani, E., Valenza, G., Sebastiani, L., & Guillot, A. (2011). Daytime naps improve motor imagery learning. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *11*(4), 541-550. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0052-z>

- Debarnot, U., Clerget, E., & Olivier, E. (2011). Role of the Primary Motor Cortex in the Early Boost in Performance Following Mental Imagery Training. *PLoS ONE*, 6(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026717>
- Debarnot, U., Creveaux, T., Collet, C., Doyon, J., & Guillot, A. (2009). Sleep Contribution to Motor Memory Consolidation : A Motor Imagery Study. *Sleep*, 32(12), 1559-1565.
- Debarnot, U., Creveaux, T., Collet, C., Gemignani, A., Massarelli, R., Doyon, J., & Guillot, A. (2009). Sleep-related improvements in motor learning following mental practice. *Brain and Cognition*, 69(2), 398-405. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2008.08.029>
- Debarnot, U., Perrault, A. A., Sterpenich, V., Legendre, G., Huber, C., Guillot, A., & Schwartz, S. (2021). Motor imagery practice benefits during arm immobilization. *Scientific Reports*, 11(1), 8928. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88142-6>
- Decety, J. (1996). The neurophysiological basis of motor imagery. *Behavioural Brain Research*, 77(1), 45-52. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(95\)00225-1](https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00225-1)
- Decety, J., Jeannerod, M., Durozard, D., & Baverel, G. (1993). Central activation of autonomic effectors during mental simulation of motor actions in man. *The Journal of Physiology*, 461(1), 549-563. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1993.sp019528>
- Decety, J., Jeannerod, M., Germain, M., & Pastene, J. (1991). Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort. *Behavioural Brain Research*, 42(1), 1-5. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(05\)80033-6](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(05)80033-6)
- Decety, J., Jeannerod, M., & Prablanc, C. (1989). The timing of mentally represented actions. *Behavioural Brain Research*, 34(1-2), 35-42. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(89\)80088-9](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(89)80088-9)
- Dehnavi, F., Moghimi, S., Sadrabadi Haghghi, S., Safaie, M., & Ghorbani, M. (2019). Opposite effect of motivated forgetting on sleep spindles during stage 2 and slow wave sleep. *Sleep*, 42(7), zsz085. <https://doi.org/10.1093/sleep/zsz085>
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB : An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9-21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- Di Rienzo, F., Debarnot, U., Daligault, S., Saruco, E., Delpuech, C., Doyon, J., Collet, C., & Guillot, A. (2016). Online and Offline Performance Gains Following Motor Imagery Practice : A Comprehensive Review of Behavioral and Neuroimaging Studies. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00315>
- Diekelmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews. Neuroscience*, 11(2), 114-126. <https://doi.org/10.1038/nrn2762>
- Dijk, D. J., Brunner, D. P., & Borbély, A. A. (1990). Time course of EEG power density during long sleep in humans. *The American Journal of Physiology*, 258(3 Pt 2), R650-661. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1990.258.3.R650>



- Dijk, D. J., Brunner, D. P., & Borbély, A. A. (1991). EEG power density during recovery sleep in the morning. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 78(3), 203-214. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(91\)90034-2](https://doi.org/10.1016/0013-4694(91)90034-2)
- Dijk, D. J., & Czeisler, C. A. (1995). Contribution of the circadian pacemaker and the sleep homeostat to sleep propensity, sleep structure, electroencephalographic slow waves, and sleep spindle activity in humans. *Journal of Neuroscience*, 15(5), 3526-3538. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-05-03526.1995>
- Dijk, D.-J., Shanahan, T. L., Duffy, J. F., Ronda, J. M., & Czeisler, C. A. (1997). Variation of electroencephalographic activity during non-rapid eye movement and rapid eye movement sleep with phase of circadian melatonin rhythm in humans. *The Journal of Physiology*, 505(3), 851-858. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.1997.851ba.x>
- Dijk, D.-J., & von Schantz, M. (2005). Timing and Consolidation of Human Sleep, Wakefulness, and Performance by a Symphony of Oscillators. *Journal of Biological Rhythms*, 20(4), 279-290. <https://doi.org/10.1177/0748730405278292>
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91(1), 176-180. <https://doi.org/10.1007/BF00230027>
- Doyon, J. (2008). Motor sequence learning and movement disorders. *Current Opinion in Neurology*, 21(4), 478-483. <https://doi.org/10.1097/WCO.0b013e328304b6a3>
- Doyon, J., Bellec, P., Amsel, R., Penhune, V., Monchi, O., Carrier, J., LeHéricy, S., & Benali, H. (2009). Contributions of the basal ganglia and functionally related brain structures to motor learning. *Behavioural Brain Research*, 199(1), 61-75. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.11.012>
- Doyon, J., & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), 161-167. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004>
- Doyon, J., Gabbitov, E., Vahdat, S., Lungu, O., & Boutin, A. (2018). Current issues related to motor sequence learning in humans. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 20, 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.11.012>
- Doyon, J., Gaudreau, D., Jr., R. L., Castonguay, M., Bédard, P. J., Bédard, F., & Bouchard, J.-P. (1997). Role of the Striatum, Cerebellum, and Frontal Lobes in the Learning of a Visuomotor Sequence. *Brain and Cognition*, 34(2), 218-245. <https://doi.org/10.1006/brcg.1997.0899>
- Doyon, J., Korman, M., Morin, A., Dostie, V., Tahar, A. H., Benali, H., Karni, A., Ungerleider, L. G., & Carrier, J. (2009). Contribution of night and day sleep vs. Simple passage of time to the consolidation of motor sequence and visuomotor adaptation learning. *Experimental Brain Research*, 195(1), 15-26. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1748-y>
- Doyon, J., & Ungerleider, L. G. (2002). Functional anatomy of motor skill learning. In *Neuropsychology of memory, 3rd ed* (p. 225-238). The Guilford Press.

- Driskell, J. E., Copper, C., & Moran, A. (1994). Does mental practice enhance performance? *Journal of Applied Psychology*, 79(4), 481-492. <https://doi.org/10.1037/0021-9010.79.4.481>
- Dudai, Y., Karni, A., & Born, J. (2015). The Consolidation and Transformation of Memory. *Neuron*, 88(1), 20-32. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.004>
- Eaves, D. L., Riach, M., Holmes, P. S., & Wright, D. J. (2016). Motor Imagery during Action Observation : A Brief Review of Evidence, Theory and Future Research Opportunities. *Frontiers in Neuroscience*, 10, 514. <https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00514>
- Edwards, B., Waterhouse, J., & Reilly, T. (2007). The effects of circadian rhythmicity and time-awake on a simple motor task. *Chronobiology International*, 24(6), 1109-1124. <https://doi.org/10.1080/07420520701795316>
- Eschenko, O., Ramadan, W., Mölle, M., Born, J., & Sara, S. J. (2008). Sustained increase in hippocampal sharp-wave ripple activity during slow-wave sleep after learning. *Learning & Memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)*, 15(4), 222-228. <https://doi.org/10.1101/lm.726008>
- Feltz, D. L., & Landers, D. M. (1983). The effects of mental practice on motor skill learning and performance : A meta-analysis. *Journal of Sport Psychology*, 5, 25-57.
- Fernandez, L. M. J., & Lüthi, A. (2020). Sleep Spindles : Mechanisms and Functions. *Physiological Reviews*, 100(2), 805-868. <https://doi.org/10.1152/physrev.00042.2018>
- Ferrarelli, F., Huber, R., Peterson, M. J., Massimini, M., Murphy, M., Riedner, B. A., Watson, A., Bria, P., & Tononi, G. (2007). Reduced sleep spindle activity in schizophrenia patients. *The American Journal of Psychiatry*, 164(3), 483-492. <https://doi.org/10.1176/ajp.2007.164.3.483>
- Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L., & Born, J. (2002). Sleep forms memory for finger skills. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(18), 11987-11991. <https://doi.org/10.1073/pnas.182178199>
- Fitts, P. M., & Peterson, J. R. (1964). Information capacity of discrete motor responses. *Journal of Experimental Psychology*, 67(2), 103-112. <https://doi.org/10.1037/h0045689>
- Fogassi, L., & Luppino, G. (2005). Motor functions of the parietal lobe. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(6), 626-631. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.10.015>
- Fogel, S., Albouy, G., King, B. R., Lungu, O., Vien, C., Bore, A., Pinsard, B., Benali, H., Carrier, J., & Doyon, J. (2017). Reactivation or transformation? Motor memory consolidation associated with cerebral activation time-locked to sleep spindles. *PLoS One*, 12(4), e0174755. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174755>
- Frank, C., Land, W. M., Popp, C., & Schack, T. (2014). Mental Representation and Mental Practice : Experimental Investigation on the Functional Links between Motor Memory and Motor Imagery. *PLoS ONE*, 9(4), e95175. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095175>

- Frenkel, M. O., Herzig, D. S., Gebhard, F., Mayer, J., Becker, C., & Einsiedel, T. (2014). Mental practice maintains range of motion despite forearm immobilization : A pilot study in healthy persons. *Journal of Rehabilitation Medicine*, 46(3), 225-232. <https://doi.org/10.2340/16501977-1263>
- Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics : Neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(10), 474-480. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.08.011>
- Gabitov, E., Boutin, A., Pinsard, B., Censor, N., Fogel, S. M., Albouy, G., King, B. R., Benali, H., Carrier, J., Cohen, L. G., Karni, A., & Doyon, J. (2017). Re-stepping into the same river : Competition problem rather than a reconsolidation failure in an established motor skill. *Scientific Reports*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09677-1>
- Gentili, R., Han, C. E., Schweighofer, N., & Papaxanthis, C. (2010). Motor learning without doing : Trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *Journal of Neurophysiology*, 104(2), 774-783. <https://doi.org/10.1152/jn.00257.2010>
- Gentili, R., Papaxanthis, C., & Pozzo, T. (2006). Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience*, 137(3), 761-772. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.10.013>
- Genzel, L., Kroes, M. C. W., Dresler, M., & Battaglia, F. P. (2014). Light sleep versus slow wave sleep in memory consolidation : A question of global versus local processes? *Trends in Neurosciences*, 37(1), 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2013.10.002>
- Genzel, L., & Robertson, E. M. (2015). To Replay, Perchance to Consolidate. *PLoS Biology*, 13(10), e1002285. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002285>
- Glover, S., & Baran, M. (2017). The motor-cognitive model of motor imagery : Evidence from timing errors in simulated reaching and grasping. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 43(7), 1359-1375. <https://doi.org/10.1037/xhp0000389>
- Grafton, S. T., & de C. Hamilton, A. F. (2007). Evidence for a distributed hierarchy of action representation in the brain. *Human movement science*, 26(4), 590-616. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2007.05.009>
- Grangeon, M., Guillot, A., & Collet, C. (2011). Postural control during visual and kinesthetic motor imagery. *Applied Psychophysiology and Biofeedback*, 36(1), 47-56. <https://doi.org/10.1007/s10484-011-9145-2>
- Grèzes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions : A meta-analysis. *Human Brain Mapping*, 12(1), 1-19. [https://doi.org/10.1002/1097-0193\(200101\)12:1<1::aid-hbm10>3.0.co;2-v](https://doi.org/10.1002/1097-0193(200101)12:1<1::aid-hbm10>3.0.co;2-v)
- Grillner, S., Hellgren, J., Ménard, A., Saitoh, K., & Wikström, M. A. (2005). Mechanisms for selection of basic motor programs—Roles for the striatum and pallidum. *Trends in Neurosciences*, 28(7), 364-370. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2005.05.004>

- Grosbras, M.-H., Beaton, S., & Eickhoff, S. B. (2012). Brain regions involved in human movement perception : A quantitative voxel-based meta-analysis. *Human Brain Mapping, 33*(2), 431-454. <https://doi.org/10.1002/hbm.21222>
- Gruetzmacher, N., Panzer, S., Blandin, Y., & Shea, C. (2011). Observation and physical practice : Coding of simple motor sequences. *Quarterly journal of experimental psychology (2006), 64*, 1111-1123. <https://doi.org/10.1080/17470218.2010.543286>
- Guerra, Z. F., Lucchetti, A. L. G., & Lucchetti, G. (2017). Motor Imagery Training After Stroke : A Systematic Review and Meta-analysis of Randomized Controlled Trials. *Journal of Neurologic Physical Therapy: JNPT, 41*(4), 205-214. <https://doi.org/10.1097/NPT.0000000000000200>
- Guillot, A., & Collet, C. (2005). Duration of Mentally Simulated Movement : A Review. *Journal of Motor Behavior, 37*(1), 10-20. <https://doi.org/10.3200/JMBR.37.1.10-20>
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2009). Brain activity during visual versus kinesthetic imagery : An fMRI study. *Human Brain Mapping, 30*(7), 2157-2172. <https://doi.org/10.1002/hbm.20658>
- Hardwick, R. M., Caspers, S., Eickhoff, S. B., & Swinnen, S. P. (2018). Neural correlates of action : Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 94*, 31-44. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.08.003>
- Hart, S. G. (2006). Nasa-Task Load Index (NASA-TLX); 20 Years Later. *Proceedings of the Human Factors and Ergonomics Society Annual Meeting, 50*(9), 904-908. <https://doi.org/10.1177/154193120605000909>
- Helfrich, R. F., Mander, B. A., Jagust, W. J., Knight, R. T., & Walker, M. P. (2018). Old Brains Come Uncoupled in Sleep : Slow Wave-Spindle Synchrony, Brain Atrophy, and Forgetting. *Neuron, 97*(1), 221-230.e4. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.11.020>
- Hesseg, R. M., Gal, C., & Karni, A. (2016). Not quite there : Skill consolidation in training by doing or observing. *Learning & Memory (Cold Spring Harbor, N.Y.), 23*(5), 189-194. <https://doi.org/10.1101/lm.041228.115>
- Hétu, S., Grégoire, M., Saimpont, A., Coll, M.-P., Eugène, F., Michon, P.-E., & Jackson, P. L. (2013). The neural network of motor imagery : An ALE meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 37*(5), 930-949. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.017>
- Heyes, C. M., & Foster, C. L. (2002). Motor learning by observation : Evidence from a serial reaction time task. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology, 55*(2), 593-607. <https://doi.org/10.1080/02724980143000389>
- Hikosaka, O., Nakahara, H., Rand, M. K., Sakai, K., Lu, X., Nakamura, K., Miyachi, S., & Doya, K. (1999). Parallel neural networks for learning sequential procedures. *Trends in Neurosciences, 22*(10), 464-471. [https://doi.org/10.1016/S0166-2236\(99\)01439-3](https://doi.org/10.1016/S0166-2236(99)01439-3)
- Hikosaka, O., Rand, M. K., Nakamura, K., Miyachi, S., Kitaguchi, K., Sakai, K., Lu, X., & Shimo, Y. (2002). Long-term retention of motor skill in macaque monkeys and humans.

*Experimental Brain Research*, 147(4), 494-504. <https://doi.org/10.1007/s00221-002-1258-7>

Hoedlmoser, K., Birkbauer, J., Schabus, M., Eibenberger, P., Rigler, S., & Mueller, E. (2015). The impact of diurnal sleep on the consolidation of a complex gross motor adaptation task. *Journal of Sleep Research*, 24(1), 100-109. <https://doi.org/10.1111/jsr.12207>

Holm, S. (1979). A Simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6(2), 65-70.

Holmes, A. P., Blair, R. C., Watson, J. D., & Ford, I. (1996). Nonparametric analysis of statistic images from functional mapping experiments. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism: Official Journal of the International Society of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 16(1), 7-22. <https://doi.org/10.1097/00004647-199601000-00002>

Holmes, P. S., & Collins, D. J. (2001). The PETTLEP Approach to Motor Imagery : A Functional Equivalence Model for Sport Psychologists. *Journal of Applied Sport Psychology*, 13(1), 60-83. <https://doi.org/10.1080/10413200109339004>

Hoshi, E., & Tanji, J. (2007). Distinctions between dorsal and ventral premotor areas : Anatomical connectivity and functional properties. *Current Opinion in Neurobiology*, 17(2), 234-242. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2007.02.003>

Hotermans, C., Peigneux, P., de Noordhout, A. M., Moonen, G., & Maquet, P. (2008). Repetitive transcranial magnetic stimulation over the primary motor cortex disrupts early boost but not delayed gains in performance in motor sequence learning. *The European Journal of Neuroscience*, 28(6), 1216-1221. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06421.x>

Hotermans, C., Peigneux, P., Maertens de Noordhout, A., Moonen, G., & Maquet, P. (2006). Early boost and slow consolidation in motor skill learning. *Learning & Memory*, 13(5), 580-583. <https://doi.org/10.1101/lm.239406>

Huber, R., Felice Ghilardi, M., Massimini, M., & Tononi, G. (2004). Local sleep and learning. *Nature*, 430(6995), 78-81. <https://doi.org/10.1038/nature02663>

Huber, R., Ghilardi, M. F., Massimini, M., Ferrarelli, F., Riedner, B. A., Peterson, M. J., & Tononi, G. (2006). Arm immobilization causes cortical plastic changes and locally decreases sleep slow wave activity. *Nature Neuroscience*, 9(9), 1169-1176. <https://doi.org/10.1038/nn1758>

Iber, C., Ancoli-Israel, S., Chesson, A. L., & Quan, S. (2007). The AASM Manual for the Scoring of Sleep and Associated Events : Rules, Terminology and Technical Specifications. *Westchester, IL: American Academy of Sleep Medicine*.

Ikai, M., & Fukunaga, T. (1970). A study on training effect on strength per unit cross-sectional area of muscle by means of ultrasonic measurement. *Internationale Zeitschrift Fur Angewandte Physiologie, Einschliesslich Arbeitsphysiologie*, 28(3), 173-180. <https://doi.org/10.1007/BF00696025>

Ingram, T. G. J., Kraeutner, S. N., Solomon, J. P., Westwood, D. A., & Boe, S. G. (2016). Skill acquisition via motor imagery relies on both motor and perceptual learning. *Behavioral Neuroscience*, 130(2), 252-260. <https://doi.org/10.1037/bne0000126>

- Ingram, T. G. J., Solomon, J. P., Westwood, D. A., & Boe, S. G. (2019). Movement related sensory feedback is not necessary for learning to execute a motor skill. *Behavioural Brain Research*, *359*, 135-142. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.10.030>
- Ioannucci, S., Boutin, A., Michelet, T., Zenon, A., & Badets, A. (2021). Conscious awareness of motor fluidity improves performance and decreases cognitive effort in sequence learning. *Consciousness and Cognition*, *95*, 103220. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2021.103220>
- Ismail, L. E., & Karwowski, W. (2020). A Graph Theory-Based Modeling of Functional Brain Connectivity Based on EEG : A Systematic Review in the Context of Neuroergonomics. *IEEE Access*, *8*, 155103-155135. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2020.3018995>
- Jacquet, T., Lepers, R., Poulin-Charronnat, B., Bard, P., Pfister, P., & Pageaux, B. (2021). Mental fatigue induced by prolonged motor imagery increases perception of effort and the activity of motor areas. *Neuropsychologia*, *150*, 107701. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107701>
- Jeannerod, M. (1994). The representing brain : Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, *17*, 187-245. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00034026>
- Jeannerod, M. (1995). Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia*, *33*(11), 1419-1432. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(95\)00073-C](https://doi.org/10.1016/0028-3932(95)00073-C)
- Jeannerod, M. (1999). The 25th Bartlett Lecture. To act or not to act : Perspectives on the representation of actions. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, *52*(1), 1-29. <https://doi.org/10.1080/713755803>
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action : A unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage*, *14*(1 Pt 2), S103-109. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0832>
- Jeannerod, M., & Frak, V. (1999). Mental imaging of motor activity in humans. *Current Opinion in Neurobiology*, *9*(6), 735-739. [https://doi.org/10.1016/s0959-4388\(99\)00038-0](https://doi.org/10.1016/s0959-4388(99)00038-0)
- Jiménez, L. (2008). Taking patterns for chunks : Is there any evidence of chunk learning in continuous serial reaction-time tasks? *Psychological research*, *72*, 387-396. <https://doi.org/10.1007/s00426-007-0121-7>
- Kalaska, J. F., & Crammond, D. J. (1992). Cerebral Cortical Mechanisms of Reaching Movements. *Science*, *255*(5051), 1517-1523. <https://doi.org/10.1126/science.1549781>
- Kandel, E. R. (2001). The Molecular Biology of Memory Storage : A Dialogue Between Genes and Synapses. *Science*, *294*(5544), 1030-1038. <https://doi.org/10.1126/science.1067020>
- Karni, A., Meyer, G., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1995). Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*, *377*(6545), 155-158. <https://doi.org/10.1038/377155a0>
- Kattler, H., Dijk, D. J., & Borbély, A. A. (1994). Effect of unilateral somatosensory stimulation prior to sleep on the sleep EEG in humans. *Journal of Sleep Research*, *3*(3), 159-164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.1994.tb00123.x>

- Kelly, S. W., Burton, A. M., Riedel, B., & Lynch, E. (2003). Sequence learning by action and observation : Evidence for separate mechanisms. *British Journal of Psychology*, *94*(3), 355-372. <https://doi.org/10.1348/000712603767876271>
- Kemp, N., & Bashir, Z. I. (2001). Long-term depression : A cascade of induction and expression mechanisms. *Progress in Neurobiology*, *65*(4), 339-365. [https://doi.org/10.1016/s0301-0082\(01\)00013-2](https://doi.org/10.1016/s0301-0082(01)00013-2)
- Kilteni, K., Andersson, B. J., Houborg, C., & Ehrsson, H. H. (2018). Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. *Nature Communications*, *9*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03989-0>
- Kim, Y. K., Park, E., Lee, A., Im, C.-H., & Kim, Y.-H. (2018). Changes in network connectivity during motor imagery and execution. *PLoS ONE*, *13*(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190715>
- King, B. R., Hoedlmoser, K., Hirschauer, F., Dolfen, N., & Albouy, G. (2017). Sleeping on the motor engram : The multifaceted nature of sleep-related motor memory consolidation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *80*, 1-22. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.04.026>
- King, E. M., Edwards, L. L., & Borich, M. R. (2022). Effects of short-term arm immobilization on motor skill acquisition. *PLoS ONE*, *17*(10), e0276060. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0276060>
- Kleiner, M., Brainard, D., & Pelli, D. (2007). *What's new in Psychtoolbox-3?*
- Klinzing, J. G., Niethard, N., & Born, J. (2019). Mechanisms of systems memory consolidation during sleep. *Nature Neuroscience*, *22*(10), 1598-1610. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0467-3>
- Korman, M., Doyon, J., Doljansky, J., Carrier, J., Dagan, Y., & Karni, A. (2007). Daytime sleep condenses the time course of motor memory consolidation. *Nature Neuroscience*, *10*(9), 1206-1213. <https://doi.org/10.1038/nn1959>
- Korman, M., Raz, N., Flash, T., & Karni, A. (2003). Multiple shifts in the representation of a motor sequence during the acquisition of skilled performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(21), 12492-12497. <https://doi.org/10.1073/pnas.2035019100>
- Kovacs, A. J., Boyle, J., Grutmatcher, N., & Shea, C. H. (2010). Coding of on-line and pre-planned movement sequences. *Acta Psychologica*, *133*(2), 119-126. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2009.10.007>
- Kovacs, A. J., Han, D.-W., & Shea, C. H. (2009). Representation of movement sequences is related to task characteristics. *Acta Psychologica*, *132*(1), 54-61. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2009.06.007>
- Kovacs, A. J., Mühlbauer, T., & Shea, C. H. (2009). The coding and effector transfer of movement sequences. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *35*(2), 390-407. <https://doi.org/10.1037/a0012733>

- Kraeutner, S. N., Gaughan, T. C., Eppler, S. N., & Boe, S. G. (2017). Motor imagery-based implicit sequence learning depends on the formation of stimulus-response associations. *Acta Psychologica*, *178*, 48-55. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2017.05.009>
- Kraeutner, S. N., MacKenzie, L. A., Westwood, D. A., & Boe, S. G. (2016). Characterizing skill acquisition through motor imagery with no prior physical practice. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *42*(2), 257-265. <https://doi.org/10.1037/xhp0000148>
- Krakauer, J. W., Hadjiosif, A. M., Xu, J., Wong, A. L., & Haith, A. M. (2019). Motor Learning. *Comprehensive Physiology*, *9*(2), 613-663. <https://doi.org/10.1002/cphy.c170043>
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, *47*, 583-621. <https://doi.org/10.2307/2280779>
- Kumaran, D., & Maguire, E. A. (2006). The Dynamics of Hippocampal Activation during Encoding of Overlapping Sequences. *Neuron*, *49*(4), 617-629. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.12.024>
- Kumral, D., Matzerath, A., Leonhart, R., & Schönauer, M. (2022). *Spindle-dependent memory consolidation in healthy adults: A meta-analysis* (p. 2022.07.18.500433). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2022.07.18.500433>
- Kuriyama, K., Stickgold, R., & Walker, M. P. (2004). Sleep-dependent learning and motor-skill complexity. *Learning & Memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)*, *11*(6), 705-713. <https://doi.org/10.1101/lm.76304>
- Ladda, A. M., Lebon, F., & Lotze, M. (2021). Using motor imagery practice for improving motor performance – A review. *Brain and Cognition*, *150*, 105705. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2021.105705>
- Lahl, O., Wispel, C., Willigens, B., & Pietrowsky, R. (2008). An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance. *Journal of Sleep Research*, *17*(1), 3-10. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2008.00622.x>
- Land, W. M., Liu, B., Cordova, A., Fang, M., Huang, Y., & Yao, W. X. (2016). Effects of Physical Practice and Imagery Practice on Bilateral Transfer in Learning a Sequential Tapping Task. *PLoS ONE*, *11*(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152228>
- Landers, D. M. (1975). Observational Learning of a Motor Skill. *Journal of Motor Behavior*, *7*(4), 281-287. <https://doi.org/10.1080/00222895.1975.10735047>
- Langer, N., Hanggi, J., Muller, N. A., Simmen, H. P., & Jancke, L. (2012). Effects of limb immobilization on brain plasticity. *Neurology*, *78*(3), 182-188. <https://doi.org/10.1212/WNL.0b013e31823fcd9c>
- Latchoumane, C.-F. V., Ngo, H.-V. V., Born, J., & Shin, H.-S. (2017). Thalamic Spindles Promote Memory Formation during Sleep through Triple Phase-Locking of Cortical, Thalamic, and Hippocampal Rhythms. *Neuron*, *95*(2), 424-435.e6. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.06.025>



- Laventure, S., Fogel, S., Lungu, O., Albouy, G., Sévigny-Dupont, P., Vien, C., Sayour, C., Carrier, J., Benali, H., & Doyon, J. (2016). NREM2 and Sleep Spindles Are Instrumental to the Consolidation of Motor Sequence Memories. *PLoS Biology*, *14*(3), e1002429. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002429>
- Laventure, S., Pinsard, B., Lungu, O., Carrier, J., Fogel, S., Benali, H., Lina, J.-M., Boutin, A., & Doyon, J. (2018). Beyond spindles : Interactions between sleep spindles and boundary frequencies during cued reactivation of motor memory representations. *Sleep*, *41*(9). <https://doi.org/10.1093/sleep/zsy142>
- Lázár, Z. I., Dijk, D.-J., & Lázár, A. S. (2019). Infraslow oscillations in human sleep spindle activity. *Journal of Neuroscience Methods*, *316*, 22-34. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2018.12.002>
- Lecci, S., Fernandez, L. M. J., Weber, F. D., Cardis, R., Chatton, J.-Y., Born, J., & Lüthi, A. (2017). Coordinated infraslow neural and cardiac oscillations mark fragility and offline periods in mammalian sleep. *Science Advances*, *3*(2), e1602026. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602026>
- Leek, E. C., & Johnston, S. J. (2009). Functional specialization in the supplementary motor complex. *Nature Reviews Neuroscience*, *10*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/nrn2478-c1>
- Lehéricy, S., Benali, H., Van de Moortele, P.-F., Péligrini-Issac, M., Waechter, T., Ugurbil, K., & Doyon, J. (2005). Distinct basal ganglia territories are engaged in early and advanced motor sequence learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(35), 12566-12571. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502762102>
- Lustenberger, C., Boyle, M. R., Alagapan, S., Mellin, J. M., Vaughn, B. V., & Fröhlich, F. (2016). Feedback-Controlled Transcranial Alternating Current Stimulation Reveals a Functional Role of Sleep Spindles in Motor Memory Consolidation. *Current Biology: CB*, *26*(16), 2127-2136. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.044>
- Lüthi, A., & McCormick, D. A. (1998). Periodicity of thalamic synchronized oscillations : The role of Ca<sup>2+</sup>-mediated upregulation of Ih. *Neuron*, *20*(3), 553-563. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80994-0](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80994-0)
- Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, *18*(1), 50-60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>
- Manning, J. R., Jacobs, J., Fried, I., & Kahana, M. J. (2009). Broadband Shifts in Local Field Potential Power Spectra Are Correlated with Single-Neuron Spiking in Humans. *Journal of Neuroscience*, *29*(43), 13613-13620. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2041-09.2009>
- Massimini, M., Huber, R., Ferrarelli, F., Hill, S., & Tononi, G. (2004). The Sleep Slow Oscillation as a Traveling Wave. *Journal of Neuroscience*, *24*(31), 6862-6870. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1318-04.2004>
- Merikanto, I., Kuula, L., Makkonen, T., Salmela, L., Räikkönen, K., & Pesonen, A.-K. (2019). Autistic Traits Are Associated With Decreased Activity of Fast Sleep Spindles During

Adolescence. *Journal of Clinical Sleep Medicine: JCSM: Official Publication of the American Academy of Sleep Medicine*, 15(3), 401-407. <https://doi.org/10.5664/jcsm.7662>

- Meugnot, A., Almecija, Y., & Toussaint, L. (2014). The embodied nature of motor imagery processes highlighted by short-term limb immobilization. *Experimental Psychology*, 61(3), 180-186. <https://doi.org/10.1027/1618-3169/a000237>
- Meugnot, A., & Toussaint, L. (2015). Functional plasticity of sensorimotor representations following short-term immobilization of the dominant versus non-dominant hands. *Acta Psychologica*, 155, 51-56. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.11.013>
- Miller, K. J., Sorensen, L. B., Ojemann, J. G., & den Nijs, M. (2009). Power-law scaling in the brain surface electric potential. *PLoS Computational Biology*, 5(12), e1000609. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000609>
- Mizuguchi, N., Nakata, H., & Kanosue, K. (2014). Effector-independent brain activity during motor imagery of the upper and lower limbs : An fMRI study. *Neuroscience Letters*, 581, 69-74. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2014.08.025>
- Moisello, C., Bove, M., Huber, R., Abbruzzese, G., Battaglia, F., Tononi, G., & Ghilardi, M. F. (2008). Short-Term Limb Immobilization Affects Motor Performance. *Journal of Motor Behavior*, 40(2), 165-176. <https://doi.org/10.3200/JMBR.40.2.165-176>
- Mölle, M., Bergmann, T. O., Marshall, L., & Born, J. (2011). Fast and slow spindles during the sleep slow oscillation : Disparate coalescence and engagement in memory processing. *Sleep*, 34(10), 1411-1421. <https://doi.org/10.5665/SLEEP.1290>
- Morin, A., Doyon, J., Dostie, V., Barakat, M., Tahar, A. H., Korman, M., Benali, H., Karni, A., Ungerleider, L. G., & Carrier, J. (2008). Motor Sequence Learning Increases Sleep Spindles and Fast Frequencies in Post-Training Sleep. *Sleep*, 31(8), 1149-1156.
- Morris, J. P., Pelphrey, K. A., & McCarthy, G. (2008). Perceived causality influences brain activity evoked by biological motion. *Social Neuroscience*, 3(1), 16-25. <https://doi.org/10.1080/17470910701476686>
- Mosha, N., & Robertson, E. M. (2016). Unstable memories create a high-level representation that enables learning transfer. *Current biology: CB*, 26(1), 100-105. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.11.035>
- Muehlroth, B. E., Sander, M. C., Fandakova, Y., Grandy, T. H., Rasch, B., Shing, Y. L., & Werkle-Bergner, M. (2019). Precise Slow Oscillation-Spindle Coupling Promotes Memory Consolidation in Younger and Older Adults. *Scientific Reports*, 9(1), 1940. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36557-z>
- Muellbacher, W., Ziemann, U., Wissel, J., Dang, N., Kofler, M., Facchini, S., Boroojerdi, B., Poewe, W., & Hallett, M. (2002). Early consolidation in human primary motor cortex. *Nature*, 415(6872), 640-644. <https://doi.org/10.1038/nature712>
- Mukamel, R., Gelbard, H., Arieli, A., Hasson, U., Fried, I., & Malach, R. (2005). Coupling between neuronal firing, field potentials, and fMRI in human auditory cortex. *Science (New York, N.Y.)*, 309(5736), 951-954. <https://doi.org/10.1126/science.1110913>

- Müssgens, D. M., & Ullén, F. (2015). Transfer in Motor Sequence Learning : Effects of Practice Schedule and Sequence Context. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00642>
- Nachev, P., Kennard, C., & Husain, M. (2008). Functional role of the supplementary and pre-supplementary motor areas. *Nature Reviews. Neuroscience*, 9(11), 856-869. <https://doi.org/10.1038/nrn2478>
- Nettersheim, A., Hallschmid, M., Born, J., & Diekelmann, S. (2015). The Role of Sleep in Motor Sequence Consolidation : Stabilization Rather Than Enhancement. *Journal of Neuroscience*, 35(17), 6696-6702. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1236-14.2015>
- Nichols, T. E., & Holmes, A. P. (2001). Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging : A primer with examples. *Human Brain Mapping*, 15(1), 1-25. <https://doi.org/10.1002/hbm.1058>
- Nicolas, J., King, B. R., Levesque, D., Lazzouni, L., Coffey, E., Swinnen, S., Doyon, J., Carrier, J., & Albouy, G. (2022). Sigma oscillations protect or reinstate motor memory depending on their temporal coordination with slow waves. *eLife*, 11, e73930. <https://doi.org/10.7554/eLife.73930>
- Niethard, N., Ngo, H.-V. V., Ehrlich, I., & Born, J. (2018). Cortical circuit activity underlying sleep slow oscillations and spindles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(39), E9220-E9229. <https://doi.org/10.1073/pnas.1805517115>
- Nir, Y., Staba, R. J., Andrillon, T., Vyazovskiy, V. V., Cirelli, C., Fried, I., & Tononi, G. (2011). Regional slow waves and spindles in human sleep. *Neuron*, 70(1), 153-169. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.02.043>
- Nishida, M., & Walker, M. P. (2007). Daytime Naps, Motor Memory Consolidation and Regionally Specific Sleep Spindles. *PLoS ONE*, 2(4), e341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000341>
- Nissen, M. J., & Bullemer, P. (1987). Attentional requirements of learning : Evidence from performance measures. *Cognitive Psychology*, 19(1), 1-32. [https://doi.org/10.1016/0010-0285\(87\)90002-8](https://doi.org/10.1016/0010-0285(87)90002-8)
- Nolte, G., Bai, O., Wheaton, L., Mari, Z., Vorbach, S., & Hallett, M. (2004). Identifying true brain interaction from EEG data using the imaginary part of coherency. *Clinical Neurophysiology*, 115(10), 2292-2307. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2004.04.029>
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness : The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- O'Shea, H., & Moran, A. (2017). Does Motor Simulation Theory Explain the Cognitive Mechanisms Underlying Motor Imagery? A Critical Review. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2017.00072>
- Osman, M., Bird, G., & Heyes, C. (2005). Action observation supports effector-dependent learning of finger movement sequences. *Experimental Brain Research*, 165(1), 19-27. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-2275-0>

- Osorio-Forero, A., Cardis, R., Vantomme, G., Guillaume-Gentil, A., Katsioudi, G., Devenoges, C., Fernandez, L. M. J., & Lüthi, A. (2021). Noradrenergic circuit control of non-REM sleep substates. *Current Biology: CB*, 31(22), 5009-5023.e7. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.041>
- Palmer, C., & Meyer, R. K. (2000). Conceptual and Motor Learning in Music Performance. *Psychological Science*, 11(1), 63-68. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00216>
- Pammi, V. S. C., Miyapuram, K. P., Ahmed, Samejima, K., Bapi, R. S., & Doya, K. (2012). Changing the structure of complex visuo-motor sequences selectively activates the fronto-parietal network. *NeuroImage*, 59(2), 1180-1189. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.08.006>
- Pan, S. C., & Rickard, T. C. (2015). Sleep and motor learning : Is there room for consolidation? *Psychological Bulletin*, 141(4), 812-834. <https://doi.org/10.1037/bul0000009>
- Panzer, S., Krueger, M., Muehlbauer, T., Kovacs, A. J., & Shea, C. H. (2009). Inter-manual transfer and practice : Coding of simple motor sequences. *Acta Psychologica*, 131(2), 99-109. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2009.03.004>
- Parkinson, A., Condon, L., & Jackson, S. R. (2010). Parietal cortex coding of limb posture : In search of the body-schema. *Neuropsychologia*, 48(11), 3228-3234. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.06.039>
- Pascual-Leone, A., Nguyet, D., Cohen, L. G., Brasil-Neto, J. P., Cammarota, A., & Hallett, M. (1995). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology*. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.3.1037>
- Peyrache, A., Khamassi, M., Benchenane, K., Wiener, S. I., & Battaglia, F. P. (2009). Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep. *Nature Neuroscience*, 12(7), Article 7. <https://doi.org/10.1038/nn.2337>
- Pfurtscheller, G. (1992). Event-related synchronization (ERS) : An electrophysiological correlate of cortical areas at rest. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 83(1), 62-69. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(92\)90133-3](https://doi.org/10.1016/0013-4694(92)90133-3)
- Pfurtscheller, G., & Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization : Basic principles. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 110(11), 1842-1857. [https://doi.org/10.1016/s1388-2457\(99\)00141-8](https://doi.org/10.1016/s1388-2457(99)00141-8)
- Pfurtscheller, G., & Neuper, C. (1994). Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man. *Neuroscience Letters*, 174(1), 93-96. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(94\)90127-9](https://doi.org/10.1016/0304-3940(94)90127-9)
- Prevosto, V., Graf, W., & Ugolini, G. (2010). Cerebellar inputs to intraparietal cortex areas LIP and MIP : Functional frameworks for adaptive control of eye movements, reaching, and arm/eye/head movement coordination. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 20(1), 214-228. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp091>

- Puce, A., & Perrett, D. (2003). Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 358(1431), 435-445. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1221>
- Rasch, B., & Born, J. (2013). About sleep's role in memory. *Physiological Reviews*, 93(2), 681-766. <https://doi.org/10.1152/physrev.00032.2012>
- Raven, F., Van der Zee, E. A., Meerlo, P., & Havekes, R. (2018). The role of sleep in regulating structural plasticity and synaptic strength : Implications for memory and cognitive function. *Sleep Medicine Reviews*, 39, 3-11. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2017.05.002>
- Rickard, T. C., Cai, D. J., Rieth, C. A., Jones, J., & Ard, M. C. (2008). Sleep does not enhance motor sequence learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 34(4), 834-842. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.34.4.834>
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews. Neuroscience*, 2(9), 661-670. <https://doi.org/10.1038/35090060>
- Rizzolatti, G., & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system : Anatomy and functions. *Experimental Brain Research*, 153(2), 146-157. <https://doi.org/10.1007/s00221-003-1588-0>
- Robertson, E. M. (2009). From Creation to Consolidation : A Novel Framework for Memory Processing. *PLoS Biology*, 7(1), e19. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000019>
- Robertson, E. M. (2012). New Insights in Human Memory Interference and Consolidation. *Current Biology*, 22(2), R66-R71. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.11.051>
- Robertson, E. M. (2018). Memory instability as a gateway to generalization. *PLoS Biology*, 16(3), e2004633. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2004633>
- Robertson, E. M., Pascual-Leone, A., & Press, D. Z. (2004). Awareness modifies the skill-learning benefits of sleep. *Current Biology: CB*, 14(3), 208-212. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.01.027>
- Robin, N., Coudeville, G. R., Guillot, A., & Toussaint, L. (2020). French translation and validation of the Movement Imagery Questionnaire-third version (MIQ-3f). *Movement & Sport Sciences - Science & Motricité*. <https://doi.org/10.1051/sm/2019035>
- Robin, N., Dominique, L., Toussaint, L., Blandin, Y., Guillot, A., & Her, M. L. (2007). Effects of motor imagery training on service return accuracy in tennis : The role of imagery ability. *International Journal of Sport and Exercise Psychology*, 5(2), 175-186. <https://doi.org/10.1080/1612197X.2007.9671818>
- Rottschy, C., Langner, R., Dogan, I., Reetz, K., Laird, A. R., Schulz, J. B., Fox, P. T., & Eickhoff, S. B. (2012). Modelling neural correlates of working memory : A coordinate-based meta-analysis. *NeuroImage*, 60(1), 830-846. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.11.050>

- Ruffino, C., Truong, C., Dupont, W., Bouguila, F., Michel, C., Lebon, F., & Papaxanthis, C. (2021). Acquisition and consolidation processes following motor imagery practice. *Scientific Reports*, *11*, 2295. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81994-y>
- Rushworth, M. F. S., Johansen-Berg, H., Göbel, S. M., & Devlin, J. T. (2003). The left parietal and premotor cortices : Motor attention and selection. *NeuroImage*, *20 Suppl 1*, S89-100. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.09.011>
- Ryan, T. J., Roy, D. S., Pignatelli, M., Arons, A., & Tonegawa, S. (2015). Engram Cells Retain Memory Under Retrograde Amnesia. *Science (New York, N.Y.)*, *348*(6238), 1007-1013. <https://doi.org/10.1126/science.aaa5542>
- Sakai, K., Kitaguchi, K., & Hikosaka, O. (2003). Chunking during human visuomotor sequence learning. *Experimental Brain Research*, *152*(2), 229-242. <https://doi.org/10.1007/s00221-003-1548-8>
- Saletin, J. M., Goldstein, A. N., & Walker, M. P. (2011). The Role of Sleep in Directed Forgetting and Remembering of Human Memories. *Cerebral Cortex (New York, NY)*, *21*(11), 2534-2541. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr034>
- Salinas, E., & Sejnowski, T. J. (2001). Correlated neuronal activity and the flow of neural information. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(8), Article 8. <https://doi.org/10.1038/35086012>
- Sampaio-Baptista, C., & Johansen-Berg, H. (2017). White Matter Plasticity in the Adult Brain. *Neuron*, *96*(6), 1239-1251. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.11.026>
- Sanchez, D. J., & Reber, P. J. (2012). Operating characteristics of the implicit learning system supporting serial interception sequence learning. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *38*(2), 439-452. <https://doi.org/10.1037/a0026347>
- Schabus, M., Hödlmoser, K., Gruber, G., Sauter, C., Anderer, P., Klösch, G., Parapatits, S., Saletu, B., Klimesch, W., & Zeitlhofer, J. (2006). Sleep spindle-related activity in the human EEG and its relation to general cognitive and learning abilities. *The European Journal of Neuroscience*, *23*(7), 1738-1746. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04694.x>
- Schapiro, A. C., Reid, A. G., Morgan, A., Manoach, D. S., Verfaellie, M., & Stickgold, R. (2019). The hippocampus is necessary for the consolidation of a task that does not require the hippocampus for initial learning. *Hippocampus*, *29*(11), 1091-1100. <https://doi.org/10.1002/hipo.23101>
- Schieber, M. H. (2004). Motor Control : Basic Units of Cortical Output? *Current Biology*, *14*(9), R353-R354. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.04.025>
- Schmidt, R. A., Lee, T. D., Winstein, C. J., Wulf, G., & Zelaznik, H. N. (2019). *Motor Control and Learning : A Behavioral Emphasis*. Human Kinetics.
- Schmitz, R., Schabus, M., Perrin, F., Luxen, A., Maquet, P., & Peigneux, P. (2009). Recurrent boosting effects of short inactivity delays on performance : An ERPs study. *BMC Research Notes*, *2*(1), 170. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-2-170>

- Schönauer, M. (2018). Sleep Spindles : Timed for Memory Consolidation. *Current Biology*, 28(11), R656-R658. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.046>
- Schönauer, M., & Pöhlchen, D. (2018). Sleep spindles. *Current Biology*, 28(19), R1129-R1130. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.035>
- Schott, N., Frenkel, M. O., Korbus, H., & Francis, K. L. (2013). Mental practice in orthopedic rehabilitation : Where, what, and how? A case report. *Movement & Sport Sciences - Science & Motricité*, 82, Article 82. <https://doi.org/10.1051/sm/2013099>
- Schreiner, T., Lehmann, M., & Rasch, B. (2015). Auditory feedback blocks memory benefits of cueing during sleep. *Nature Communications*, 6(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms9729>
- Schwarb, H., & Schumacher, E. H. (2012). Generalized lessons about sequence learning from the study of the serial reaction time task. *Advances in Cognitive Psychology*, 8(2), 165-178. <https://doi.org/10.2478/v10053-008-0113-1>
- Shadmehr, R., & Krakauer, J. W. (2008). A computational neuroanatomy for motor control. *Experimental Brain Research*, 185(3), 359-381. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1280-5>
- Shaffer, J. P. (1995). Multiple Hypothesis Testing. *Annual Review of Psychology*, 46(1), 561-584. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.46.020195.003021>
- Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591-611. <https://doi.org/10.2307/2333709>
- Shibata, K., Sasaki, Y., Bang, J. W., Walsh, E. G., Machizawa, M. G., Tamaki, M., Chang, L.-H., & Watanabe, T. (2017). Overlearning hyperstabilizes a skill by rapidly making neurochemical processing inhibitory-dominant. *Nature Neuroscience*, 20(3), Article 3. <https://doi.org/10.1038/nn.4490>
- Shmuelof, L., & Zohary, E. (2007). Watching others' actions : Mirror representations in the parietal cortex. *The Neuroscientist: A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, 13(6), 667-672. <https://doi.org/10.1177/1073858407302457>
- Sirota, A., Csicsvari, J., Buhl, D., & Buzsáki, G. (2003). Communication between neocortex and hippocampus during sleep in rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(4), 2065-2069. <https://doi.org/10.1073/pnas.0437938100>
- Solano, A., Riquelme, L. A., Perez-Chada, D., & Della-Maggiore, V. (2022a). Motor Learning Promotes the Coupling between Fast Spindles and Slow Oscillations Locally over the Contralateral Motor Network. *Cerebral Cortex*, 32(12), 2493-2507. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhab360>
- Solano, A., Riquelme, L. A., Perez-Chada, D., & Della-Maggiore, V. (2022b). Visuomotor Adaptation Modulates the Clustering of Sleep Spindles Into Trains. *Frontiers in Neuroscience*, 16, 803387. <https://doi.org/10.3389/fnins.2022.803387>

- Staresina, B. P., Bergmann, T. O., Bonnefond, M., van der Meij, R., Jensen, O., Deuker, L., Elger, C. E., Axmacher, N., & Fell, J. (2015). Hierarchical nesting of slow oscillations, spindles and ripples in the human hippocampus during sleep. *Nature Neuroscience*, *18*(11), 1679-1686. <https://doi.org/10.1038/nn.4119>
- Stenekes, M. W., Geertzen, J. H., Nicolai, J.-P. A., De Jong, B. M., & Mulder, T. (2009). Effects of motor imagery on hand function during immobilization after flexor tendon repair. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *90*(4), 553-559. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2008.10.029>
- Steriade, M. (2006). Grouping of brain rhythms in corticothalamic systems. *Neuroscience*, *137*(4), 1087-1106. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.10.029>
- Stickgold, R., Whidbee, D., Schirmer, B., Patel, V., & Hobson, J. A. (2000). Visual discrimination task improvement : A multi-step process occurring during sleep. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*(2), 246-254. <https://doi.org/10.1162/089892900562075>
- Stinear, C. M., Byblow, W. D., Steyvers, M., Levin, O., & Swinnen, S. P. (2006). Kinesthetic, but not visual, motor imagery modulates corticomotor excitability. *Experimental Brain Research*, *168*(1-2), 157-164. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0078-y>
- Sun, R., & Zhang, X. (2004). Top-down versus bottom-up learning in cognitive skill acquisition. *Cognitive Systems Research*, *5*(1), 63-89. <https://doi.org/10.1016/j.cogsys.2003.07.001>
- Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm : A User-Friendly Application for MEG/EEG Analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, *2011*, e879716. <https://doi.org/10.1155/2011/879716>
- Thompson, E. L., Bird, G., & Catmur, C. (2019). Conceptualizing and testing action understanding. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *105*, 106-114. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.08.002>
- Toni, I., Krams, M., Turner, R., & Passingham, R. E. (1998). The time course of changes during motor sequence learning : A whole-brain fMRI study. *NeuroImage*, *8*(1), 50-61. <https://doi.org/10.1006/nimg.1998.0349>
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2014). Sleep and the Price of Plasticity : From Synaptic and Cellular Homeostasis to Memory Consolidation and Integration. *Neuron*, *81*(1), 12-34. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.12.025>
- Toro, C., Deuschl, G., Thatcher, R., Sato, S., Kufta, C., & Hallett, M. (1994). Event-related desynchronization and movement-related cortical potentials on the ECoG and EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *93*(5), 380-389. [https://doi.org/10.1016/0168-5597\(94\)90126-0](https://doi.org/10.1016/0168-5597(94)90126-0)
- Toussaint, L., & Blandin, Y. (2010). On the role of imagery modalities on motor learning. *Journal of Sports Sciences*, *28*(5), 497-504. <https://doi.org/10.1080/02640410903555855>
- Toussaint, L., & Meugnot, A. (2013). Short-term limb immobilization affects cognitive motor processes. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *39*(2), 623-632. <https://doi.org/10.1037/a0028942>



- Trempe, M., Sabourin, M., Rohbanfard, H., & Proteau, L. (2011). Observation learning versus physical practice leads to different consolidation outcomes in a movement timing task. *Experimental Brain Research*, *209*(2), 181-192. <https://doi.org/10.1007/s00221-011-2540-3>
- Tunik, E., Rice, N. J., Hamilton, A., & Grafton, S. T. (2007). Beyond grasping : Representation of action in human anterior intraparietal sulcus. *NeuroImage*, *36*, T77-T86. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.026>
- Turner, R. S., Desmurget, M., Grethe, J., Crutcher, M. D., & Grafton, S. T. (2003). Motor subcircuits mediating the control of movement extent and speed. *Journal of Neurophysiology*, *90*(6), 3958-3966. <https://doi.org/10.1152/jn.00323.2003>
- Vahdat, S., Fogel, S., Benali, H., & Doyon, J. (2017). Network-wide reorganization of procedural memory during NREM sleep revealed by fMRI. *eLife*, *6*, e24987. <https://doi.org/10.7554/eLife.24987>
- Van Der Werf, Y. D., Van Der Helm, E., Schoonheim, M. M., Ridderikhoff, A., & Van Someren, E. J. W. (2009). Learning by observation requires an early sleep window. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(45), 18926-18930. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901320106>
- Vien, C., Boré, A., Boutin, A., Pinsard, B., Carrier, J., Doyon, J., & Fogel, S. (2019). Thalamo-Cortical White Matter Underlies Motor Memory Consolidation via Modulation of Sleep Spindles in Young and Older Adults. *Neuroscience*, *402*, 104-115. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2018.12.049>
- Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2002). Practice with sleep makes perfect : Sleep-dependent motor skill learning. *Neuron*, *35*(1), 205-211. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)00746-8](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)00746-8)
- Walker, M. P., Brakefield, T., Seidman, J., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Sleep and the Time Course of Motor Skill Learning. *Learning & Memory*, *10*(4), 275-284. <https://doi.org/10.1101/lm.58503>
- Weng, Y.-Y., Lei, X., & Yu, J. (2020). Sleep spindle abnormalities related to Alzheimer's disease : A systematic mini-review. *Sleep Medicine*, *75*, 37-44. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2020.07.044>
- Willingham, D. B. (1998). A neuropsychological theory of motor skill learning. *Psychological Review*, *105*(3), 558-584. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.105.3.558>
- Willingham, D. B., Nissen, M. J., & Bullemer, P. (1989). On the development of procedural knowledge. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, *15*(6), 1047-1060. <https://doi.org/10.1037//0278-7393.15.6.1047>
- Willingham, D. B., Salidis, J., & Gabrieli, J. D. E. (2002). Direct Comparison of Neural Systems Mediating Conscious and Unconscious Skill Learning. *Journal of Neurophysiology*, *88*(3), 1451-1460. <https://doi.org/10.1152/jn.2002.88.3.1451>

- Wohldmann, E. L., Healy, A. F., & Bourne, L. E. (2007). Pushing the limits of imagination : Mental practice for learning sequences. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 33(1), 254-261. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.33.1.254>
- Wohldmann, E. L., Healy, A. F., & Bourne, L. E. (2008). A mental practice superiority effect : Less retroactive interference and more transfer than physical practice. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 34(4), 823-833. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.34.4.823>
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2010). Motor learning. *Current Biology*, 20(11), R467-R472. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.04.035>
- Wong, A. L., Lindquist, M. A., Haith, A. M., & Krakauer, J. W. (2015). Explicit knowledge enhances motor vigor and performance : Motivation versus practice in sequence tasks. *Journal of Neurophysiology*, 114(1), 219-232. <https://doi.org/10.1152/jn.00218.2015>
- Yang, J., & Li, P. (2012). Brain Networks of Explicit and Implicit Learning. *PLoS ONE*, 7(8), e42993. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042993>
- Zhuang, P., Toro, C., Grafman, J., Manganotti, P., Leocani, L., & Hallett, M. (1997). Event-related desynchronization (ERD) in the alpha frequency during development of implicit and explicit learning. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 102(4), 374-381. [https://doi.org/10.1016/s0013-4694\(96\)96030-7](https://doi.org/10.1016/s0013-4694(96)96030-7)